

Esta tesis  
es para el centro  
de Ecología especializado  
sea de utilidad  
mar/93

CEE-304



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**ASPECTOS ARQUITECTURALES DE TRES ESPECIES ARBOREAS  
DE LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA EN RELACION AL  
AMBIENTE LUMINICO**

**T E S I S**  
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
**B I O L O G O**  
**P R E S E N T A :**  
**JOSE LUIS MARTINEZ SANCHEZ**

000190729

**MEXICO, D. F.**

**1993.**

DEDICATORIA

A MIS PADRES: PRIMO CONSTANTINO

Y ENRIQUETA

A MIS HERMANOS: HECTOR XAVIER

Y LETICIA

A MIS SOBRINOS

## CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	1
RESUMEN	11
CAPITULO UNO: INTRODUCCION	
1.1 Presentacion del trabajo	1
1.2 Antecedentes	3
1.2.1 Estructura y ambiente luminico en una selva alta perennifolia	3
1.2.2 Arquitectura de árboles	6
1.2.2.a Aspectos generales	6
1.2.2.b Relación arquitectura - ambiente luminico	11
1.2.2.1 Diámetro	11
1.2.2.2 Número de hojas	13
1.2.2.3 Cobertura de la copa	16
1.2.2.4 Índice de bifurcación	17
1.2.2.5 Distancia entre ramas y longitud de ramas	23
1.2.3 Plasticidad fenotípica	26
1.3 Objetivos e hipótesis	33
CAPITULO DOS: METODOS	
2.1 Descripción del área de estudio	37
2.2 Florística y estructura de la selva de Los Tuxtlas, Ver.	39
2.3 Elección y descripción de las especies	41
2.4 Elección de individuos y medición de las variables	43
2.5 Estimación de aberturas del dosel forestal	46
2.6 Medición de la luz	49
2.6.1 Antecedentes	49
2.6.2 Aplicación del método del antraceno para la medición de luz	50
2.7 Reconocimiento de las fases sucesionales	56
2.8 Análisis de resultados	56
CAPITULO TRES: RESULTADOS	
3.1 Ambiente luminico y disposición espacial de los individuos	58
3.2 Relación arquitectura - ambiente luminico	62
3.3 Resumen de resultados	75
CAPITULO CUATRO: DISCUSION Y CONCLUSIONES	
4.1 Aspectos metodológicos	77
4.2 Análisis estadístico	79
4.3 Ambiente luminico y disposición espacial de los individuos	82
4.4 Plasticidad fenotípica	84
4.5 Arquitectura y ambiente luminico	89
4.6 Conclusiones y sugerencias	108
LITERATURA CITADA	
AFENDICES	

## AGRADECIMIENTOS

Mi sincero agradecimiento a Frans Bongers y Jean Popma, ya que juntos iniciamos este trabajo, y siempre estuvieron dispuestos a brindar apoyo, amistad y formación académica. Frans Bongers en calidad de director de este trabajo lo hizo hasta el final del mismo.

Mi mayor agradecimiento es a Jorge Meave, quien debido a la ausencia de Frans en el país asumió el trabajo y responsabilidad de co-director sacando adelante el trabajo con esfuerzo y dedicación realizando innumerables revisiones minuciosas y detalladas, y con quién el trabajo llegó a su fin mejorándolo grandemente.

A Silvia Iriarte le agradezco su amistad, apoyo moral y académico a lo largo de todo el trabajo. Ella en especial realizó una revisión de gran calidad y profundidad digna de formación profesional.

Irene Pisanty realizó también una revisión del trabajo de valor académico a lo cual le estoy agradecido.

Graciela Sánchez por su parte también le agradezco la revisión del manuscrito.

A todo el laboratorio de Ecología, y en especial a Javier Alvarez, Miguel Ángel Soto y Julia Carabias, por su apoyo y hospitalidad en todo momento.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por que siga creciendo y superandose.

A José Luis Chabolla por su apoyo en la realización de los dibujos y figuras, y finalmente a todo el que durante este tiempo preguntó,... y la tesis?.

## RESUMEN

En la selva húmeda de la región de Los Tuxtlas (Ver.), México, se realizó un estudio de la arquitectura de arboles en estado juvenil, con el propósito de analizar la relación que ésta presenta con la intensidad luminosa a lo largo de todo el gradiente lumínico de la selva.

Se eligieron las especies Guamia sp., Pseudolmedia oxyphyllaria y Trophis mexicana, que corresponden a las historias de vida tolerante a la sombra, nómada y pionera tardía, respectivamente, (sensu Martínez-Ramos, 1985). Se muestrearon individuos de alturas entre 50 y 250 cm, en sitios que iban desde dosel cerrado hasta claros de diferentes tamaños, pasando por sitios de estructura intermedia con diversos grados de desarrollo.

Para medir la luz se utilizó un sistema fotoquímico a base de antraceno, y paralelamente se estimaron las aberturas del dosel forestal de manera subjetiva.

Las variables estudiadas fueron: diámetro del árbol, cobertura foliar, número de hojas, altura de la primera rama primaria del suelo hacia arriba, longitud de las ramas primarias, distancia entre las ramas primarias a lo largo del tronco y el índice de bifurcación.

Se encontró que la arquitectura de estas especies probablemente responde a la intensidad luminosa de diferente manera: Guamia lo hace mediante variaciones en el diámetro, la cobertura foliar, longitud de la rama y en el índice de bifurcación; Trophis mexicana mediante variaciones en la cobertura foliar, el número de hojas, la longitud

de las ramas y el índice de bifurcación; y Pseudolmedia oxyphyllaria únicamente mediante variaciones en el índice de bifurcación. Guamia sp. y Trophis mexicana presentan una tendencia hacia una arquitectura en monocapa en sitios luminosos, fenómeno que hasta la fecha no ha sido reportado en climas templados, donde se han llevado más estudios sobre arquitectura de árboles, mientras que Pseudolmedia oxyphyllaria parece mostrar solamente plasticidad fenotípica en el índice de bifurcación.

En general, la variable arquitectural que mostró mayor correlación con el ambiente lumínico de la selva fué el índice de bifurcación, mientras que la distancia entre las ramas y la altura de la primera rama no mostraron ninguna relación con este factor ambiental.

La discusión de los resultados se realiza en relación a cinco aspectos: 1) la metodología utilizada, 2) el análisis estadístico utilizado, 3) el ambiente lumínico y la disposición espacial de los individuos, 4) la presencia de plasticidad fenotípica en estas variables y 5) la interpretación de la relación de las diferentes variables arquitecturales con la luz para cada especie y entre especies.

BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

## 1.1 PRESENTACION DEL TRABAJO

Durante más de 20 años se ha realizado investigación científica en la selva húmeda de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, para conocer su funcionamiento y eventualmente poder conservar y manejar esta comunidad tropical; se han llevado a cabo estudios sobre el ambiente físico, el ambiente biótico y la ecología de las especies. En relación al clima, están los estudios de Soto (1969) y Villalpando (1972, ambos citados en Lot-Helgueras, 1976), y Soto-Esparza (1976). Sobre la geología del área se puede citar a Friedlaender y Sonder (1924) y Ríos-Macbeth (1952, ambos en Lot-Helgueras, 1976). En cuanto a inventarios de flora y fauna destacan los trabajos de González (1979) y Coates-Estrada (1981, ambos en Estrada *et al.*, 1985), y el de Ibarra y Sinaca (1987). Entre los estudios de composición y estructura de la comunidad se encuentran los de Carabias (1979) y Bongers *et al.* (1988). Sobre sucesión y regeneración de la vegetación están los estudios de Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1976, 1985), y Martínez-Ramos (1985). Carabias y Guevara (1985) y Alvarez y Guevara (1985) publicaron estudios sobre fenología. Finalmente Piñero *et al.* (1984), Alvarez-Buylla (1986), Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1992) y Oyama (1987), entre otros, han contribuido con estudios sobre dinámica poblacional.

También se han realizado trabajos descriptivos de la estructura y forma de la vegetación, tanto a nivel de comunidad en trabajos

fisionómicos (Popma et al. 1988), como a nivel individual en un trabajo de arquitectura de los árboles (Torquebiau, 1981).

En estos trabajos se ha evidenciado la gran diversidad de especies, formas de vida, tamaños y morfologías que presentan las plantas, así como la amplia variedad de ambientes físicos y microclimáticos propios de la selva que parecen ser, en gran medida, los responsables de dicha diversidad biológica.

Uno de los factores físicos más determinantes en el ambiente es la luz, ya que es el responsable en gran medida, de las adaptaciones de la planta tanto a nivel fisiológico como a nivel morfológico y reproductivo. La luz presenta una amplia variación en el plano vertical y horizontal de la vegetación de la selva, influyendo sobre la morfología y fisiología de las plantas (Chazdon y Fetcher, 1984; Fetcher et al., 1987; Givnish, 1988; Iriarte, 1987; Loach, 1970; Smith, 1982; Tinoco y Vázquez-Yanes, 1983).

La luz no es el único factor ambiental que afecta el desarrollo de las plantas; sin embargo, considerando su importancia y heterogeneidad dentro de la selva, en el presente trabajo se ha pretendido conocer su efecto sobre la forma y la estructura de los árboles. El propósito general fué conocer la relación que guarda la disponibilidad de luz con las diversas variables morfológicas en tres especies de árboles.

La tesis está organizada de la siguiente manera. En el Capítulo Uno se presentan los antecedentes teóricos sobre el estudio de la forma y estructura de los árboles, y de las adaptaciones de éstas al ambiente lumínico. En el Capítulo Dos se describe la metodología que se utilizó para evaluar la forma y estructura de los árboles, y para

medir la luz a través de un método directo y uno indirecto. Los resultados del trabajo se presentan en el Capítulo Tres. El Capítulo Cuatro contiene la discusión y las conclusiones derivadas del estudio.

## 1.2 ANTECEDENTES

### 1.2.1 Estructura y ambiente lumínico en una selva alta perennifolia.

Las selvas húmedas son las comunidades terrestres más complejas en su estructura tanto en el espacio vertical como en el espacio horizontal.

Existe una diferencia de criterios en cuanto a la estratificación de la selva en un plano vertical, ya que hay quienes opinan que no existen estratos sino más bien que todo el dosel es un continuo (cf. Popma *et al.*, 1988). Por el contrario, otros como Longman y Jenik (1974) reconocen cinco estratos en el dosel forestal de los bosques húmedos en general: estrato superior (por arriba de los 25 m), estrato medio (10 - 25 m), estrato bajo (5 - 10 m), estrato arbustivo (1 - 5 m) y estrato herbáceo (0 - 1 m).

Un factor que determina la estructura vertical y horizontal de la selva es la perturbación natural debido a la caída de ramas y árboles, dando origen a la formación de huecos o claros en el dosel de la selva madura. Básicamente, la falta de cohesión y profundidad del suelo en algunos sitios, lo somero de las raíces de los árboles y la humedad alta pueden ocasionar que un árbol caiga bajo la acción de los vientos (Brokaw, 1982b). Brokaw (1982a: 159) definió a un claro

como "un hueco vertical por el que el macroclima llega a una altura no mayor de 2 m del suelo, siendo sus límites los bordes de las copas de los árboles que rodean a la abertura del dosel". En los claros se encuentran principalmente especies heliófitas de corta vida, mezcladas con árboles jóvenes de especies más longevas, y plantas adultas que sobrevivieron a la formación del claro.

Por lo que se refiere a la estructura horizontal, Whitmore (1975) sugirió que se pueden encontrar básicamente tres zonas estructurales distintas de vegetación: fase de madurez, fase de claro y fase de construcción. La fase de madurez está constituida por los árboles emergentes y del dosel forestal, las lianas, epífitas y plántulas en el suelo forestal. La fase de claro está constituida por las especies pioneras colonizadoras y por un rápido crecimiento de los árboles juveniles, mientras que la fase de construcción se caracteriza por un crecimiento acelerado de los árboles y un desarrollo con una mayor ganancia en la altura que en el diámetro del tronco, al mismo tiempo que las copas tienden a ser estrechas y alargadas. En esta fase se encuentra la mayor diversidad de especies de la selva y no se puede reconocer una estratificación vertical bien definida (Martínez-Ramos, 1985).

Respecto al ambiente lumínico, en un sitio de selva madura la luz solar decae exponencialmente a medida que atraviesa el dosel, llegando al suelo sólo entre 0.1% y 1.9% de la radiación total (Longman y Jeník, 1974; Kira, 1978; Bazzaz y Pickett, 1980). Para el caso específico de la selva de los Tuxtlas, Iriarte (1987) midió en el suelo forestal valores de 0.9%, 1.4% y 2.3% de luz, respecto a un sitio abierto, dentro de un invernadero en un sitio de dosel cerrado,

en época de lluvias, "nortes" y secas, respectivamente. El incremento de luz en el sotobosque durante la época de secas se explica principalmente por la caída de hojas del dosel forestal en dicha época (Alvarez, 1985 en Iriarte, 1987). Así mismo, Fearcy (1983, en Chazdon y Fetcher, 1984) dice que al sotobosque llega entre 1.5% y 3.8% de luz, y que los "sunflecks" (rayos de luz que penetran la vegetación y llegan al suelo forestal) contribuyen con un 40% de esta luz, alcanzando hasta un 80% en días claros. Evans *et al.* (1960) anteriormente habían estimado que los "sunflecks" contribuyen con más del 50% de la radiación fotosintéticamente activa para las plantas del sotobosque. Chazdon y Fetcher (1984), por su parte, detectaron en La Selva, Costa Rica, que los "sunflecks", los cuales generalmente tienen una duración menor que 5 min, representan el 55% de la luz del sotobosque en la época de lluvias y el 77% en la de secas, siendo mayor la cantidad de luz difusa que llega en la época de lluvias que en la de secas, debido principalmente al ángulo de incidencia solar.

Denslow (1980) afirma que, en términos generales, en los claros la intensidad luminica y la duración de la luz es mayor que en el sotobosque.

En general, los claros poseen una variación microespacial de los recursos mucho mayor que la de los sitios cerrados (Denslow, 1980; Chazdon y Fetcher, 1984).

### 1.2.2 Arquitectura de árboles.

#### 1.2.2.a Aspectos generales.

La arquitectura de árboles es un concepto muy amplio y ha sido estudiado bajo diferentes puntos de vista desde los intentos iniciales por analizar la organización de las partes de los árboles. Aquí se dará primero un panorama general de las formas en las que se ha desarrollado el concepto por diferentes especialistas, así como su definición.

En el Webster's Ninth New College Dictionary (1983), la palabra arquitectura se define como la "formación o construcción debido al resultado de un acto consciente. Una forma o estructura coherente o unificada" (traducción del autor). Esta definición se refiere a algo que tiene un diseño único y con plan u objetivo determinado.

White (1979) realizó una revisión bibliográfica muy amplia sobre el tema, en donde se aprecia que la arquitectura de los árboles (sin ser propiamente denominada arquitectura) ha sido concebida desde un principio bajo un punto de vista modular, tal como lo hicieron Lineo y Darwin. Esta concepción se refiere al estudio de los árboles a partir de una construcción modular (teoría modular), en la que la estructura básica del árbol y todas las plantas la constituye el módulo, el cual está formado por subunidades denominadas fitómeros o metámeras. La unidad modular en sí ha variado un poco en su nomenclatura y estructura a lo largo de la historia, pero recientemente White (1979) y Waller (1986) la han considerado como la parte que corresponde a una hoja con su pecíolo, la yema axilar y el entrenudo. Los fitómeros o metámeras se conectan linealmente en la planta, y esto da origen a sistemas de ramificación más complejos. El

estudio y el entendimiento del crecimiento y conformación de la planta desde un punto de vista modular permiten explicar las adaptaciones de las plantas al medio (Lewontin y Levis, 1978; en Sultan, 1986).

Una definición "formal" o distinta de arquitectura, pero aplicada al nivel de hoja, la proporciona Hickey (1973: 17). Este autor utiliza la definición etimológica del término y la aplica a las plantas de la siguiente manera: "el aspecto de la morfología que se aplica a la configuración, en especial de aquellos elementos que constituyen parte de la planta, sin considerar su histología, funcionamiento, origen y homología". Para este autor, el término "denota la posición y forma de los elementos que constituyen la expresión externa de la estructura de la hoja, incluyendo su venación, margen, forma y posición de las glándulas, debido a que dichos elementos se encuentran organizados en patrones estructurales definidos capaces de ser descritos".

Una definición más amplia la proporcionan Hallé et al. (1978: 75), quienes la definen como "la expresión visible, morfológica, de la huella genética de un árbol en cualquier momento". Estos autores dicen que es un concepto estático, por lo que para dar una visión más realista desarrollaron el concepto dinámico de 'modelo arquitectural'. A éste lo definen como el programa de crecimiento que determina las fases arquitecturales sucesivas. Por esto, dicen, 'arquitectura' no debe ser confundida con los términos de 'forma' o 'fisonomía', que son conceptos estáticos. De esta manera, Hallé et al. (1978) desarrollaron una categorización de la forma de crecimiento de los árboles en 23 modelos con base en criterios como

ciclo de vida de los meristemos y diferenciación de los meristemos vegetativos, considerando únicamente al crecimiento primario (extensión).

Retomando las concepciones de Hallé et al. (1978), bajo el concepto de arquitectura se maneja que la expresión morfológica del árbol está genéticamente determinada, y que durante su desarrollo se pueden dar modificaciones por causas ambientales tales como competencia, herbivoría, daño, estrés, etc. que modifican la forma pero donde el modelo original no cambia (White 1979).

Tomlinson (1987) define la arquitectura como la expresión visible pero momentánea de la forma del árbol, la cual esta basada en el concepto del modelo arquitectural.

Un enfoque diferente al de la teoría modular (sensu White, 1979) y del de Hallé et al. (1978), lo proporciona P. White (1983) (autor que no debe ser confundido con J. White). Este autor señala que el análisis morfológico de Hallé et al. (1978) es un análisis meramente cualitativo, ya que está basado solamente en aspectos relativos tales como la descripción verbal de las estructuras o su presencia o ausencia, pero no en datos cuantitativos o absolutos, como los serían mediciones más precisas del árbol y sus relaciones alométricas. Por ello, él sugiere que una visión real del significado ecológico de la arquitectura del árbol puede lograrse solamente mediante un análisis que tome en cuenta medidas del tamaño del árbol, área foliar y crecimiento de ramas. En su opinión, se requiere una definición más amplia de la palabra arquitectura que considere estos métodos. Por su parte, Tomlinson (1987) opina que es necesario relacionar la

arquitectura de los árboles con aspectos ecológicos y más funcionales y no simplemente descriptivos.

En relación a esto, la arquitectura de árboles ha sido también estudiada a través del análisis del tamaño y número de partes. Diversos autores se han enfocado sobre diferentes variables, como se presenta a continuación.

Whitney (1976), Steingraeber et al. (1979) y Borchert y Slade (1981) analizaron la ramificación de las copas a través de un algoritmo llamado 'índice de bifurcación' (ver Antecedentes 1.2.4). Kempf y Pickett (1981), en un estudio de arquitectura de arbustos, estudiaron las variables de longitud de las ramas de primero y segundo orden, distancia entre ramas y los ángulos de las ramas, encontrando relaciones entre estas variables y el estadio sucesional de las especies en cuestión. Honda (1971) estudió los parámetros de longitud de la rama y ángulo, y encontró una fuerte relación entre éstos y el patrón de ramificación del árbol. Horn (1974), al definir el arreglo de las copas en monocapa y multicapa, encontró una estrecha relación entre el arreglo arquitectural y el ambiente lumínico en que se encuentra el individuo. McMahon y Kronauer (1976) y Zimmerman (1978) propusieron que para conocer la relación entre la estructura de un árbol y su función como soporte para la superficie fotosintética, se requiere cuantificar dicha superficie, el tamaño y los ángulos de las ramas, además de otros parámetros de la arquitectura del árbol.

Honda (1971) y Pickett y Kempf (1980) propusieron que la descripción de la arquitectura de un árbol debe incluir la orientación espacial de las partes leñosas de la copa del árbol, las

ramas y los parámetros de arreglo como los ángulos de las ramas, su longitud, la distancia entre ellas, e incluso la asignación de biomasa a las distintas partes de la planta. White (1983) también se refirió a la arquitectura de árboles como un fenómeno estudiado a partir del tamaño y forma de las hojas, área transversal del brote, número de hojas por brote y densidad de ramas. Nicola y Pickett (1983) estudiaron la arquitectura adaptativa de arbustos a partir del área foliar y biomasa de sus diferentes partes.

Para completar éste panorama general de la arquitectura de árboles, faltaría por mencionar el estudio de la arquitectura a nivel de comunidad. Hallé et al. (1978) sentaron las bases para la extrapolación del concepto de arquitectura del nivel de individuo al de comunidad, a través de la definición de conjuntos de árboles relativamente homogéneos. Ellos clasificaron a los árboles en tres categorías dependiendo de su historia de vida: 1) árboles del presente, todos aquellos que han alcanzado su máximo desarrollo, 2) árboles del futuro, a los que les falta por crecer, y 3) árboles del pasado, los que se encuentran en estado de degeneración ya sea por muerte natural o por daño físico. Estos autores hacen una analogía de la arquitectura del árbol y el modelo arquitectural, con la arquitectura del bosque y el modelo silvigenético (silvigénesis se refiere al proceso de desarrollo de la arquitectura del bosque, Hallé et al., 1978). En el caso del bosque, el modelo incluye una serie de sitios o estadios sucesionales constituidos por árboles del presente, del pasado y del futuro que van desarrollándose y cambiando el curso de la comunidad. Con base en estos conceptos, Léscure (1978) y Oldeman (1983), entre otros, han estudiado las comunidades vegetales

en función de su arquitectura, ya que se propone que los cambios sucesionales dependen de las diferentes fases arquitecturales que presenta la selva.

#### 1.2.2.b Relación entre la arquitectura y el ambiente lumínico.

En ésta sección se presentan antecedentes acerca de la variación de los parámetros estructurales que nos ocupan en éste estudio en particular, en relación a la luz como factor ambiental, así como de los métodos de estudio de estos parámetros y la razón de su uso. Para ello se han revisado trabajos sobre la relación entre la morfología de la planta y la luz. Debido a que este es un campo relativamente nuevo en la investigación, la información bibliográfica acerca de todos los parámetros morfológicos que aquí se tratan es **escasa.**

##### 1.2.2.1 Diámetro.

Se ha demostrado que, en general, el diámetro de los árboles es **mayor conforme éstos** presentan un mayor vigor o desarrollo, tanto en altura como en biomasa. Este mayor desarrollo de las plantas en biomasa y altura se presenta en la mayoría de los casos cuando éstas disponen de abundantes recursos. Existen pocas referencias de árboles tropicales que crezcan más en altura y biomasa en sombra que en sol. Nicholson (1960; y Sasaki y Mori, 1981, en Augspurger, 1984) reportaron este comportamiento para algunas dipterocarpaceas. Así mismo, un mayor crecimiento en sombra que en condiciones de sol, ésta representado por el fenómeno de elongación que se da en los individuos juveniles de muchas especies del sotobosque en selvas

húmedas, como una estrategia competitiva de la planta para alcanzar mayor altura pero sin un incremento correspondiente del diámetro.

Así por ejemplo, Augspurger (1984) encontró que 18 especies de plántulas neotropicales crecen más en sol que en sombra, tanto en altura como en tasa de crecimiento, y Aminuddin (1982, en Iriarte, 1987) encontró que el diámetro es mayor en plántulas de Dyera costulata (un árbol emergente de la selva) que están aproximadamente a un tercio del nivel de la luz del dosel que en las que están en sombra.

Por otro lado, se sabe que en troncos y ramas el diámetro se incrementa a razón de una potencia de  $3/2$  de la altura o longitud debido a un estrés físico impuesto por el crecimiento (McMahon, 1975). Esto se debe a que mientras más altura tiene la planta o rama, se requiere mayor soporte físico en la base, dando eso como resultado el incremento del diámetro. Sin embargo, este estrés físico debe ser mayor cuando el árbol presenta un mayor peso en la copa por un mayor número o desarrollo de ramas, lo que podría producir un diámetro mayor en comparación con un árbol de la misma altura pero con menor carga física en la parte superior. Por ello, el incremento a razón de  $3/2$  de la altura se vería alterado, dando así diferencias en diámetro en dos individuos de la misma altura. Esta situación es fácilmente observable comparando un árbol vigoroso con más hojas, más ramas, mayor tamaño de ramas, etc., con otro de la misma altura pero con menos vigor, hojas, ramas, etc.; el primero tendrá un diámetro mayor.

Resultados más cercanamente relacionados con la comparación del diámetro entre distintos ambientes de la selva son los de King (1990)

y Kohyama y Hotta (1990), quienes encontraron que en árboles juveniles de la misma altura (entre 60 cm y 3 m aproximadamente), el diámetro de las especies tolerantes a la sombra o del dosel medio es más grande que el de las especies emergentes, debido a que las primeras adoptan una arquitectura de lento crecimiento con diámetros de tronco mayores y copa extendida. Para el caso de bosques templados, árboles de sitios abiertos en Wisconsin, E.U., tienen un diámetro mayor que los que crecen en sitios cerrados (Ek, 1974, en King, 1990).

#### 1.2.2.2 Número de hojas.

Existe poca información sobre este parámetro, ya que la mayoría de los trabajos que estudian la superficie fotosintética de las plantas se centran en parámetros como el área foliar (AF), tamaño de la hoja y dinámica foliar.

En cuanto al tamaño de hoja, por ejemplo, existen varios estudios que analizan los factores que la determinan. Entre ellos sobresale el de Givnish (1983), en el cual se plantean diferentes hipótesis que explican la variación en el tamaño de la hoja. Una de éstas propone un modelo en donde el tamaño de la hoja maximiza la ganancia neta de carbono a través de un balance de costo-beneficio (transpiración-fotosíntesis) cuando la resistencia de los estomas es de moderada a alta.

Nicola y Pickett (1983), en un estudio de dos especies tolerantes y dos intolerantes a la sombra a lo largo de un gradiente lumínico, encontraron pocas diferencias intraespecíficas en el tamaño de hojas que fueron debidas a la variación de luz entre

sitios. Sin embargo, sí hubo claras diferencias entre especies, siendo más grandes las hojas de las plantas tolerantes. Un resultado similar fué obtenido por White (1983). A su vez, una comparación de dos especies arbustivas tolerantes a la sombra (Lindera benzoin y Viburnum acerifolium) mostró una mayor plasticidad en la primera que en la segunda en sitios cerrados; esto se explicó como una mayor cantidad o porcentaje de hojas grandes en este ambiente, debido al efecto de sombra (Davidson, 1966).

Las variaciones del AF están bien documentadas. El incremento de la superficie foliar de individuos transferidos de regímenes altos a regímenes bajos de luz es un buen indicador de aclimatación a la sombra. Las especies tolerantes generalmente muestran los mayores incrementos (Evans et al. 1960). Sin embargo, Loach (1970) sugirió que grandes áreas foliares pueden ser desventajosas para algunas plantas de sombra debido al incremento de transpiración de las hojas grandes y delgadas. En otros trabajos, diversos autores como Evans y Hughs (1961), Evans (1972), Jarvis y Jarvis (1964), Hutchings (1976), y Levandowska y Jarvis (1977) se han referido al incremento del AF específica de especies tolerantes a la sombra y de arbustos de ambientes luminosos a poco luminosos.

En el caso de plántulas de especies nómadas de la selva, Iriarte (1987) encontró para Cordia megalantha que el AF y el crecimiento relativo son más grandes en claros que bajo el dosel y sitios abiertos debido a la producción de hojas, presentándose un fuerte decremento del crecimiento relativo del AF en un sitio abierto. Por otra parte, Omphalea oleifera presentó un AF mayor en sitios abiertos debido a un número de hojas ligeramente mayor en este ambiente, así

como un tamaño promedio de hoja mayor. Zagorin (1982; en Iriarte, 1987) también había encontrado anteriormente en esta especie que la producción foliar disminuye exponencialmente con la sombra del dosel forestal. Iriarte (1987) encontró también que Lonchocarpus guatemalensis presenta una tasa de crecimiento relativo de AF mayor en sitio abierto y en claro principalmente, pero con una tasa de recambio alta.

En relación con la dinámica foliar, Tinoco y Vázquez-Yanes (1983) encontraron una tasa relativa de recambio neto de hojas y de producción de hojas más alta en individuos de sol que en los de sombra para Piper hispidum, al igual que la tasa de abscisión. Este resultado lo explican como una posibilidad de mayor producción de hojas en ambientes expuestos al sol y por lo tanto un mayor recambio, mientras que el individuo de sombra, al presentar una baja producción, no "se puede dar el lujo" de tener tasas altas de recambio y abscisión foliar, los cuales significarían un costo metabólico alto. Entonces la estrategia adoptada es la de mantener las hojas por más tiempo. Este hecho puede conducir a un número similar de hojas para ambos individuos en un tiempo dado.

Para el caso específico del número de hojas, Loach (1970) encontró que este parámetro decrece con una reducción de luz del 100 al 3% en plántulas de 5 especies de árboles deciduos de Norteamérica. White (1983) menciona que en especies decíduas, los árboles de sol tienen mayor número de hojas por rama que los de sombra. Quince especies deciduas no tolerantes de Estados Unidos tuvieron una media de 10.2 hojas por ramilla, mientras que en 27 especies intermedias y 6 tolerantes hubo 5.9 y 4.1 hojas por ramilla, respectivamente.

Augsburger (1984) menciona que, en general, las plántulas de 18 especies arbóreas neotropicales presentan mayor número de hojas en sol que en sombra.

Por otro lado, Iriarte (1987) encontró que el número de hojas por planta en Cordia megalantha es mayor en un claro que en un sitio abierto y uno bajo el dosel, indicando un mayor crecimiento en claro como parte de su estrategia regenerativa. Para Lonchocarpus guatemalensis (especie con hojas compuestas) y Omphalea oleifera, encontró que el número de hojas también es mayor en sitio abierto, y que las hojas presentaron una tasa de crecimiento también mayor. A un árbol que crece en la sombra parece beneficiarle tener pocas hojas grandes, debido a que el tener más hojas representa una mayor inversión en sostén, es decir, en biomasa no asimilativa (Kohyama, 1987).

#### 1.2.2.3 Cobertura de la copa.

En general, la cobertura foliar que tiene un árbol está determinada por varias características tales como el número, tamaño y arreglo de las hojas, y seguramente ninguno de estos parámetros actúa de manera única e independiente.

A pesar de ser un parámetro menos preciso que el AF total, la cobertura foliar puede ser un indicador de la extensión de la superficie de absorción luminosa. En este sentido, la cobertura foliar tiene un inconveniente ya que, por ejemplo, puede existir la situación de una cobertura foliar grande con un solo estrato de hojas, y una cobertura pequeña pero con una multiestratificación de hojas que en total sume una superficie fotosintética mayor. Sin

embargo, King (1990) y Kohyama y Hotta (1990) han realizado comparaciones de la cobertura de árboles juveniles de 1 a 3 m de altura entre varias especies, midiendo este parámetro de forma similar a la adoptada en este trabajo (ver Métodos, sección 2.4). Sus estudios indican que las especies del sotobosque tienen una cobertura más extensa que las especies del dosel, y que posiblemente ésta sea una medida para poder sobrevivir en ese ambiente.

En relación con este parámetro, Kohyama (1987) y Sakai (1987, 1990) mencionan, para el bosque lluvioso templado del Japón, que un árbol que crece en sitio con luminosidad alta adopta una conformación de copa estrecha y mayor crecimiento en altura, mientras que un árbol sometido a la sombra de un dosel forestal presenta una copa ancha y una altura menor. Estos autores también observaron que las especies con ramificación monopodial-ortotrópica presentan un mayor crecimiento en altura, mientras que las especies con ramificación simpódica-plagiotrópica son típicas de los ambientes sombríos del sotobosque, donde presentan una mayor expansión del área asimilativa. Esta relación no parece darse en los bosques tropicales (Kohyama y Hotta, 1990), donde se presenta una mayor diversidad arquitectural en individuos juveniles. Finalmente, Ek (1974, en King, 1990) encontró copas más extendidas en sitios abiertos que en sitios cerrados para árboles de bosques templados.

#### 1.2.2.4 Índice de bifurcación.

El índice de bifurcación (IB) es uno de los parámetros más importantes en el estudio de la estructura y conformación de los árboles, en particular del patrón de ramificación (Whitney, 1976;

Steingraeber et al., 1979; Borchert y Slade, 1981; entre otros). Este parámetro ha sido estudiado tanto a nivel adaptativo como a nivel de variación o plasticidad ambiental, aunque también se han dado opiniones en contra de su utilidad (Borchert y Slade, 1981). Whitney (1976) fué uno de los primeros en retomar el uso del IB para el estudio de la ramificación de los árboles, ya que éste es un método que originalmente nació en el estudio de la geomorfología para el análisis de la ramificación de los ríos (Steingraeber et al. 1979).

El IB es un valor numérico que indica el grado de ramificación de la copa de un árbol, y existen dos métodos para estimarlo: 1) el método botánico (Borchert y Slade, 1981) y 2) el método de Strahler (1957). Ambos se basan en el conteo de ramas de los diversos órdenes de ramificación de la copa, pero el primero en un sentido centrífugo, es decir, del tronco central hacia la periferia, y el segundo en sentido centripeto, de manera contraria al anterior.

En el método de Strahler se designan las ramas terminales o de la superficie de la copa como ramas de primer orden. Siguiendo en sentido descendente (hacia el tronco), la rama que une a dos ramas de primer orden se designa como de segundo orden. A su vez, la rama inferior que sostiene a dos ramas de segundo orden se designa como de tercer orden, y así sucesivamente hasta llegar a asignarle el orden superior al tronco. Cuando dos ramas de distinto orden convergen en una rama parental, prevalece en ésta el orden superior. Una vez que se ha obtenido el número de ramas de cada orden de ramificación se obtiene el IB de dos órdenes consecutivos por la fórmula de Strahler:

$$IB (n:n+1) = \frac{N(n)}{N(n+1)} \quad (1)$$

El IB constituye el cociente del número de ramas (N) de un orden (n) y el número de ramas del orden superior (n+1).

El IB total del sistema de ramificación o de toda la copa del árbol se obtiene por la fórmula de Motomura (1947, citado en Whitney, 1976):

$$IB = \frac{N_t - N_{max}}{N_t - N_1} \quad (2)$$

donde:

$N_t$  = número total de ramas de todos los órdenes;

$N_{max}$  = número de ramas del máximo orden, que en el método de Strahler es igual a uno (el tronco);

$N_1$  = número de ramas del primer orden.

En otros términos, se resume como:

$$IB = \frac{N_t - 1}{N_t - N_1} \quad (3)$$

Los botánicos han utilizado tradicionalmente el sistema centrífugo (Wilson, 1966, en Borchert y Slade, 1981). Este tipo de ordenamiento es isomórfico con el desarrollo del árbol, por lo tanto el número de órdenes refleja el orden cronológico de la formación de ramas, y la dinámica del sistema de ramificación puede ser descrita añadiendo segmentos de órdenes superiores después de cada etapa de

crecimiento. Mediante una gráfica del logaritmo del número de ramas de cada orden contra el orden, se puede predecir el número de ramas a partir del número de orden. Dicha gráfica constituye un modelo matemático que describe el sistema de ramificación, y que permite la predicción del futuro desarrollo del árbol.

En relación a la funcionalidad del IB, Leopold (1971) se refirió al principio de la igualdad de distribución de energía y el principio del mínimo gasto de esta. Según este autor, los valores del IB representan un intento por lograr la colocación de áreas fotosintéticas no azarosa y sin sobreposición, y la necesidad de minimizar el gasto de energía en estructuras no fotosintéticas. Whitney (1976) apoya esta hipótesis al explicar los valores altos del IB de las especies sucesionales tempranas.

Borchert y Slade (1981) opinaron que el método de Strahler es inadecuado para caracterizar la ramificación del árbol, debido a que no predice su desarrollo tal como lo hace el sistema botánico. Sin embargo, reconocen que un método isomórfico con el desarrollo del árbol está limitado a su estudio durante los primeros años de edad.

En cuanto al estudio del IB a nivel interespecífico, Whitney (1976) comparó el patrón de ramificación en especies deciduas nativas de Norteamérica. Él encontró valores significativamente mayores de IB en las especies menos tolerantes a la sombra, y valores menores para las más tolerantes, concluyendo que la variación del IB a lo largo de un gradiente sucesional o lumínico podría ser indicativa del grado en que una especie se aproxima al hábito de monocapa o multicapa. De esta manera, Whitney (1976) propone que el

IB es constante en la especie, y que es un indicador de la estrategia adaptativa de los árboles a los estadios sucesionales.

De manera similar, Steingraeber et al. (1979), con base en la teoría de Horn (1971), sostienen que las especies pioneras con una distribución de hojas en multicapa tienen valores altos de IB, mientras que las especies de estadios sucesionales tardíos con un arreglo de hojas en uno o pocos estratos tienen un IB bajo, es decir, un patrón muy bifurcado. Estos autores opinan que existe variación en la disposición de las hojas e intercepción de luz que favorece a las especies en diferentes microambientes, y que esta puede estar correlacionada con diferentes genotipos o representar una plasticidad fenotípica.

Una de las preguntas del presente trabajo se refiere a la variación que presenta el IB dentro de una especie. Sobre este punto, Whitney (1976) y Pickett y Kempf (1980) encontraron un valor constante para Fraxinus americana. Este resultado, junto con el de Oohata y Shidei (1979, en Steingraeber et al., 1979) para Quercus phylllyraeoides, de que el IB no cambia dentro de la especie en función de la cantidad de luz, dio pie a apoyar la hipótesis de Horn (1974, 1975) de que los árboles tienen una capacidad limitada para modificar su arreglo foliar. Sin embargo, de acuerdo al trabajo de Whitney (1976), la validez de este resultado es dudosa debido a que está basado en una muestra pequeña de árboles, y Pickett y Kempf lo explican debido a la limitada preferencia de hábitats de Fraxinus americana, siendo por esto una especie inapropiada para el estudio de la plasticidad fenotípica relacionada con la ramificación. Por otro lado, Steingraeber et al. (1979) sí encontraron valores mayores de IB

en árboles de Acer saccharum desarrollados en sitio abierto, y menores en árboles desarrollados en sitios de mayor edad sucesional. Por lo tanto, ellos concluyen que no se debe generalizar la afirmación que el IB es constante en una especie.

Para especies que comienzan su ciclo de vida en la sombra y llegan finalmente al dosel abierto, la estrategia podría estar complementada por una variación fenotípica del sistema de ramificación como respuesta a cambios en el ambiente durante la vida del individuo (Steingraeber et al., 1979). Posteriormente, Borchert y Slade (1981) mencionaron en cuanto a la geometría adaptativa de los árboles, que existe una gran variación fenotípica entre árboles de la misma especie.

Existe una alta correlación directa entre el vigor del árbol y el IB. Los IB de árboles vigorosos de sitios abiertos fueron significativamente mayores que los de árboles que crecieron en sombra (Steingraeber et al., 1979; Pickett y Kempf, 1980). Por otro lado, Tomlinson (1978, en Borchert y Slade, 1981) mostró cómo se reduce el IB con la edad en el arbusto Aristotelia fruticosa debido a la transición de ramas monopodiales a simpodiales y a un incremento en la simetría.

En un estudio con especies arbustivas, Pickett y Kempf (1980) detectaron una ausencia de variación del IB entre ambientes luminicos y sombreados, explicando que posiblemente esto se deba a la menor asignación de biomasa a la estructura de ramificación, lo cual impide adoptar las estrategias de ramificación que presentan los árboles.

Borchert y Slade (1981) concluyeron que el IB no parece ser constante en la misma especie y en la copa del mismo árbol tanto a lo

largo del ciclo de vida como en un momento determinado. Por esta razón opinaron que el IB no es una herramienta útil para cuantificar la ramificación del árbol y como indicador de la geometría adaptativa. Esta afirmación la basaron en el hecho de que el parámetro ignora información básica para caracterizar el modelo arquitectural, tal como el tamaño de la rama, o si se trata de ramas ortotrópicas o plagiotrópicas, parámetros importantes en la arquitectura del árbol (Hallé et al. 1978). McMahon y Kronauer (1976) afirmaron que cualquier sistema de ordenación que no contenga las dimensiones físicas del árbol como diámetro, longitud de la rama, etc., es insuficiente para estudiar el diseño físico mecánico.

Honda et al. (1981) mencionaron que el IB tiene poca utilidad en la interpretación de la geometría adaptativa, ya que varía mucho en función del ambiente. A manera de conclusión, Barker et al. (1973), McMahon y Kronauer (1976) y Steingraeber et al. (1979) reconocieron que todavía no se sabe en realidad cuanta y qué tipo de información se requiere para caracterizar mejor la geometría adaptativa del árbol.

#### 1.2.2.5 Distancia entre ramas y longitud de ramas.

En cuanto a la distancia entre ramas, existe todavía mucho menos información que para las variables anteriores. Kempf y Pickett (1981) demostraron que las especies tolerantes a la sombra Lindera benzoin y Viburnum acerifolium presentan distancias grandes entre ramas, así como ramas más largas, aparentemente como una medida para evitar el solapamiento de hojas.

Pickett y Kempf (1980) notaron que la longitud de la rama, al igual que el ángulo de la rama, difieren grandemente entre la parte sombreada y la asoleada dentro de la copa de un mismo individuo de Quercus rubra. En el mismo trabajo estos autores realizaron un estudio sobre arbustos de estadios sucesionales tempranos y tardíos, y encontraron longitudes de rama y distancias entre ramas más cortas en las especies tempranas que en las tardías, así como un mayor número de hojas de tamaño pequeño. Así mismo notaron una compensación de una distancia entre ramas grande con una longitud de ramas cortas y ángulo de ramas cerrados, para compensar el sobrelapamiento de hojas. En Lindera benzoin se observó además que los individuos con una distancia corta entre ramas presentaban ramas largas, aparentemente mostrando una compensación entre distancia entre ramas y longitud de éstas. Este trabajo demostró que los árboles de sombra tienden a disminuir la sobreposición de hojas aún a costa de una mayor inversión de tejido no fotosintético con ramas más largas y distancia entre ramas más grande.

En Piper hispidum (especie pionera de la selva), Tinoco y Vázquez-Yanes (1983) encontraron que las ramas son más largas en condiciones de sol que de sombra. Explicaron este resultado como una respuesta de los individuos en el sol, donde la competencia por la luz para un mayor crecimiento requiere de la mayor extensión posible de las ramas, mientras que los de sombra se encuentran en una situación de sobrevivencia más que de competencia, y por lo tanto su estrategia consiste en mantener las ramas sin gran inversión de energía.

Steingraeber *et al.* (1979), en un estudio morfométrico en plántulas de Acer saccharum, encontraron una mayor longitud de ramas de primer orden en las plantas de un sitio abierto que en las de sombra, a la vez que Borchert & Slade (1981) encontraron la misma tendencia en ramas de segundo y tercer orden en árboles de Populus deltoides, ambas especies sucesionales tempranas.

Kempf y Pickett (1981) encontraron para algunos arbustos que las ramas de la parte externa, o de órdenes iniciales (en el sistema de Strahler), son las de mayor importancia en los parámetros de ramificación fina como son la longitud, ángulo y distancia entre ramas, mientras que para las ramas proximales o de órdenes altos son más importantes en el soporte de las ramas terminales. Patrones más específicos en relación a la distancia entre ramas fueron demostrados por Kohyama (1980, en Kuppens 1989) para Abies mariesii. Los individuos juveniles de sol presentaron una distancia entre ramas mucho mayor que los de sotobosque como resultado de sus arquitecturas en multicapa y monocapa, respectivamente, así como también una mayor altura de la primera rama (Fig. 1).

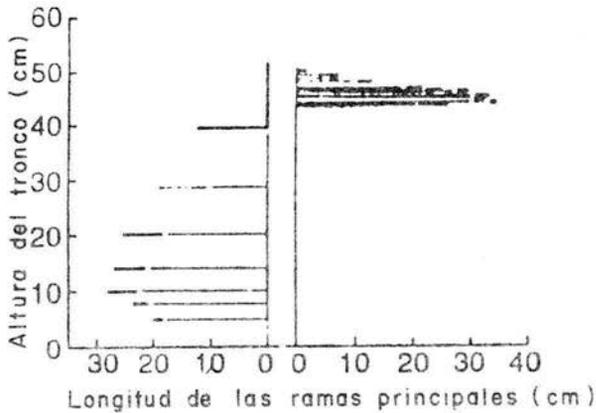


Fig. 1. Representación diagramática de la distribución de las ramas de individuos juveniles de *Abies mariessii* de la misma altura en un sitio abierto (izquierda) y en sotobosque (derecha). Tomado de Koppers (1989: 377).

### 1.2.3. Plasticidad fenotípica.

Futuyma (1986) ha definido el genotipo como el banco de información del organismo heredado de sus progenitores para su desarrollo, y el fenotipo como la manifestación de la interacción de esta información con los factores físicos, químicos y biológicos - el ambiente en un sentido muy amplio - que le permiten al genotipo manifestarse en una serie de estados de desarrollo. De acuerdo con este autor, debido a que los genes muestran sus efectos en el fenotipo vía reacciones bioquímicas, las expresiones fenotípicas están sujetas al medio físico y químico en donde las reacciones tienen lugar. Si se colocan individuos con el mismo genotipo bajo un espectro de condiciones ambientales, se encontrará que virtualmente cada gen varía en cierto grado en expresión fenotípica. Cada

genotipo tiene su propia norma de reacción, una variedad de expresiones bajo diferentes condiciones ambientales. El mismo autor afirma que muy frecuentemente, especialmente si el ambiente fluctúa mucho, los genotipos con más ventaja son aquellos cuya expresión fenotípica varía de acuerdo a las condiciones prevaletientes (i.e. mayor plasticidad). La variación fenotípica común es alrededor del 5 al 10% de la desviación estándar de la media en la mayoría de los caracteres. Se puede demostrar que una fracción de esta variación es debida al factor genético (Futuyma, 1986); sin embargo, frecuentemente los efectos endógenos y exógenos son difíciles de separar (Bradshaw, 1965).

Según Bradshaw (1965), la plasticidad fenotípica se refiere únicamente a la variación fenotípica exógena (efectos ambientales), mientras que la variación endógena (desarrollo ontogenético del individuo, organización intrínseca) complica el estudio de la plasticidad, ya que influye sobre la morfología externa y observable del individuo. Este autor (1965: 116) menciona que "la magnitud en la que la expresión de características individuales de un genotipo es modificada por diferentes ambientes, es una medida de la plasticidad de esos caracteres. Un genotipo muestra plasticidad cuando su expresión es capaz de ser alterada por influencias ambientales". Por su parte, Schlichting (1986) la define como la habilidad de un organismo individual para alterar su fisiología y morfología en respuesta a cambios en las condiciones del medio, y Sultan (1986: 127) como "la variación en la expresión fenotípica de un genotipo que ocurre en respuesta a condiciones ambientales particulares y que aumenta la capacidad del individuo de sobrevivir y reproducirse bajo

esas condiciones". Con esta definición, vemos que Sultan (1986) subraya claramente que la plasticidad fenotípica puede tener importantes consecuencias para la adecuación.

La plasticidad puede ser morfológica (visible) y/o fisiológica. De hecho, toda plasticidad morfológica es resultado de una previa plasticidad fisiológica (Bradshaw, 1965). Por el contrario, la estabilidad es la falta de cambio o alteración ante cambios en el ambiente, y es adaptativa, aunque la plasticidad (o falta de estabilidad), también puede ser adaptativa en muchos casos (Bradshaw, 1965). La estabilidad también puede ser comparada con la homeostasis de un carácter (Bradshaw, 1965), y la homeostasis a cierto nivel puede alcanzarse a través de la plasticidad a niveles jerárquicos más bajos (Rode, 1983). La plasticidad actúa en una etapa determinada del individuo y sobre caracteres determinados, y la plasticidad de un carácter puede inducir, al mismo tiempo, la homeostasis de otro (Bradshaw, 1965).

Originalmente se pensaba que mientras más largo es el proceso de desarrollo de un carácter (como el desarrollo de un meristemo), más grande es el grado de plasticidad que puede presentar, debido a que el ambiente actúa por más tiempo. Lo contrario ocurría en eventos rápidos tales como la producción de una flor o fruto, o el desarrollo de un primordio (Stebbins, 1950). Sin embargo, Bradshaw (1965) presenta ejemplos experimentales que han descartado esta hipótesis, considerando que la duración del desarrollo de la estructura de la planta no es determinante en la plasticidad del carácter, sino que más bien esta está controlada genéticamente.

Se ha demostrado que la capacidad y amplitud de respuesta de la plasticidad fenotípica está determinada por el genotipo de ese carácter y no por el ambiente en sí (Schlichting, 1986; Sultan, 1986). Esta amplitud puede ser mayor que la respuesta fenotípica, debido a las limitaciones en el individuo de tipo arquitectural o recursos del medio (Schlichting, 1986). De esta manera, la plasticidad fenotípica, o un carácter plástico, puede ser adaptativa si esto le confiere ventajas al individuo, ya que si un genotipo tiene éxito en el medio debido a su plasticidad fenotípica, este va a ser seleccionado y eventualmente incluido en el acervo genético (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986).

A pesar de que se ha considerado la frecuencia génica como el principal mecanismo de adaptación de las poblaciones de las plantas al medio, diversos autores han reconocido a la plasticidad fenotípica como un mecanismo alternativo de ajuste ambiental (cf. Sultan, 1986). Esta plasticidad presenta ciertas características ausentes de los ajustes genéticos, tales como los cambios inmediatos reversibles a través de procesos fisiológicos que dan resultado a nivel morfológico durante el ciclo de vida de las plantas (Bradshaw, 1965).

Rothstein (1973, en Veneklaas, 1985) y Pianka (1978) sugieren que la magnitud de la variación fenotípica es proporcional a la amplitud del nicho explotado por la especie, de acuerdo con el modelo de variación del nicho. Mooney y West (1964) compararon la fotosíntesis y respiración de cinco especies de diferente origen, encontrando la mayor respuesta en plasticidad en las especies que presentaban la mayor distribución natural.

Por otro lado, Sultan (1986) hizo una diferenciación entre los términos "adaptativo" (adaptive), y "adaptado" (adapted). Un carácter adaptativo le confiere un beneficio al organismo en relación a su situación ambiental actual, mientras que un carácter adaptado es aquel que ha sido el producto de una selección natural a lo largo de varias generaciones, es decir, que fue adaptativo en el pasado y por lo tanto seleccionado naturalmente. Adaptado, dice, se refiere al origen causal de un carácter en la historia evolutiva, mientras que adaptativo no nos dice nada acerca del origen del carácter, sino que habla del valor actual en un determinado ambiente.

En muchos casos, las fluctuaciones grandes en un carácter debido a fluctuaciones en el ambiente puede considerarse como una falta de adaptación; el genotipo involucrado está mal adaptado al ambiente (Bradshaw, 1965). Por ejemplo, las plantas que crecen bien con determinada radiación lumínica y son llevadas a un sitio con escasa iluminación como el sotobosque de la selva y crecen menos, son plantas cuyo genotipo del crecimiento está mal adaptado a condiciones de sombra. Por lo tanto, mientras más plástico es un carácter, se corre el riesgo de que esté menos adaptado a ese ambiente.

Loach (1967) encontró que especies de árboles deciduos de Norteamérica intolerantes a la sombra presentan una mayor reducción en la máxima tasa fotosintética cuando crecen en la sombra. Igualmente, el índice de área foliar (LAR, por su nombre en inglés) presenta una mayor plasticidad cuando las plantas crecen en sombra que en sol (Loach, 1970). Woods y Turner (1971, en Veneklaas, 1985) y Wallace y Dunn (1980) encontraron una mayor plasticidad en la abertura estomática en las especies tolerantes a la sombra de los

géneros Cornus y Acer, que en el género intolerante Liriodendron. Jackson (1967) encontró mayor plasticidad en el grosor de la hoja en especies intolerantes de árboles deciduos.

En el caso específico de la selva húmeda, se ha observado una mayor plasticidad fenotípica en las especies típicas de o comunes en claros, que en las especies tolerantes a la sombra. Fetcher et al. (1983, en Veneklaas, 1985), habían planteado la hipótesis de que Heliocarpus appendiculatus (una especie pionera) tendría una menor respuesta plástica a cambios en la condición de luz que Dipteryx panamensis (una especie que depende de claros para alcanzar el dosel). Sin embargo, sus experimentos mostraron una mayor plasticidad en H. appendiculatus para la mayoría de las características morfológicas. A pesar de esto, ellos concluyeron que la plasticidad no está necesariamente relacionada con la sobrevivencia, debido a que D. panamensis (menos plástica) no presentó mortalidad, mientras que en H. appendiculatus la mitad de las plantas murieron en el tratamiento de sombra a pesar de su elevada respuesta plástica.

Strauss y Bazzaz (1991) observaron en una selva en Costa Rica tanto una mayor plasticidad como un mayor potencial de aclimatación en la tasa fotosintética y asimilación neta en especies de claros que en las tolerantes. Pseudolmedia oxyphyllaria, por ejemplo, una especie considerada por estos autores como tolerante a la sombra, no mostró plasticidad en estos caracteres.

Jeffries (1984) reconoció dos tipos de plasticidad: la plasticidad discreta (polimorfismo, como las hojas dimórficas o los cambios en la expresión sexual) y plasticidad continua (cambios en el

numero y tamaño de órganos). En malezas anuales se ha observado un mayor ajuste en el tamaño de las metámeras (hoja + internodo) que en su número (Meerts y Vekemans, 1991; Ramakrishnan, 1960, en Meerts y Vekemans, 1991).

Cuando las fluctuaciones del ambiente duran igual o más que el ciclo de vida de la especie, la respuesta a dichos cambios es más fácilmente explicable a través de un polimorfismo, en donde el morfo de un alelo prevalece sobre los otros morfos, aunque en las generaciones subsecuentes éste sea el menos adaptado a los otros ambientes en particular. De esta manera, en las especies del dosel superior e intermedio de la selva, sólo puede actuar la plasticidad fenotípica ya que estas especies experimentan distintos ambientes a lo largo de su ciclo de vida. Jain (1979) cita tres estudios en los géneros Avena, Bromus y Limnanthus (dos pastos y una hierba anual). En cada género se estudiaron dos especies, encontrando que en cada uno, una especie presentó gran polimorfismo, mientras que en la otra la variación fenotípica fué muy grande, presentandose de esta manera dos mecanismos alternativos de adaptación, i.e., plasticidad fenotípica y variación genética.

Finalmente, la aclimatación es la adaptación a un nuevo ambiente, después de haber estado expuesto el carácter a un ambiente previo (Bradshaw, 1965). Aquí se incluyen los cambios que se producen en un fenotipo ya expresado, generalmente a nivel modular (hoja), ya sea en desarrollo o ya desarrollado, y que puede estar limitado por procesos bioquímicos, fisiológicos o morfológicos (Strauss y Bazzaz, 1991). Para Smith (1982), la aclimatación es un proceso que constituye la habilidad de las plantas individuales a

ajustarse fisiológicamente a fluctuaciones del ambiente. Por otro lado, la adecuación puede ser definida, según Sultan (1986), como la adaptación de un organismo a su ambiente, lo cual resulta en un éxito relativo por medio de su sobrevivencia y potencial reproductivo.

### 1.3 OBJETIVOS E HIPOTESIS

El objetivo principal de este trabajo fué determinar la relación que guardan las diversas variables de arquitectura con la disponibilidad de luz en los distintos ambientes de la selva alta perennifolia en individuos juveniles de tres especies arbóreas.

Los objetivos particulares consistieron en determinar la relación que guardan el diámetro, número de hojas, cobertura foliar, altura de la primera rama, distancia entre ramas, longitud de la rama e índice de bifurcación, con la disponibilidad de luz a lo largo de un gradiente lumínico de la selva.

Para tal fin, se plantearon las siguientes preguntas. Las especies arbóreas que en su estado juvenil se encuentran ampliamente distribuidas en la selva, ¿presentan una plasticidad o ajuste a nivel morfológico-arquitectural al ambiente lumínico?. Si la presentan, ¿en cuál carácter o parametro la presentan, a qué grado y en qué sentido? ¿Que ventajas pueden estos ajustes conferir a la planta?.

### Hipótesis.

Las hipótesis planteadas en este trabajo están basadas principalmente en la revisión bibliográfica realizada, aunque en algunos casos también están apoyadas en observaciones de campo.

La hipótesis general en este trabajo es que las especies estudiadas presentan cierto grado de plasticidad fenotípica en su estado juvenil en lo que se refiere a su arquitectura, debido a su amplia distribución en este estado de desarrollo, lo cual les permite sobrevivir en diferentes ambientes lumínicos.

En lo que se refiere al diámetro, debido a la estrategia tolerante a la sombra de los árboles de sotobosque, y de competencia de los árboles de claros, se esperaba encontrar diámetros mayores en los individuos de sombra que en los de sol, como resultado de su menor crecimiento en altura y mayor crecimiento de grosor del tronco y lateral de la copa.

En cuanto al número de hojas, se esperaba que éste fuera igual o menor en individuos de sombra que en los de sol, ya que hasta el momento no existe evidencia de que individuos de sombra tengan más hojas que los de sol.

Respecto a la cobertura foliar, se esperaba una tendencia en individuos de sombra a tener una mayor cobertura foliar que en individuos de sol de la misma altura. Esta hipótesis se basa en la necesidad de expandir la superficie foliar en individuos que viven en el sotobosque, en condiciones de menor competencia, conformando una estructura en monocapa para captar la mayor cantidad de luz posible. En contraste, los individuos de sol sufren una mayor competencia y disponen de menos espacio para expandir su copa hacia los lados, pero

pueden colocar sus hojas en estructura de multicapa debido a la mayor radiación existente. De acuerdo a los planteamientos de King (1990) y Kohyama y Hotta (1990), se pretendía ver si el individuo puede adoptar una estrategia similar a la observada a nivel de especie, en cuanto a una mayor cobertura foliar en ambientes sombríos.

Por otro lado, se esperaba que para los árboles de sombra existiera una limitada producción de ramas en la parte baja, siendo más común el alargamiento del tallo en altura por el fenómeno de etiolación, dando esto una mayor altura de la primera rama que en los árboles en sol. En estos últimos, por el contrario, la abundancia de luz sí permite a la planta mantener ramas en la parte baja. La observación de campo que apoya esta hipótesis la constituye el hecho de que en algunas especies arbóreas, incluyendo a las aquí estudiadas, el crecimiento en etapa de plántula y juvenil hasta cierta altura se debe principalmente a una elongación del tallo en el meristemo apical, únicamente con la presencia de unas cuantas hojas en la parte apical o terminal superior del tallo, sin la producción de ramas. Esto, a su vez, tiende a una estructura de la copa en monocapa para el ambiente sombrío y en multicapa para el ambiente más luminoso, lo cual, además de ser claramente observable en la práctica, coincide con la teoría de Horn (1974) para la morfología de la copa de los árboles.

En lo que se refiere a la distancia entre ramas, se esperaba que la distancia fuera mayor entre las ramas en los individuos de sombra como medida para reducir el sombreado y solapamiento de hojas.

Para la longitud de la rama, durante la etapa juvenil en un sitio abierto, el árbol asigna más recursos al crecimiento en altura

que a la expansión de su copa, como resultado de una estrategia de competencia. En un sitio de sombra, en cambio, se da una estrategia de estrés lumínico en donde el árbol, más que crecer en altura, se beneficia al crecer hacia los lados y mantenerse en el sotobosque. En el campo se observaron ramas más largas en individuos de sombra que en los de sol.

Con base en la información presentada en la sección 1.2.2.b de este capítulo, se esperaba encontrar índices de bifurcación más altos en los individuos en sitios abiertos, e índices de bifurcación más bajos en los individuos en sitios cerrados. Esto se debería a una mayor ramificación de primer orden en los ambientes más luminosos, como una estrategia para desplegar una mayor superficie foliar. Esta hipótesis también está basada en observaciones de campo.

## CAPITULO DOS: METODOS

## 2.1 DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.

El trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", reserva natural del Instituto de Biología de la UNAM localizada a 33 km al norte de Catemaco, y a 4.5 km de la costa del Golfo de México, en el sur del estado de Veracruz y al oriente de la Sierra de Los Tuxtlas (Fig. 2).



Figura 2. Localización del área de estudio. Fuente: Anónimo, 1989.

La altitud en los terrenos de la estación va de 150 a 530 m s.n.m.. El presente trabajo se realizó sólo en la parte Este de la reserva, que es la de menor altitud. La región posee un clima cálido y húmedo. Las temperaturas máxima y mínima son 29°C y 17°C, respectivamente (promedios mensuales), y la temperatura media anual es de 23.7 °C (Lot-Helgueras, 1976). La época de lluvias va de junio a febrero y la de secas de marzo a mayo; sin embargo, son usuales lluvias durante todo el año.

La precipitación media anual es de 4900 mm, el 15% de la cual se debe a los "nortes" que ocurren durante el invierno. Estos son vientos húmedos que alcanzan velocidades de hasta 80 km/h, los cuales tienen un papel importante en la dinámica estructural de la comunidad debido a las aberturas que producen en el dosel por la caída de ramas y árboles (Martínez-Ramos, 1985).

El sustrato geológico es de origen volcánico y data del Terciario Superior; sin embargo, la última erupción del volcán de San Martín (el más alto de la región con 1700 m s.n.m.) fué en 1793. El sustrato lo forman rocas basálticas y andesíticas mezcladas con cenizas volcánicas. Los suelos son latosoles de migajón arcilloso, de color moreno rojizo y con una profundidad variable, pH ácido de 5.1 a 6.9, eutróficos con gran cantidad de materia orgánica (5.5% según Bongers et al., 1988).

## 2.2 FLORISTICA Y ESTRUCTURA DE LA SELVA DE LOS TUXTLAS, VER.

La selva de Los Tuxtlas se clasifica como selva alta perennifolia (SAP) (sensu Miranda y Hernandez X., 1963), y su localización (18°34'-18°36'N y 95°04'-95°09'W) está cerca del límite norte neotropical de distribución de las selvas de este tipo (Lot-Helgueras, 1976). De acuerdo con este autor, este tipo de vegetación presenta variantes en estructura y composición debidas principalmente a la variación en topografía y a la presencia de comunidades secundarias producto de perturbaciones naturales o de origen humano.

Se han reconocido alrededor de 818 especies de angiospermas, helechos y grupos afines para esta selva dentro y en las inmediaciones de la estación (Ibarra y Sinaca, 1987), faltando todavía por encontrar un 10% más según estos autores. Las especies listadas pertenecen a 118 familias, de las cuales las mejor representadas son: Orchidaceae (60 especies), Compositae (59 especies), Leguminosae (54), Polypodaceae (50), Rubiaceae (40), Euphorbiaceae (24), Moraceae (20), Gramineae (16) y Lauraceae (15), entre otras. Dentro de estas familias se pueden encontrar más de 150 especies arbóreas (Estrada et al., 1985).

La fisonomía, estructura y composición florística de una hectárea fué estudiada en detalle por Bongers et al. (1988), quienes encontraron lo siguiente. La selva presenta un dosel cerrado a los 30-35 m de altura. El 89.4% de las especies son perennifolias, 25.4% presentan hojas compuestas y 80% tienen hojas en las clases de tamaño notófila y mesófila. La estructura de la selva se caracteriza por una densidad relativamente baja (2976 individuos con un diámetro

a la altura del pecho (DAP)  $\geq$  de 1 cm, y 346 individuos con un DAP  $\geq$  de 10 cm por hectárea). En dicha hectárea se encontraron 234 especies, de las cuales 55.1% fueron árboles (129), 9.4% arbustos, 3.4% palmas, 20.1% lianas, 6.8% hierbas y 5.1% de una forma de vida que no pudo ser determinada. Además encontraron 58 especies de epifitas y hemiepifitas.

Aun cuando Popma *et al.* (1988) afirman que en un sentido estricto no existe estratificación en la selva de Los Tuxtlas, la estructura de la comunidad se caracteriza en general por una dominancia relativa de Astrocaryum mexicanum en el sotobosque, Pseudolmedia oxyphyllaria en las capas intermedias y Nectandra ambigens en el dosel superior. En Estrada *et al.* (1985) se añaden a las anteriores: Faramea occidentalis y Psychotria spp. en el estrato inferior (0 - 10 m.); Quararibea funebris, Croton nitens, Guarea glabra y Stemmadenia donnell-smithii en el estrato medio (10 - 20 m.); y Poulsenia armata, Dussia mexicana, Bocconinax arboreus, Omphalea oleifera, Pterocarpus rohrii y Platycodon arboreum, entre muchas otras, en el estrato superior (20 - 35 m.). Algunos resultados diferentes de dominancia de especies por estrato se encuentran en Flores (1971), Piñero *et al.* (1977) y Carabias (1979), lo cual indica una gran variabilidad florística local. Por arriba de los 40 m sólo se presentan las copas de árboles emergentes, particularmente del género Ficus.

En cuanto a la estructura horizontal de la selva, en 1979 las fases estructurales madura, claro y de construcción eran de un 77%, 6% y 17% de la superficie respectivamente (Torquebiau, 1981).

Finalmente, la tasa de renovación (definida como el tiempo que transcurre entre dos claros en un mismo sitio de la selva) calculada

para la selva de Los Tuxtlas fue de 138 años (Bongers et al., 1988). Por lo tanto, en comparación con otras selvas húmedas, esta selva presenta: 1) características fisonómicas foliares similares, 2) una baja diversidad, 3) una baja densidad, 4) un área basal similar, y 5) una tasa de renovación baja (Bongers et al., 1988).

### 2.3 ELECCION Y DESCRIPCION DE LAS ESPECIES.

Se requerían especies que presentaran individuos en todos los distintos ambientes de la selva, de modo que se pudiera encontrar cierta plasticidad fenotípica, y que a su vez tuvieran requerimientos de hábitat más o menos similares para que se pudieran comparar las características de las especies entre sí.

Las especies elegidas fueron Pseudolmedia oxyphyllaria Donn. Sm., ("tomatillo") de la familia Moraceae; Guamia sp. (especie todavía no determinada y posiblemente no descrita), anteriormente reportada para la estación como Sapranthus microcarpus ("colorado"), de la familia Annonaceae (Ibarra y Sinaca, 1987), y Trophis mexicana (Liebm.) Bur., ("ramoncillo"), también de la familia Moraceae. En lo sucesivo y por razones prácticas, las especies elegidas, se nombrarán únicamente con el epíteto genérico.

Estas especies corresponden a las estrategias de historia de vida nómada (Pseudolmedia), pionera (Trophis) y tolerante (Guamia), según la clasificación de grupos de convergencia ecológica de Martínez-Ramos (1985).

También se requería que las especies presentaran una alta abundancia de individuos juveniles a lo largo de todo el gradiente ambiental de la selva, para disponer de una muestra suficientemente grande de individuos a estudiar. El hecho de encontrar una distribución más amplia para estas especies en estado juvenil en comparación con otras, hace pensar en la posibilidad de que exista cierta plasticidad fenotípica o capacidad de aclimatación que les permite explotar los distintos ambientes de la selva en dicho estado de desarrollo. Por otro lado, también se requería que los individuos poseyeran cuando menos dos ramas. Trophis mexicana es una especie dominante en el estrato bajo y medio arbóreo, Pseudolmedia oxyphyllaria en el estrato bajo, medio y alto, y Guania sp. en el estrato bajo (0 - 10 m), (Flores, 1971; Piñero et al., 1977; Carabias, 1979; Martínez-Ramos, 1980; Bongers et al., 1988).

Las siguientes características morfológicas para individuos adultos fueron presentadas por Ibarra (1985):

Pseudolmedia oxyphyllaria Donn. Sm.- Planta dioica. Arbol de 20 - 25 m de altura (máx. 30), y 30 - 50 cm de DAP. Contrafuertes insinuados de 30 - 50 cm de alto y 4 a 6 por tronco. Tronco cilíndrico de corteza lisa, parda o pardo grisácea. Exudado pardo claro cambiando a pardo oscuro. Copa relativamente abierta, redondeada, con ramas cercanas entre sí y más o menos horizontales. Hojas simples, alternas, peciolo con exudado pardo pálido al desprenderlo del tallo. Produce drupas de 12 - 18 mm de largo, de color anaranjado a rojo y semillas esféricas, blanco amarillentas, de 11 - 13 mm de largo. Florece de febrero a abril o mayo y fructifica de abril a mayo.

Guamia sp.- Arbol de 3 - 7 m de altura (máx. 10 m) y de 8 - 18 cm de DAP, sin contrafuertes. Tronco cilíndrico recto de corteza lisa parda o negruzca cuando húmeda. Copa redondeada, densa y con las ramas en espiral, muy cercanas entre sí y con apariencia verticilada. Hojas simples, alternas, verde grisáceo, con 6 - 8 (-10) venas secundarias. Infrutescencia con 5 - 7 frutos individuales de 2 - 3.5 mm de largo, pardo verdoso a negruzcos y de 4 - 8 semillas por fruto. Florece y fructifica en forma irregular a lo largo del año.

Trophis mexicana (Liebm.) Bur.- Planta dioica. Arbol de 5 - 7 m de altura (máx. 12 m) y 7 - 15 cm de DAP, sin contrafuertes. Corteza lisa, verde grisácea y exudado transparente. Copa redondeada, ligeramente abierta. Hojas simples con 7 - 9 venas secundarias. Infrutescencia de 4 - 7 mm de largo, con drupas de color rojo y negro al secar. Florece de enero a mayo y fructifica de abril a junio. Su látex transparente es la característica más sencilla para su reconocimiento.

#### 2.4 ELECCION DE LOS INDIVIDUOS Y MEDICION DE LAS VARIABLES

Originalmente se pretendió trabajar con una muestra de 100 individuos por especie, distribuidos a lo largo de todo el gradiente ambiental, simplemente por considerarse un tamaño suficientemente grande de muestra para poder apreciar una respuesta de plasticidad fenotípica de individuos de distintos microambientes. Para determinar el tamaño de muestra no se utilizó ningún procedimiento estadístico.

La elección de individuos se realizó mediante un recorrido dirigido a lo largo de las veredas de la zona más cercana a las instalaciones de la estación. Para seleccionarlas, se utilizó como criterio que tuvieran entre 50 y 250 cm de altura, y que estuvieran aparentemente sanos y sin ningún daño físico. Debido a que no fue posible completar los 100 individuos en el área de trabajo, para Pseudolmedia se marcaron 98 individuos, para Guamia 85 y para Trophis 84.

En cada individuo de las tres especies se midieron las siguientes variables (entre paréntesis se incluyen las abreviaturas usadas para referirse a ellas): 1) altura total (ALT), 2) diámetro del tronco a 30 cm del suelo, usando un vernier (DIAM), 3) número de hojas mayores de 3 cm de longitud (NH), 4) los diámetros mayores de la copa para calcular el área de la cobertura foliar (COB) (método similar al utilizado por Kohyama, 1987), 5) distancia entre las ramas principales a lo largo del tronco (DR), 6) longitud de cada una de estas ramas unidas al tronco (LR), 7) altura de la intersección al tronco de la primera rama, de abajo hacia arriba (AR) (Fig. 3). Además se contó el número de ramas de cada orden de ramificación para la obtención del índice de bifurcación mediante el método de Strahler (1957). De aquí se obtuvo el número de ramas totales (NT) y el número de ramas del primer orden (N1) (Fig. 4). Para el caso del número de hojas, se fijó un tamaño mínimo de 3 cm de largo debido a que con un tamaño menor, las hojas todavía no estaban completamente desarrolladas.

En cuanto al IB, como se vió en la sección 1.2.4, existen dos métodos para su obtención. Aquí se utilizó el sistema de Strahler

(1957) simplemente porque se encontró más cómodo para el conteo del número de ramas por orden, ya que se realiza de la periferia hacia el tronco, mientras que el método botánico es del tronco hacia la periferia. Además no se pretendía seguir la evolución o el desarrollo del IB a futuro, para lo cual se hubiera requerido utilizar el sistema botánico.

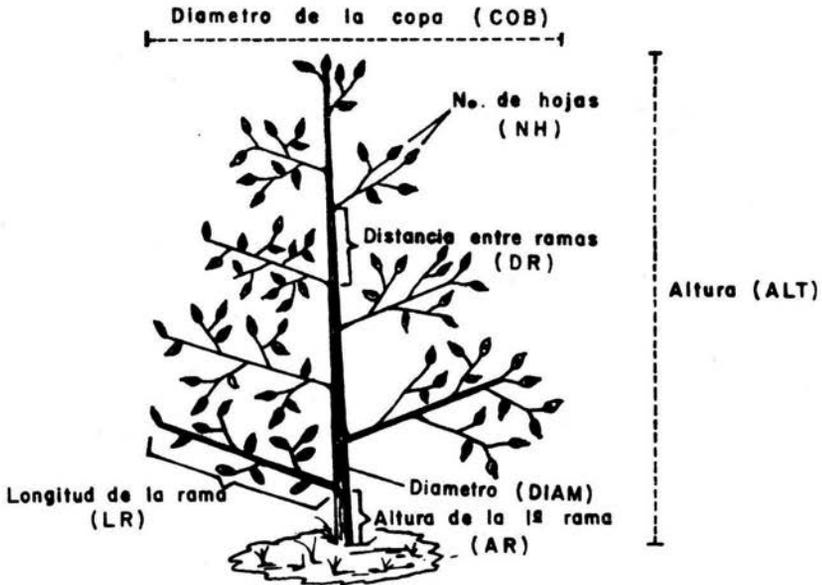


Figura 3. Variables morfológicas (y sus abreviaturas) incluidas en este estudio.



Figura 4. Ramas de primer orden (número 1), y ramas totales (NT) que es igual a la suma de las ramas de todos los órdenes.

## 2.5 ESTIMACION DE ABERTURAS DEL DOSEL FORESTAL

Con el propósito de analizar la posible relación luz - arquitectura con base en la estructura espacial de la selva, se practicó una estimación de la abertura del dosel forestal arriba de cada individuo para tener una estimación de la iluminación potencial relativa sobre un individuo, a través del método que a continuación se describe.

La estimación de la abertura del dosel forestal se hizo mediante apreciación visual, calculando una proyección vertical en forma cónica desde el individuo seleccionado hasta una altura de 25 m. Esta proyección cónica se hizo a un ángulo de  $22.5^\circ$  respecto a la vertical con la ayuda de un clinómetro. De esta manera, a la altura de 25 m, que es la altura a la que se estimó el primer valor de abertura del dosel, se cubría un área circular con un diámetro

aproximado de 21 m ( $\tan 22.5^\circ \times 25 = 10.52$ ;  $10.52 \times 2 = 21.4$  m). Las estimaciones se hicieron para las alturas 20, 10 y 5 m (Fig. 5). Se trabajó con un ángulo de  $22.5^\circ$  debido a que a la altura de 25 m, los huecos del dosel que se estimaron no excedían este ángulo.

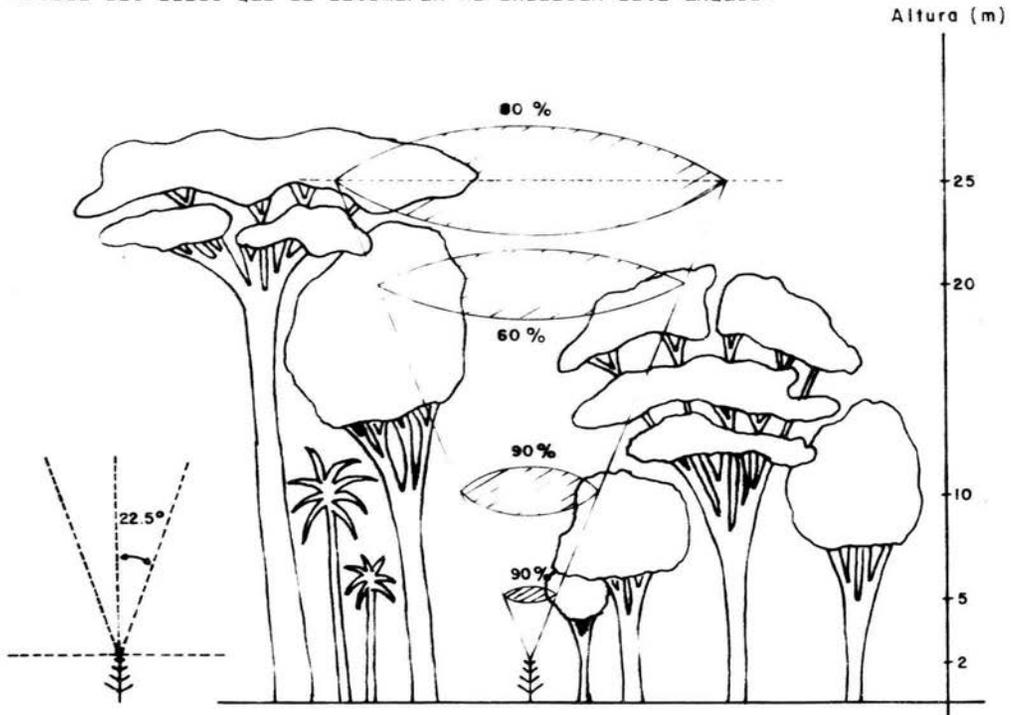


Figura 5. a) ángulo de proyección cónica, y b) estimación de los porcentajes de aberturas del dosel.

La apertura del dosel en cada estrato considerado se calculó estimando visualmente el porcentaje de la superficie o área del círculo imaginario que ocupaba el follaje de los árboles.

Con el propósito de obtener un valor comparativo de la luz proveniente de la parte superior de cada individuo, estos porcentajes se combinaron de la siguiente manera. Considerando que sobre la capa de follaje superior llega un 100% de luz, este porcentaje se multiplicó por el porcentaje de cobertura de la primera capa, éste a su vez por el de la segunda capa, y así sucesivamente hasta que finalmente se multiplicó por el porcentaje de la última capa de follaje o estrato inferior. De esta manera, el valor final dependió del número de capas determinado arbitrariamente y del porcentaje de abertura de cada una. En la Tabla 1 se presenta un ejemplo de estos cálculos, basado en la Figura 5.

Tabla 1. Ejemplo de los cálculos para la estimación de las aberturas del dosel.

Capa de vegetación	Altura aproximada (m)	Abertura del dosel (%)	Operaciones aritméticas
Superior	25	80	$100\% \times .80 = 80\%$
Media superior	20	60	$80\% \times .60 = 48\%$
Media inferior	10	90	$48\% \times .90 = 43.2\%$
Inferior	5	90	$43.2\% \times .90 = 38.9\%$

Valor final = 38.9% de iluminación relativa

## 2.6 MEDICION DE LA LUZ

### 2.6.1 Antecedentes

La actinometría es el estudio de las mediciones de la cantidad de luz absorbida por una solución química (Borrel, 1980). El sistema más utilizado es la actinometría química, en donde se da una formación de productos y un consumo de reactivos como resultado de la incidencia de luz. El rendimiento de formación de un producto es el número de moles que se forman por cada Einstein de radiación de determinada longitud de onda absorbido (un Einstein equivale a una mol de fotones). El uso de los actinómetros en el campo de la ecología se remonta a 1957 y 1959 por Maas y Westhoff, respectivamente (Pierik, 1965).

Una de las sustancias químicas utilizada en métodos actinométricos es el antraceno. Los métodos basados en el antraceno funcionan como una integración de moléculas (Dore, 1958, en Pierik 1965), ya que el compuesto absorbe energía luminosa para unir dos moléculas de antraceno. Fritzsche (1807, en Pierik, 1965), sintetizó el dímero diantraceno a partir de una solución de antraceno disuelta en benceno, irradiándola con luz solar. El proceso fotoquímico de la reacción se basa en la dimerización activada por moléculas de luz, siendo la reacción como sigue: una excitación por cuantos de luz en el antraceno forma un dirradical en las posiciones 9 y 10 de la molécula, la cual al chocar con una molécula de antraceno no excitada, forma un dímero (diantraceno). La reacción sólo se puede llevar a cabo en ausencia de oxígeno.

La formación de diantraceno a partir del antraceno es directamente proporcional al número de moles de luz absorbidos (Pierik, 1965). Suzuki (1943,1949,1950, citados en Pierik, 1965) reporta que la absorción del antraceno es abajo de los 390 nm, con máximos a los 359 nm y 378 nm, siendo la luz ultravioleta la responsable de la dimerización. Bokhorst (1970) reporta los siguientes puntos de extinción para el antraceno: Máx.: 359.5 y 378.5 y Mín.: 349.5 y 368.5 nm. Por lo que respecta al diantraceno, este tiene su absorción a una longitud de onda diferente al antraceno, por lo que no interfiere en las lecturas del compuesto original.

Con esto se puede ver que la longitud de onda de absorción del antraceno está casi en su totalidad en el espectro ultravioleta, la cual no se utiliza durante la actividad fotosintética de la planta. Sin embargo, en un ensayo realizado por F. Bongers y J. Popma (datos no publicados) con la ayuda de un fotómetro, se mostró que la extinción de la radiación ultravioleta en el follaje de la selva es proporcional a la extinción de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) (Fig. 6). De esta manera es posible evaluar la disponibilidad de la RFA para las plantas.

#### 2.6.2 Aplicación del método del antraceno para la medición de luz.

Para la estimación de la disponibilidad de luz en el interior de la selva, se midió la concentración de antraceno en solución antes y después de ser expuesta a la luz mediante un espectrofotómetro Bausch-Louids Spectronic 21, con un ancho espectral de banda 10 nm.

Se utilizó benceno como disolvente, aún cuando Mustafa (1952, en Pierik, 1965) menciona que existen otros disolventes para este

compuesto tales como xileno, tolueno, alcohol etílico, ácido acético y nitrobenzeno, entre otros. La elección se basó en su alta solubilidad (7.5 g de antraceno / 100 ml de benceno) que es mayor que la de los disolventes anteriores, y en su pico de longitud de onda de absorbancia (280 nm), el cual está por debajo del pico del antraceno y por lo tanto no interfiere en las lecturas.

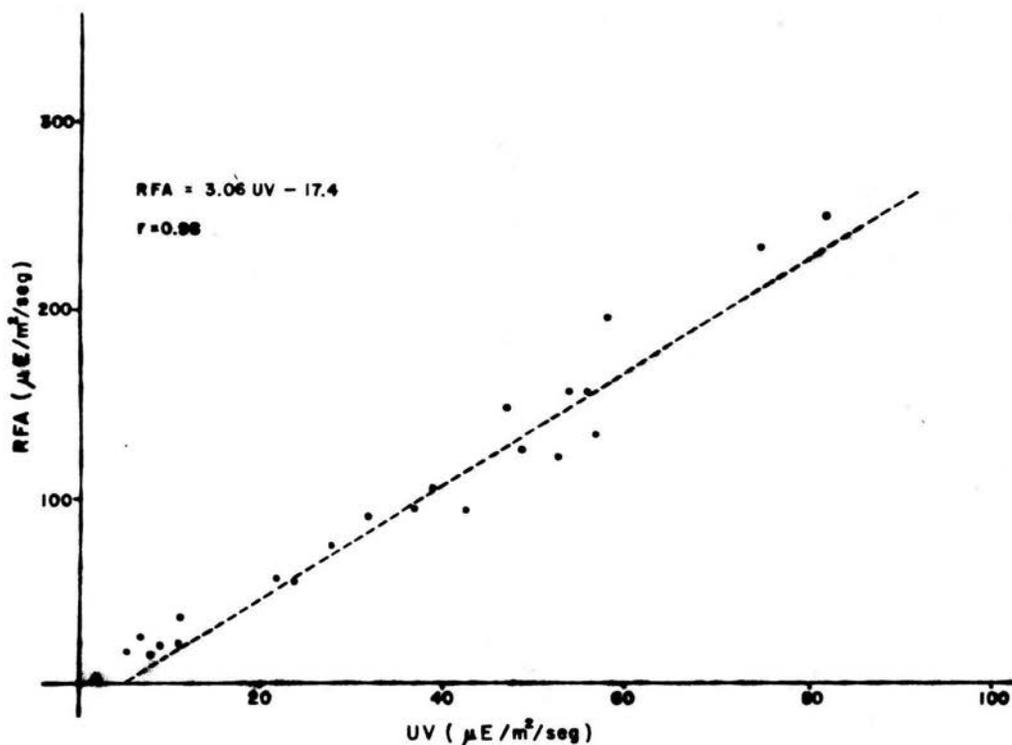


Figura 6. Relación entre la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y la radiación ultravioleta (UV) en la selva de los Tuxtles. Fuente: F. Bongers y J. Popma, datos no publicados.

Inicialmente se midió la absorbancia en una serie de concentraciones en un rango de longitud de onda que sirvió para

determinar la mejor concentración (.05 g/l de benceno) para obtener el espectro de absorbancia del antraceno (Fig. 7). Esta concentración resultó la más adecuada ya que era la que proporcionaba el espectro más amplio de absorbancia para este compuesto. Además, este mostró un rango de absorbancia (A) similar al citado por la literatura.

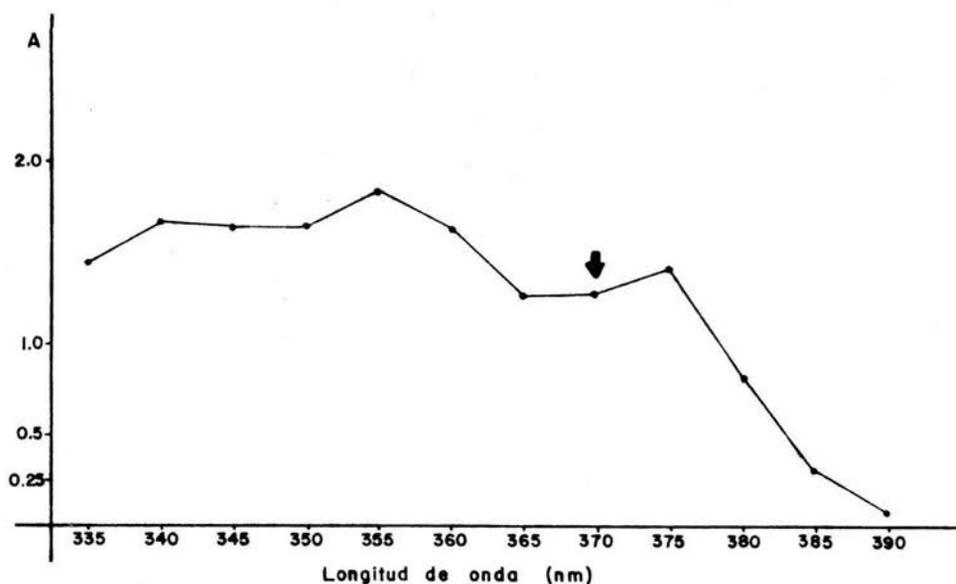


Figura 7. Espectro de absorción para el antraceno a una concentración de 0.05 g/l, en unidades de absorbancia (A). La flecha indica la longitud de onda seleccionada.

Con base en esta curva de absorbancia se seleccionó la longitud de onda de 370 nm para realizar las lecturas (flecha en la Fig. 7), que es el punto más cercano a la longitud de onda de lecturas realizadas en otros estudios. Una vez determinada la longitud de

onda para las lecturas, se procedió a elaborar una curva de calibración de la absorbancia como función de la concentración de antraceno (Fig. 8). La gráfica se hizo más detallada para la región más sensible de la curva (Fig. 9).

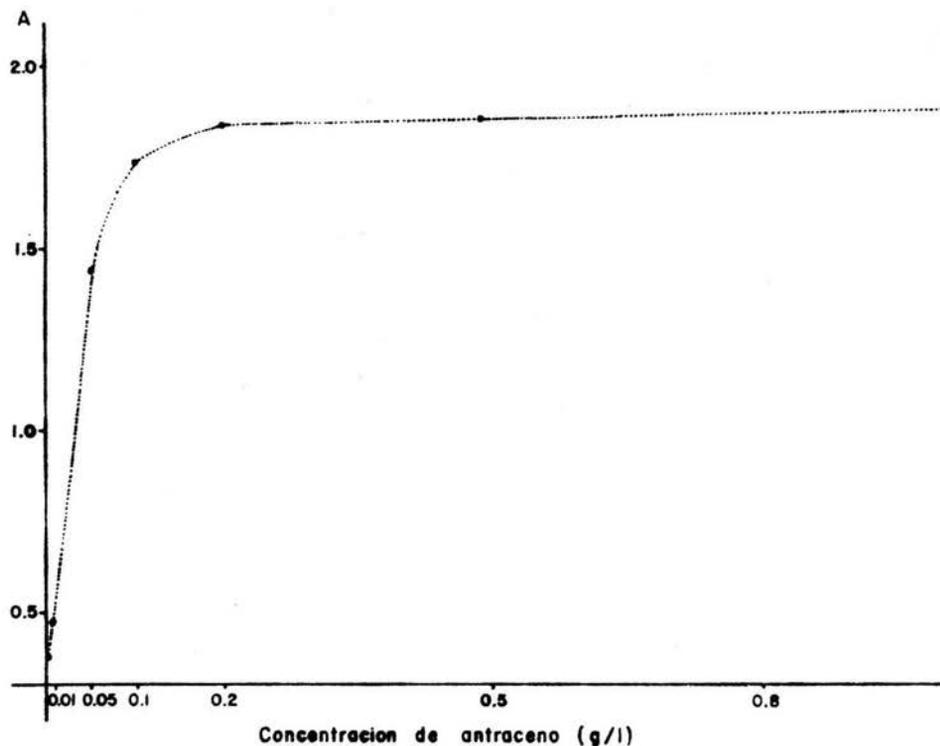


Figura 8. Curva de calibración de Absorbancia (A) como función de la concentración de antraceno.

Con base en la Figura 9 se seleccionó una concentración de .06 g/l, la cual se encontraba en una región más sensible de Absorbancia a los cambios de concentración, pero al mismo tiempo suficientemente

alta como para que no se agotara el antraceno durante la exposición a la luz.

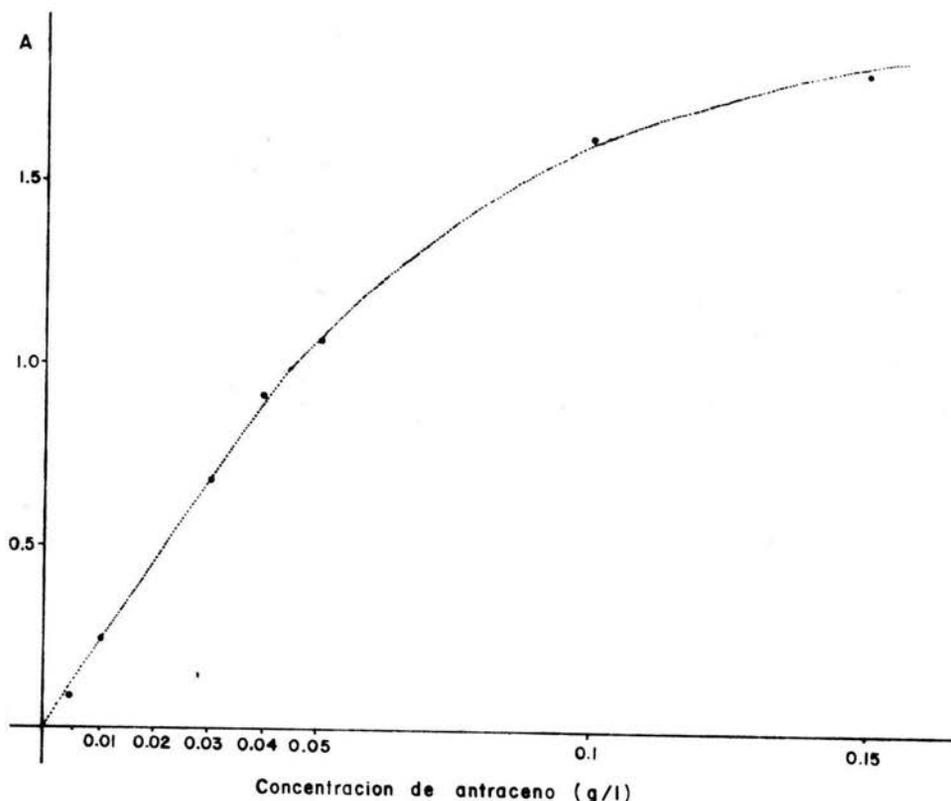


Figura 9. Curva de calibración de absorbancia (A) como función de la concentración de antraceno, para la parte del rango que es más sensible a la concentración.

Para las labores en campo, se utilizaron tubos de ensayo de 17 ml, usándose un tubo por cada individuo a estudiar. Los tubos se llenaron completamente con la solución de antraceno. Previamente se fijó un alambre en cada individuo, y en él se sujetó el tubo con la solución, procurando que su exposición no se obstruyera por alguna

hoja o rama, sino que recibiera la mayor cantidad de luz difusa y directa. La solución se expuso durante 3 días para cada especie (32-34 h/luz). Para ello los tubos se colocaron entre las 06:00 y las 07:00 hrs y se levantaron después del ocultamiento del sol, aproximadamente a las 18:00 hrs del tercer día. La colocación de los tubos se realizó en dos etapas debido a la imposibilidad de hacerlo al mismo tiempo para todos los individuos, lo cual hubiera sido deseable. Por ello, los de Pseudolmedia se colocaron un día y los correspondientes a las otras dos especies al día siguiente.

Con la intención de conocer la radiación total que había llegado durante el experimento y poder comparar los valores de las tres especies durante los tres días de exposición, se colocaron tubos en un sitio completamente abierto (sitio control) y se tomaron lecturas de la radiación total con un fotómetro marca Licor calibrado en Einsteins/m<sup>2</sup>.

Una vez finalizada la exposición de la solución, los tubos se colocaron en refrigeración, aproximadamente entre 5° y 7°C, para evitar la reversión del diantraceno sintetizado, y la congelación del Benceno, lo cual ocurre a 4°C. Posteriormente los tubos se trasladaron a la Ciudad de México en una caja refrigerante con interior negro para evitar la penetración de la luz. Las mediciones de absorbancia por medio del espectrofotómetro se realizaron en el Laboratorio de Microbiología de la Facultad de Ciencias, UNAM.

## 2.7 RECONOCIMIENTO DE LAS FASES SUCESIONALES

Con el objeto de hacer una comparación arquitectural de los individuos por tipo de estado sucesional de la selva, tal como un sitio de selva madura, un sitio de fase de construcción, y un claro, se consideraron los siguientes criterios. Para delimitar los claros se utilizó la definición de Brokaw (1982a) (sección 1.2.1). Los sitios de selva madura se reconocieron por la presencia de un dosel superior cerrado, mientras que los sitios de estructura intermedia se reconocieron por presentar un dosel superior abierto, pero con la presencia de un dosel medio o medio superior más o menos cerrado. La presencia de especies pioneras también ayudó en el reconocimiento de la fase de desarrollo de los sitios.

## 2.8 ANALISIS DE RESULTADOS

El análisis estadístico de las variables arquitecturales en relación a la luz consistió en la comparación entre las medias de sitios de luz contrastante mediante la prueba de  $t$  de Student, y mediante correlaciones lineales entre las variables arquitecturales y el gradiente lumínico. Debido a que se disponía de un cúmulo de mediciones a lo largo del gradiente lumínico, se aplicó un análisis de correlación entre la luz y la variable de respuesta para cada uno de los parámetros utilizados. Para ello se utilizó la correlación lineal paramétrica de Pearson (Steel y Torrie, ).

Previamente a la aplicación de estas pruebas, se realizó un análisis de los datos en unos cuantas variables tales como ALT, DIAM, NH, DR y LR, para corroborar que presentaran una distribución normal. Los análisis se realizaron con el paquete estadístico SAS (SAS Inst. Inc., 1985) en el equipo de cómputo IBM 4341 del Centro Científico IBM de México.

Con estas pruebas estadísticas se realizaron tres tipos de análisis. El primero se hizo a partir de la correlación entre las variables de morfología y la luz relativa para todos los individuos de cada especie. En el segundo se compararon las variables de los individuos con mayor exposición de luz (de claros grandes y bordes de selva), con las de los individuos de sitios cerrados, los cuales a pesar de ser pocos, podían mostrar diferencias notables de comportamiento debido al contraste de ambientes. El tercer análisis consistió en la comparación de alrededor de 25 individuos de sitio cerrado con un número similar de individuos en sitio intermedio.

## CAPITULO TRES: RESULTADOS

## 3.1 DISPOSICION ESPACIAL DE LOS INDIVIDUOS Y AMBIENTE LUMINICO

Los valores de radiación total para los días en que se expusieron los tubos de Pseudolmedia fueron de 50 Einsteins/m<sup>2</sup>, y 62.5 Einsteins/m<sup>2</sup> para Guamia y Trophis. Los valores reales de absorbancia para cada individuo se convirtieron a valores relativos de luz (LUZREL), utilizando estos datos de radiación total con el objeto de poder comparar los datos de luz para las tres especies.

En los Apéndices 1 y 2 se presentan los valores de absorbancia y relativos de luz para cada individuo. Estos se convirtieron de absorbancia a valores relativos de luz de la siguiente manera:

$$\text{- Para } \underline{\text{Pseudolmedia}}, \text{ LUZREL} = (1.444 - \text{absorbancia})/50$$

$$\text{- Para } \underline{\text{Guamia}} \text{ y } \underline{\text{Trophis}}, \text{ LUZREL} = (1.444 - \text{absorbancia})/62.5$$

donde: 1.444 es el valor de absorbancia de la concentración inicial de antraceno; absorbancia es el valor de absorbancia final para cada individuo; y 50 y 62.5 son los valores de radiación total en Einsteins/m<sup>2</sup> para los días en los que se realizaron las mediciones. Los valores resultantes se multiplicaron por 1000 para hacer más fácil el manejo de los datos. De esta manera los valores de luz que se presentan en lo sucesivo son relativos porque están ponderados por el valor acumulado de luz durante el experimento, y sus unidades son unidades de absorbancia/Einstein/m<sup>2</sup>.

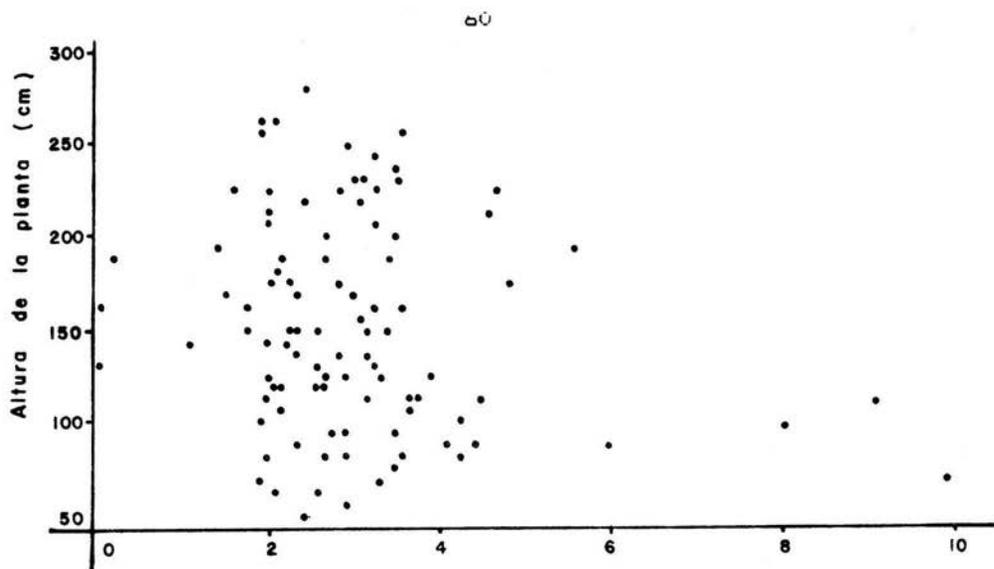
Los valores de LUZREL obtenidos fluctuaron entre 0 y 9.88 para Pseudolmedia, entre 0 y 9.66 para Guamia, y entre 0 y 18.06 para

Trophis. En valores absolutos, estas cifras equivalen aproximadamente a un rango de 0 a 19.3 Einsteins/m<sup>2</sup> para Pseudolmedia, de 0 a 18.87 para Guamia y de 0 a 35.27 para Trophis. Tomando en cuenta que el valor de LUZREL total acumulado durante los tres días del experimento fué de 25.6 unidades, los valores máximos de cada especie corresponden al 38.6, 37.7 y 70.5% de la radiación total sobre el dosel forestal para Pseudolmedia, Guamia y Trophis respectivamente. De esta manera se tuvo una estimación de la cantidad de luz que llegaba a los individuos más expuestos.

Los individuos de Pseudolmedia y Guamia expuestos a mayor radiación (9.88 y 9.66, respectivamente) correspondieron a claros grandes, mientras que el de Trophis (18.06) se encontraron ubicados en el borde de la selva, donde hay mayor exposición a la luz.

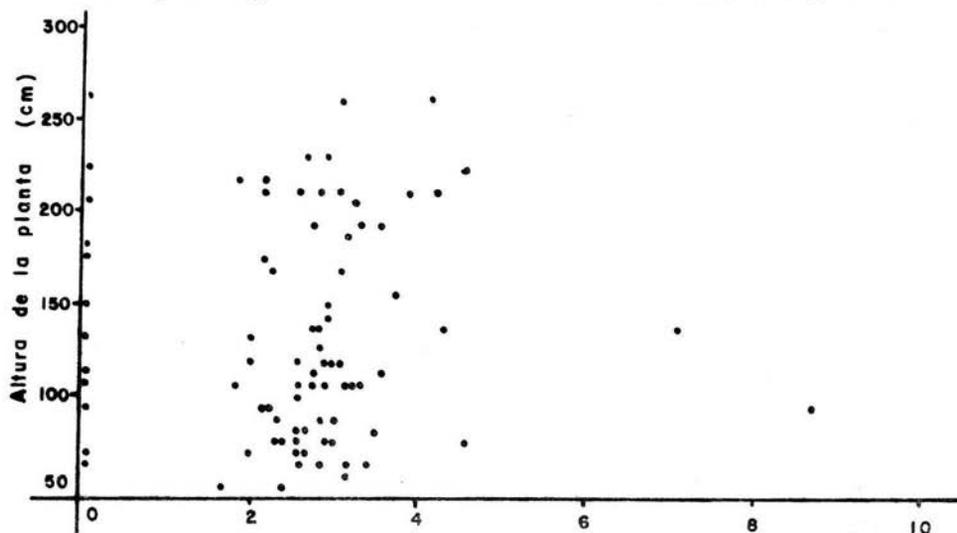
Noventa por ciento de los individuos se agruparon entre 0 y 6 de LUZREL, ya que los que tuvieron valores de luz superiores fueron individuos que se encontraban en sitios muy iluminados tales como claros grandes o bordes de la selva (Figs. 10, 11 y 12 para Pseudolmedia, Guamia y Trophis respectivamente).

Para las tres especies, los individuos con valores de 0 a 2 se encontraban únicamente en sitios de selva madura o dosel cerrado. Los individuos con valores de 2 a 6 estaban distribuidos en los sitios de estructura y edad intermedia, y los individuos con valores de 4 a 6 se encontraban únicamente en claros. De esta manera se tuvo la distribución de frecuencia de individuos por tipo de sitio (Fig. 13).



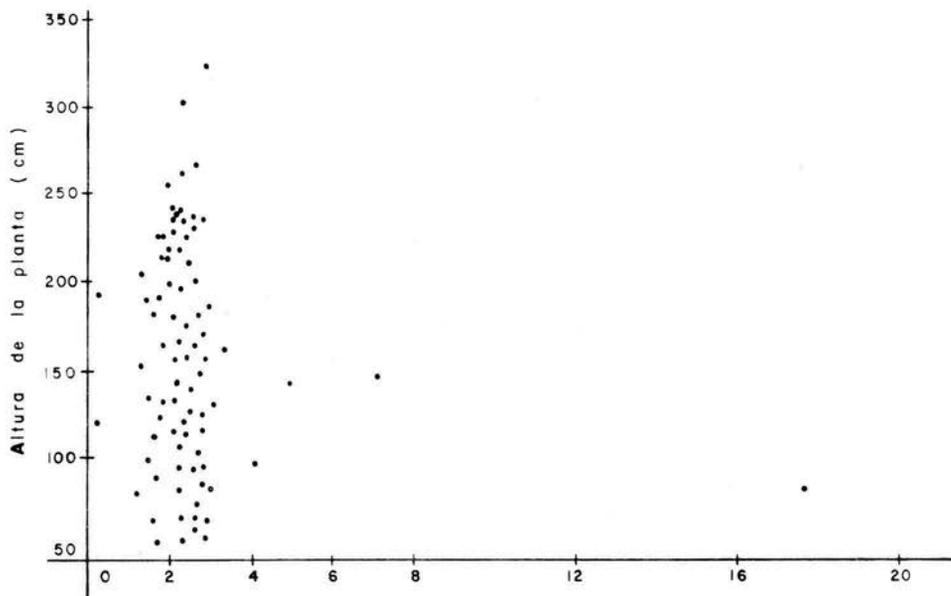
Valores relativos de la luz (unidades de absorción/Einstein/m<sup>2</sup>)

Figura 10. Distribución de individuos de Pseudolmedia oxyphyllaria a lo largo del gradiente lumínico en los Tuxtías, Ver., México.



Valores relativos de la luz (unidades de absorción/Einstein/m<sup>2</sup>)

Figura 11. Distribución de individuos de Guamia sp. a lo largo del gradiente lumínico en Los Tuxtías, Ver., México.



Valores relativos de la luz (unidades de absorbancia/Einstein/m<sup>2</sup>)

Figura 12. Distribución de individuos de *Ipomoea mexicana* a lo largo del gradiente lumínico en Los Tuxtlas, Ver., México.

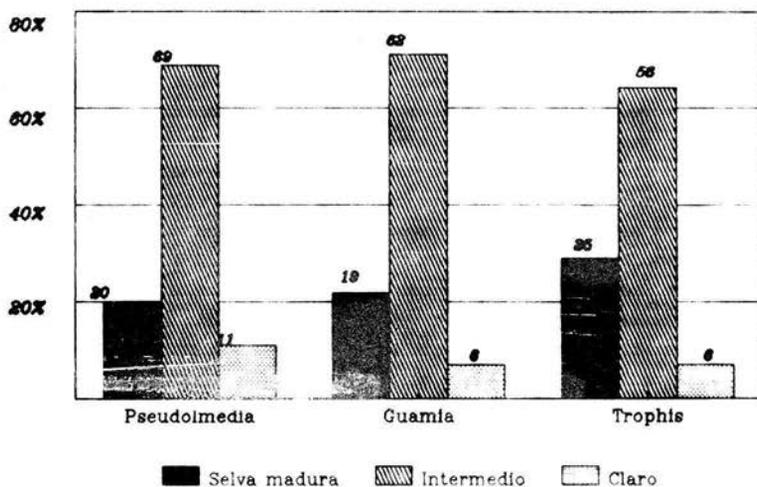


Figura 11. Frecuencia de individuos por tipo de sitio. El valor sobre las barras corresponde a  $n$ .

Como se puede apreciar en las Figuras 10, 11 y 12, las especies en general presentan un rango de distribución muy amplio (0 a 18 unidades de LUZREL) dentro de la selva; sin embargo, la mayor abundancia de individuos se presentó en los sitios de estructura intermedia (2 a 4 unidades de LUZREL).

### 3.2 RELACION ARQUITECTURA - AMBIENTE LUMINICO.

Existe una alta correlación entre la altura de las plantas y la mayoría de las variables arquitecturales analizadas en este estudio (Tabla 2); por lo tanto, éstas se ven fuertemente influenciadas por la altura de los individuos cuando se analizan en relación a la intensidad luminica como se hace en el presente inciso. Para minimizar este efecto, los valores de las variables se ponderaron obteniendo índices de arquitectura en relación a la altura, dividiendo el valor real de la variable entre la altura del individuo.

#### 3.2.1 Correlaciones entre variables arquitecturales y la luz.

En la Figura 14 se muestra la relación entre los valores relativos de luz y el grado de abertura del dosel a partir de todos los datos de abertura estimadas para las tres especies. Se observó una relación directamente proporcional entre estas dos variables a pesar de que existe una dispersión de los puntos muy alta ( $r^2 = 0.289$ ).

Tabla 2. Correlaciones alométricas entre la altura y las demás variables morfológicas. Se muestran los valores de r para correlaciones con significancia  $\leq 5\%$ . Véase el texto para el nombre completo de las variables arquitecturales.

	DIAM	COB	NH	AR	DB	LR	N1	NT	IB
<u>Pseudolmedia</u>	.78	.61	.74	.69	.27	.64	.75	.73	-.20
<u>oxyphyllaria</u>									
<u>Guamia</u> sp.	.90	.59	.80	.75	.43	.80	.68	.75	-.25
<u>Trophis mexicana</u>	.86	.58	.72	.76	n.s.	.65	.70	.74	n.s.

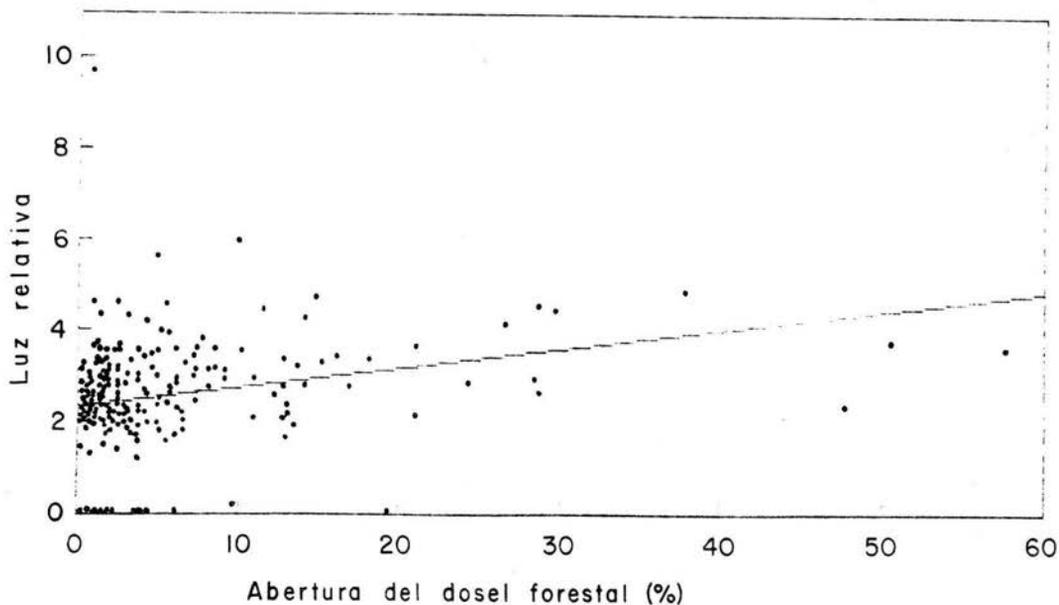


Figura 14. Relación entre valores relativos de luz y la apertura del dosel para Pseudolmedia oxyphyllaria, Guamia sp. y Trophis mexicana en Los Tuxtlas, Ver., México. N = 240;  $r^2 = 0.289$ ;  $p = 0.01$

La correlación entre los valores relativos de luz (LUZREL) y la abertura del dosel (DOSEL) fue de  $r^2 = 0.28$  en Pseudolmedia y  $r^2 = 0.63$  en Trophis, ( $p = 0.0005$  y  $0.0001$ , respectivamente); y para Guamia la correlación no fue significativa ( $p = 0.08$ ).

En cuanto a la correlación de la arquitectura con la disponibilidad de luz (Tabla 3), en Pseudolmedia no se presentaron correlaciones significativas entre la arquitectura y la luz y abertura del dosel. En Guamia sólo se obtuvo correlación de la arquitectura con la abertura del dosel para las variables de diámetro, cobertura foliar, número total de ramas, longitud de la rama e índice de bifurcación; mientras que en Trophis solamente se obtuvieron correlaciones significativas entre la arquitectura y la luz relativa para las variables cobertura foliar, número de hojas, ramas de primer orden, número total de ramas e índice de bifurcación. El índice de bifurcación fué la única variable que presentó una correlación negativa con el gradiente lumínico en los dos casos.

### 3.2.2 Comparación de individuos en sitios extremos.

El número de individuos para la comparación de individuos en sitios extremos fué de 11 de sitio cerrado y 11 de sitio abierto para Pseudolmedia, 5 en sitio cerrado y 6 en sitio abierto para Trophis, y 15 en ambas condiciones para Guamia, a excepción de algunos casos que se indican.

Los valores de LUZREL para los individuos comparados de cada especie se muestran en la Tabla 4.

Tabla 3. Coeficientes de correlación (r) para las variables de morfología ponderados con la altura y luz. El número entre parentesis indica el nivel de significancia. DOSEL = grado de abertura del dosel; LUZREL = valores relativos de luz. Las correlaciones significativas se resaltan en negritas.

	<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>		<u>Guamia sp.</u>		<u>Trophis mexicana</u>	
	LUZREL	DOSEL	LUZREL	DOSEL	LUZREL	DOSEL
DIAM/ALT	0.19 n.s.	0.17 n.s.	0.04 n.s.	<b>0.41</b> (0.0001)	0.10 n.s.	-0.008 n.s.
COB/ALT	0.08 n.s.	0.19 n.s.	0.06 n.s.	<b>0.53</b> (0.0001)	0.28 (0.01)	0.11 n.s.
NH/ALT	0.07 n.s.	0.17 n.s.	0.11 n.s.	0.19 n.s.	<b>0.34</b> (0.001)	0.17 n.s.
AR/ALT	-0.17 n.s.	-0.08 n.s.	0.01 n.s.	-0.13 n.s.	0.03 n.s.	-0.12 n.s.
DR/ALT	0.08 n.s.	-0.03 n.s.	-0.05 n.s.	-0.15 n.s.	-0.16 n.s.	0.09 n.s.
LR/ALT	0.17 n.s.	0.05 n.s.	-0.003 n.s.	<b>0.41</b> (0.0005)	-0.12 n.s.	-0.10 n.s.
N1/ALT	0.04 n.s.	0.03 n.s.	0.18 n.s.	0.19 n.s.	<b>0.38</b> (0.0003)	0.12 n.s.
NT/ALT	0.04 n.s.	0.09 n.s.	0.19 n.s.	<b>0.23</b> (0.04)	<b>0.37</b> (0.0007)	0.08 n.s.
IB/ALT	0.14 n.s.	0.11 n.s.	-0.14 n.s.	-0.22 (0.04)	<b>-0.29</b> (0.008)	-0.07 n.s.
	n = 100	n = 100	n = 87	n = 87	n = 87	n = 87

Para estos individuos se graficaron los promedios de las variables de arquitectura para el tipo de sitio (Figs. 15 a 17).

De estas gráficas se desprende que, en general, no hay diferencias arquitecturales entre individuos de sol y de sombra a excepción de los casos que se indican, debido a que existe una gran variabilidad en los valores de arquitectura en un mismo ambiente,

además de que en muchos casos se llegan a presentar valores similares de arquitectura para individuos de sitios distintos (Tabla 5).

Tabla 4. Valores relativos de luz en unidades de absorbancia/Einstein/m<sup>2</sup>, para individuos de las tres especies en condiciones extremas de luz. Sombra = dosel cerrado, Sol = dosel abierto.

Individuos	<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>		<u>Guamia</u> sp.		<u>Trophis mexicana</u>	
	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol
1	0	4.08	0	3.28	0	4.2
2	0	4.26	0	3.3	0	5.2
3	0.14	4.28	0	3.3	0	8.17
4	1.1	4.4	0	3.44	0.06	18.0
5	1.4	4.5	0	3.47	--	17.7
6	1.48	4.56	0	3.6		
7	1.6	4.7	0	3.6		
8	1.7	4.86	0	3.78		
9	1.76	5.58	0	3.93		
10	1.88	5.96	0	4.19		
11	1.9	9.88	0	4.22		
12			0	4.33		
13			0	4.54		
14			0	4.59		
15			0	9.66		
Promedio	1.15	5.18	0	4.21	0.012	9.81

Se encontraron diferencias significativas solamente respecto al número de hojas, número total de ramas y longitud de la rama en Trophis, y para el índice de bifurcación en Pseudolmedia (Tabla 5).

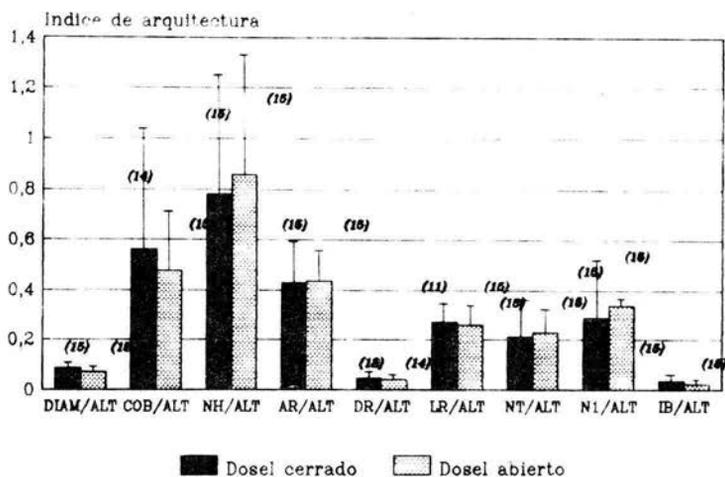


Figura 15. *Guania* sp. El número entre parentesis indica el número de individuos, y la línea vertical equivale a la desviación estándar (s).

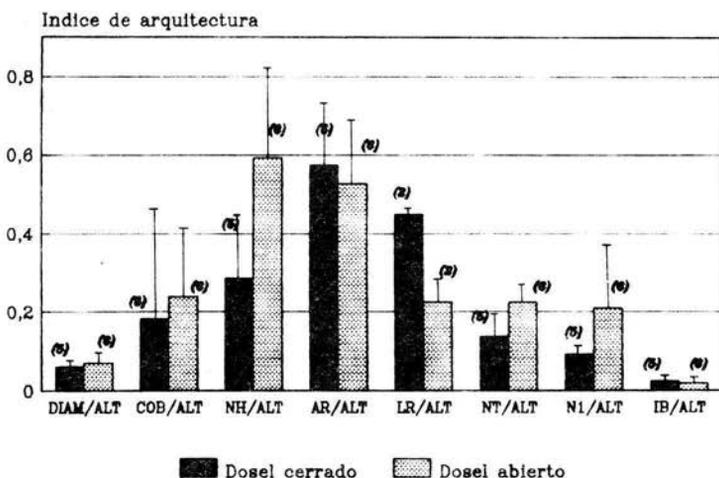


Figura 16. *Trogonis mexicana*. El número entre parentesis indica el número de individuos, y la línea vertical equivale a s.

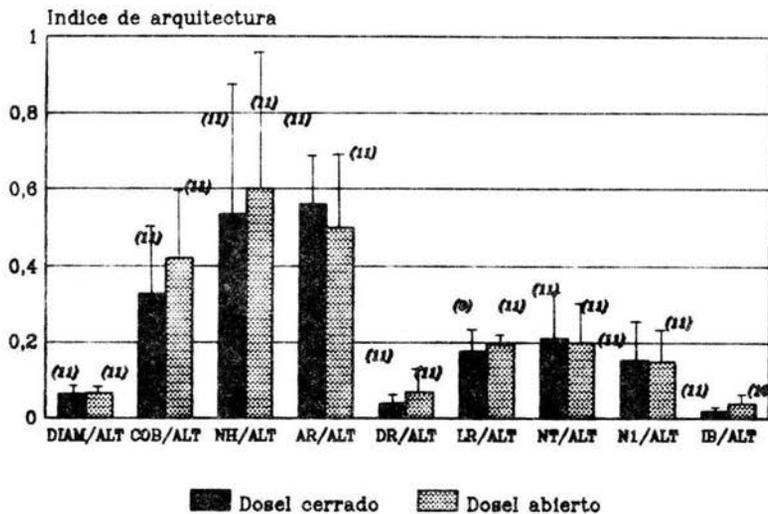


Figura 17. *Pseudolmedia oxyphyllaria*. El número entre paréntesis indica el número de individuos, y la línea vertical equivale a s.

### 3.2.3. Comparación morfológica entre individuos de selva madura y sitio intermedio.

Para la comparación de las características arquitecturales entre los individuos de los grupos de selva madura y sitios intermedios, se compararon 20 individuos para *Pseudolmedia* y *Guamia*, y 25 individuos para *Trophis*. Los individuos correspondientes a sitios intermedios se obtuvieron mediante una selección al azar de entre el total de individuos muestreados para este tipo de ambiente. El sitio de sombra tuvo un valor promedio relativo de luz de 1.08 y el intermedio de 2.71. Estas cifras corresponden aproximadamente a un 5.0% y 12.0%, respectivamente, de la luz que llega al dosel forestal.

Tabla 5. Comparación de las variables arquitecturales entre sitios de dosel cerrado y abierto para las tres especies estudiadas en Los Tuxtlas, Ver., México.

Variable Arquitectural	Tipo de dosel	No. de observaciones	$\bar{x}$	S	t	p
<u>Trophis mexicana</u>						
DIAM/ALT	Cerrado	5	0.062	0.008		
	Abierto	6	0.071	0.021	-0.945	n.s.
COB/ALT	Cerrado	5	0.182	0.279		
	Abierto	6	0.241	0.169	-0.438	n.s.
NH/ALT	Cerrado	5	0.288	0.161		
	Abierto	6	0.592	0.256	-2.288	0.047
AR/ALT	Cerrado	5	0.574	0.161		
	Abierto	6	0.526	0.162	0.482	n.s.
DR/ALT	Cerrado	-	-	-		
	Abierto	-	-	-		
LR/ALT	Cerrado	2	0.45	0.01		
	Abierto	2	0.225	0.06	4.88	0.039
NT/ALT	Cerrado	5	0.136	0.061		
	Abierto	6	0.225	0.058	-2.462	0.036
N1/ALT	Cerrado	5	0.092	0.036		
	Abierto	6	0.21	0.16	-1.557	n.s.
IB/ALT	Cerrado	5	0.024	0.004		
	Abierto	6	0.019	0.007	1.254	n.s.
<u>Pseudolmedia oxhyphyllaria</u>						
DIAM/ALT	Cerrado	11	0.065	0.01		
	Abierto	11	0.066	0.01	-0.197	n.s.
COB/ALT	Cerrado	11	0.327	0.176		
	Abierto	11	0.421	0.191	-1.166	n.s.
NH/ALT	Cerrado	11	0.535	0.34		
	Abierto	11	0.6	0.362	-0.429	n.s.
AR/ALT	Cerrado	11	0.56	0.115		
	Abierto	11	0.5	0.19	0.905	n.s.
DR/ALT	Cerrado	11	0.04	0.026		
	Abierto	11	0.07	0.06	-1.453	n.s.

Tabla 5. (Continuacion).

Variable Arquitectural	Tipo de dosel	No. de observaciones	$\bar{X}$	S	$t$	p
LR/ALT	Cerrado	9	0.176	0.065	-0.877	n.s.
	Abierto	11	0.196	0.032		
NT/ALT	Cerrado	11	0.21	0.122	0.037	n.s.
	Abierto	11	0.20	0.103		
NI/ALT	Cerrado	11	0.152	0.086	0.085	n.s.
	Abierto	11	0.15	0.062		
IB/ALT	Cerrado	11	0.02	0.005	-2.296	0.033
	Abierto	10	0.04	0.031		
<u>Guamia</u> sp.						
DIAM/ALT	Cerrado	15	0.086	0.02	1.111	n.s.
	Abierto	15	0.07	0.01		
COB/ALT	Cerrado	14	0.56	0.49	0.598	n.s.
	Abierto	15	0.479	0.26		
NH/ALT	Cerrado	15	0.781	0.436	-0.46	n.s.
	Abierto	15	0.855	0.444		
AR/ALT	Cerrado	15	0.428	0.172	-0.11	n.s.
	Abierto	15	0.436	0.156		
DR/ALT	Cerrado	12	0.047	0.02	0.575	n.s.
	Abierto	14	0.042	0.01		
LR/ALT	Cerrado	11	0.268	0.07	0.359	n.s.
	Abierto	15	0.258	0.07		
NT/ALT	Cerrado	15	0.21	0.149	-0.785	n.s.
	Abierto	15	0.23	0.09		
NI/ALT	Cerrado	15	0.29	0.21	-0.605	n.s.
	Abierto	15	0.34	0.01		
IB/ALT	Cerrado	15	0.035	0.032	1.132	n.s.
	Abierto	15	0.025	0.012		

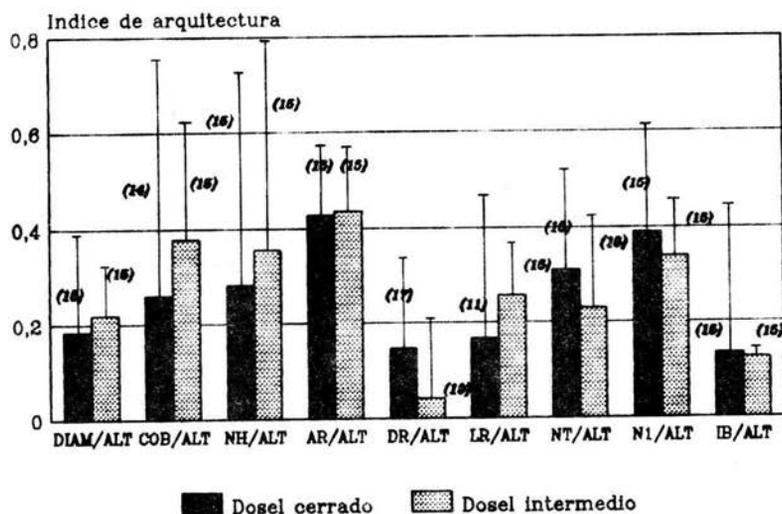


Figura 18. *Guamia* sp. El número entre parentesis indica el número de individuos, y la línea vertical equivale a s.

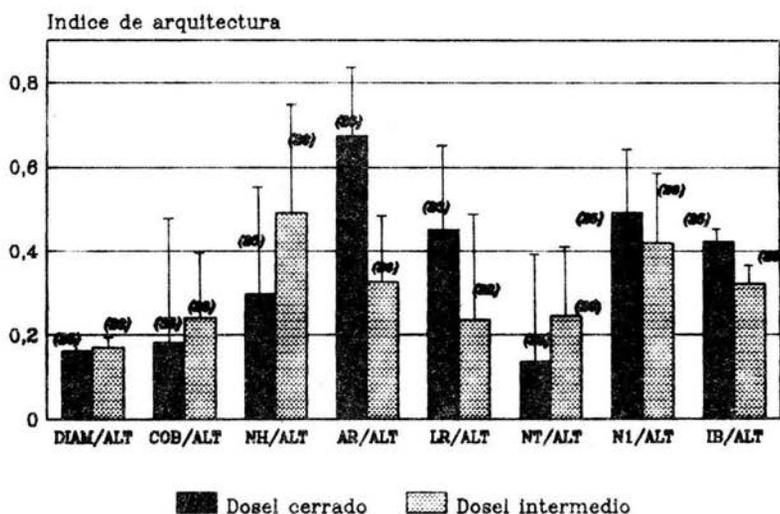


Figura 19. *Trophis mexicana*. El número entre parentesis indica el número de individuos, y la línea vertical equivale a s.

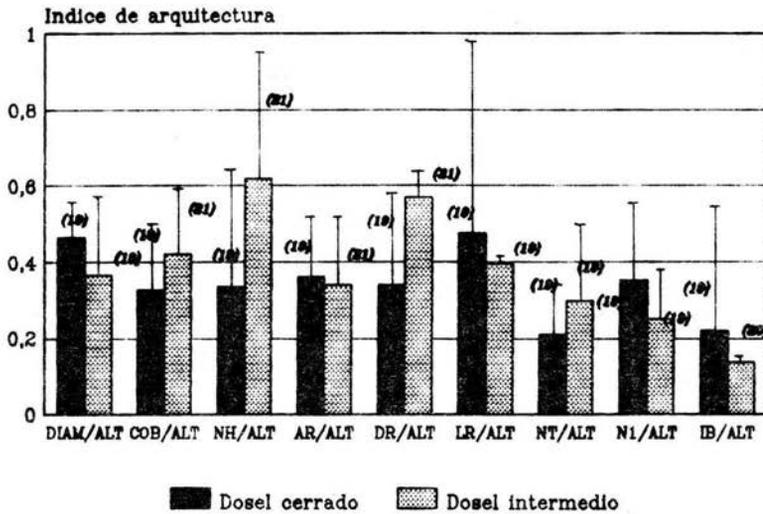


Figura 20. *Pseudolmedia oxyphyllaria*. El número entre paréntesis indica el número de individuos, y la línea vertical equivale a s.

En este análisis no se encontraron diferencias significativas entre sitios para ninguna de las variables de arquitectura estudiadas en las tres especies (Figs. 18, 19 y 20, y Tabla 6).

Tabla 6. Comparación de las variables arquitecturales entre sitios de dosel cerrado y dosel de estructura intermedia, para las tres especies estudiadas en Los Tuxtlas, Ver., México.

Variable Arquitectural	Tipo de dosel	No. de observaciones	$\bar{x}$	S	t	p
<u>Trophis mexicana</u>						
DIAM/ALT	Cerrado	25	0.162	0.018	-0.95	n.s.
	Intermedio	26	0.171	0.021		
COB/ALT	Cerrado	25	0.182	0.279	-0.428	n.s.
	Intermedio	26	0.241	0.169		
NH/ALT	Cerrado	25	0.298	0.261	-2.28	n.s.
	Intermedio	26	0.492	0.256		
AR/ALT	Cerrado	25	0.674	0.161	-0.482	n.s.
	Intermedio	26	0.326	0.162		
DR/ALT	Cerrado	-	-	-	-	
	Intermedio	-	-	-		
LR/ALT	Cerrado	23	0.452	0.21	-3.88	n.s.
	Intermedio	22	0.235	0.26		
NT/ALT	Cerrado	25	0.136	0.261	-2.62	n.s.
	Intermedio	26	0.245	0.158		
NI/ALT	Cerrado	25	0.492	0.136	-1.57	n.s.
	Intermedio	26	0.421	0.16		
IB/ALT	Cerrado	25	0.424	0.024	1.254	n.s.
	Intermedio	26	0.319	0.047		
<u>Pseudolmedia oxhyphyllaria</u>						
DIAM/ALT	Cerrado	19	0.465	0.11	-0.17	n.s.
	Intermedio	19	0.366	0.21		
COB/ALT	Cerrado	19	0.327	0.176	-1.16	n.s.
	Intermedio	19	0.421	0.191		
NH/ALT	Cerrado	21	0.335	0.31	-1.429	n.s.
	Intermedio	21	0.62	0.362		
AR/ALT	Cerrado	19	0.36	0.15	-0.905	n.s.
	Intermedio	19	0.34	0.19		
DR/ALT	Cerrado	19	0.34	0.26	-1.531	n.s.
	Intermedio	19	0.57	0.06		

Tabla 6. (Continuación).

Variable Arquitectural	Tipo de dosel	No. de observaciones	$\bar{X}$	S	t	p
LR/ALT	Cerrado	19	0.476	0.65	-0.97	n.s.
	Intermedio	19	0.396	0.032		
NT/ALT	Cerrado	19	0.21	0.122	0.371	n.s.
	Intermedio	19	0.30	0.103		
NI/ALT	Cerrado	19	0.352	0.186	0.851	n.s.
	Intermedio	11	0.25	0.062		
IB/ALT	Cerrado	19	0.22	0.05	-2.96	n.s.
	Intermedio	20	0.14	0.031		
<u>Guamia sp.</u>						
DIAM/ALT	Cerrado	15	0.186	0.2	2.11	n.s.
	Intermedio	15	0.27	0.11		
COB/ALT	Cerrado	14	0.26	0.49	0.568	n.s.
	Intermedio	15	0.379	0.26		
NH/ALT	Cerrado	15	0.281	0.436	-0.462	n.s.
	Intermedio	15	0.355	0.44		
AR/ALT	Cerrado	15	0.428	0.172	-0.123	n.s.
	Intermedio	15	0.436	0.156		
DR/ALT	Cerrado	17	0.147	0.2	0.475	n.s.
	Intermedio	19	0.042	0.17		
LR/ALT	Cerrado	11	0.168	0.27	0.379	n.s.
	Intermedio	15	0.258	0.07		
NT/ALT	Cerrado	15	0.31	0.149	-0.75	n.s.
	Intermedio	15	0.23	0.19		
NI/ALT	Cerrado	15	0.39	0.21	-0.651	n.s.
	Intermedio	15	0.34	0.11		
IB/ALT	Cerrado	15	0.135	0.32	1.122	n.s.
	Intermedio	15	0.125	0.012		



BTELIO P. P. C.  
CENTRO DE ESTUDIOS CIENTÍFICOS  
UNIVERSIDAD DE PUERTO RICO

### 3.3 RESUMEN DE RESULTADOS

Los primeros análisis (Figs. 10 a 14) son de tipo descriptivo pero de gran valor, ya que muestran la distribución de los individuos a lo largo del gradiente lumínico.

El primer análisis comparativo, sobre la correlación de la arquitectura de los individuos y la luz, está basado en una muestra de tamaño grande, lo cual estadísticamente es de gran peso. Se encontraron algunas correlaciones significativas entre las variables de arquitectura y el gradiente de luz (Tabla 3).

El segundo análisis se basa en la comparación de individuos de sitios contrastantes (dosel cerrado y dosel abierto, Tabla 5). En este análisis se puede considerar que los parámetros que presentaron diferencia significativa entre ambientes tales como NH, LR, Y NT en Trophis e IB en Pseudolmedia, están influenciados por dicho ambiente. Se dió también el caso de los caracteres que no presentaron diferencia significativa entre estos ambientes y en cambio, sí mostraron correlación estadística con todo el gradiente lumínico (LUZREL).

Por lo que corresponde al análisis de individuos entre el ambiente sombreado y un ambiente intermedio, no se detectaron diferencias significativas, posiblemente debido a la gran similitud de luz en dichos ambientes, lo cual no refleja adaptaciones estructurales diferentes en los individuos.

A manera de resumen, en la Tabla 7 se muestran las variables arquitecturales que presentan una correlación significativa con el

ambiente lumínico, y la Tabla 8 contiene aquellas para las cuales no hubo correlación significativa con la luz.

Tabla 7. Variables morfológicas relacionadas significativamente con el ambiente lumínico, para Pseudolmedia oxyphyllaria, Guamia sp. y Trophis mexicana, en Los Tuxtlas, Ver., México con base en las Tablas 3, 5 y 6.

Espece	Variable morfológica
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	índice de bifurcación
<u>Guamia</u> sp.	diámetro, cobertura foliar, número total de ramas, longitud de ramas e índice de bifurcación
<u>Trophis mexicana</u>	cobertura foliar, número de hojas, número de ramas de primer orden, número total de ramas, longitud de ramas e índice de bifurcación.

Tabla 8. Variables morfológicas no relacionadas con el ambiente lumínico, para Pseudolmedia oxyphyllaria, Guamia sp. y Trophis mexicana, en Los Tuxtlas, Ver., México, con base en las Tablas 3, 5 y 6.

Espece	Variable morfológica
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	diámetro, cobertura foliar, número de hojas, altura de la primera rama, distancia entre ramas, longitud de la rama, ramas de primer orden y número total de ramas.
<u>Guamia</u> sp.	número de hojas, altura de la primera rama, distancia entre ramas, número de ramas de primer orden.
<u>Trophis mexicana</u>	diámetro, altura de la primera rama y distancia entre ramas.

## CAPITULO CUATRO: DISCUSION Y CONCLUSIONES

La discusión del trabajo se realiza primeramente sobre los métodos empleados y el análisis estadístico de los datos, después sobre la distribución espacial de los individuos en relación al ambiente lumínico, y finalmente sobre la plasticidad fenotípica observada en los parámetros arquitecturales y la relación que guardan con la luz.

### 4.1 ASPECTOS METODOLOGICOS

En relación a los métodos empleados en el trabajo se puede decir lo siguiente.

La estimación de las aberturas del dosel forestal como ya se había mencionado, constituye un método subjetivo. Los métodos subjetivos se caracterizan por ser metodologías rápidas y sencillas que proveen principalmente información cualitativa, y por lo tanto de menor precisión, que los métodos objetivos los cuales proporcionan información cuantitativa.

En lo que se refiere a éste método se puede decir que, a medida de que aumenta la altura de la estimación de la abertura del dosel, ésta puede perder precisión. Sin embargo, constituye un método que estima la porción de la luz directa y difusa más importante que llega al individuo, ya que cubre la parte superior del dosel forestal con un ángulo de  $22^\circ$ .

El método actinométrico, por su parte, constituye una metodología objetiva de medición de la cantidad de luz, aunque en una forma indirecta, ya que la cantidad de luz se mide a través de la diferencia de concentración del compuesto fotosensible con la ayuda de la espectrofotometría. Los valores absolutos o reales solo se pueden obtener a través de una transformación de los valores de absorbancia a valores de luz, mediante una gráfica de calibración entre concentración del compuesto en unidades de absorbancia y cantidad de luz en Einsteins/m<sup>2</sup>, pero que no se presenta debido a que para los objetivos del presente trabajo, los cuales eran comparativos, no se requerían los valores absolutos de luz y por lo tanto no se utilizaron.

En lo que se refiere a este método, se considera que fue adecuado para la medición de la luz en la selva, ya que se encontró una correlación significativa con las aberturas del dosel forestal en dos de las tres especies analizadas por separado (Pseudolmedia y Trophis), y en las tres especies en conjunto (Fig. 14). El método mide toda la luz directa y difusa del ambiente alrededor del individuo, lo cual provee de una estimación más completa que un método subjetivo como el arriba mencionado. Debido a esto se puede decir que representa una forma muy sencilla y económica de hacer estimaciones de la cantidad de luz en varios puntos de la selva al mismo tiempo, con cierto grado de confiabilidad. Es interesante mencionar que si bien se sabe que los valores más bajos de luz en el sotobosque de una selva alta perennifolia son del orden de 0.1 al 3% de la luz que llega en el dosel forestal (Longman y Jenik, 1974; Kira, 1987; Bazzaz y Pickett, 1980; entre otros), y no se ha

reportado un valor de cero en el día, aquí se obtuvieron valores de luz relativa de cero (Apéndice 2, y Figs. 11 y 12). Esto seguramente se debe a errores metodológicos en el manejo de la solución o en la lectura, ya que en teoría el sistema fotoquímico si es capaz de detectar pequeñas cantidades de luz.

#### 4.2 ANALISIS ESTADISTICO

Entre las pruebas estadísticas más comunes para estudiar la relación que guarda algún carácter de la planta con el ambiente, se encuentran el análisis de varianza, el de correlación y el de regresión. En el primero, el ambiente se considera como un factor, mientras que en los otros dos, el ambiente se comporta como una variable al igual que la variable respuesta. La regresión y la correlación prueban la linealidad de la relación ambiente-variable respuesta, sólo que el uso de la regresión se realiza cuando se tiene la certeza de que el comportamiento del parametro depende del factor ambiental estudiado y se supone una relación matemática clara (modelo) que garantiza la linealidad de la relación, como fue el caso de la relación entre la abertura del dosel y LUZREL (Fig. 14); sin embargo, cuando no se tiene esta seguridad o se presume de que las dos variables son independientes, puede ser más adecuado un análisis de correlación. El análisis de correlación supone que las variables en cuestión son independientes, mientras que en el análisis de regresión la variable respuesta es dependiente de la variable independiente que es el ambiente.

Tradicionalmente se ha utilizado el análisis de varianza (ANDEVA) en el estudio de la plasticidad fenotípica. Entre algunos ejemplos se pueden citar los trabajos de Bradshaw (1965), Marshall y Jain (1968), Meerts y Vekemans (1991) y Vasseur y Aarssen (1992). Sin embargo, Schlichting (1986) menciona que el ANDEVA presenta varios inconvenientes, como por ejemplo, el no poder cuantificar la dirección de la respuesta sino únicamente su magnitud, concluyendo que el investigador puede disponer de varios análisis estadísticos según los objetivos y características del estudio. De esta manera, menciona que la correlación estadística constituye uno de los métodos más sencillos y adecuados para analizar la dirección de la respuesta. Refiriéndose a esta prueba, él menciona que es un método descriptivo debido a que predice la dirección del cambio y no tanto su magnitud, por lo que debe ser usada únicamente con estos fines.

Sin embargo, puede considerarse que en condiciones naturales difícilmente se podrán obtener correlaciones estadísticas del 100% entre un carácter y una variable ambiental en particular, ya que para este caso la hipótesis alternativa plantea que los dos parámetros varían igualmente, lo cual en un ser vivo, sujeto a múltiples efectos del ambiente, es casi imposible. De acuerdo con Schlichting (1986), para el estudio de la magnitud de la respuesta de la plasticidad fenotípica es adecuado el uso del ANDEVA. En este sentido, para el caso de la selva, puede ser suficiente con estudiar tres o cuatro sitios contrastantes y característicos, a lo largo de un gradiente ambiental.

En este trabajo, el análisis de la correlación demostró, como abajo se discute, la asociación entre diversos parámetros

arquitecturales y el gradiente lumínico existente en la selva de Los Tuxtles, el cual abarca desde dosel cerrado hasta claros grandes, pasando por sitios de estructura intermedia en diversos grados y claros de diferentes tamaños.

El uso de esta prueba en condiciones naturales es recomendable cuando se tiene un cambio continuo y gradual en el factor ambiental como, en este caso, la luz, y se desea explorar la relación de las variables a estudiar, y no cuando se tienen únicamente dos o pocas condiciones muy diferentes entre sí, en donde sería más adecuado el uso del ANDEVA con la intención de probar el efecto del ambiente. Así mismo, en condiciones naturales, la correlación constituye un análisis más conservador, ya que los resultados se explican como una asociación, a diferencia del ANDEVA que explicaría el comportamiento como una relación causa-efecto, lo cual no es fácil de asegurar en condiciones naturales.

En cuanto al análisis de prueba de t entre los individuos de sitios de dosel cerrado y dosel abierto (Tabla 5), se dió el caso de caracteres que no presentaron diferencia significativa entre estos ambientes, y en cambio si mostraron una correlación significativa con todo el gradiente lumínico (LUZREL). Este resultado posiblemente se deba a que los individuos seleccionados en los sitios contrastantes son poco representativos para las características trabajadas, para lo cual se requiere un tamaño de muestra mayor, o a que hubiera sido más adecuado el uso de una prueba no paramétrica.

#### 4.3 AMBIENTE LUMINICO Y DISPOSICION ESPACIAL DE LOS INDIVIDUOS

Debido a que no se realizó un muestreo con área, sino que se hizo un muestreo dirigido en donde se buscó a los individuos que cumplieran las condiciones requeridas, no se puede hacer un análisis objetivo de la distribución de individuos en los distintos ambientes de la selva (Fig. 13). Sin embargo, se aprecia que estas especies en su etapa juvenil no son especialistas de claros, estrictamente tolerantes a la sombra y tolerantes facultativas, como lo apuntaría su historia de vida para Trophis, Guamia y Pseudolmedia, respectivamente, sino que más bien son especies que se encuentran bien representadas en una condición de estructura intermedia.

Este resultado posiblemente evidencia la alta dinámica de la selva húmeda, ya que para el caso de Guamia y Pseudolmedia (tolerante y nómada respectivamente), la apertura de claros en esta selva es relativamente alta, lo que expone a los individuos a un ambiente distinto a lo largo de su ciclo de vida. Actualmente esta comunidad se encuentra muy perturbada debido a un alto índice de formación de claros (presenta la tasa de renovación más alta en comparación a las demás selvas del mundo (24 años), según Martínez-Ramos (1985), siendo la estructura intermedia la más abundante y existiendo pocos sitios con dosel cerrado.

Para Trophis (especie pionera tardía) sucede el caso contrario, en donde la apertura de un claro se ve rápidamente cerrada por el rápido crecimiento de ramas del dosel superior, tomando en cuenta que como especie pionera tardía prefiere claros de tamaño pequeño y puede permanecer bajo el dosel cerrado hasta los 60 años de edad (Martínez-

Ramos, 1985). También, la sobrevivencia de individuos juveniles de Trophis bajo el dosel cerrado se desconoce, pudiendo existir un alta mortandad en los años posteriores.

Otra posibilidad es que exista una preferencia ambiental de las especies por sitios de estructura intermedia, aunque es más probable que en el área específica donde se realizó el trabajo, este ambiente sea el más abundante, mientras que los sitios extremos conformados por selva madura y claros son raros. De cualquier manera, hay que recordar que los sitios de estructura intermedia anteriormente eran sitios en donde el crecimiento del individuo juvenil se estimuló por la apertura de un claro.

Con estos datos se puede reconocer que las tres especies presentan una amplia plasticidad en el interior de la selva, ya que se encuentran tanto en ambientes sombríos como en ambientes bastante iluminados originados por la formación de claros.

En relación al muestreo de individuos juveniles, para un estudio similar en el futuro, se recomienda aumentar el número de individuos de estudio en los claros para tener de un tamaño de muestra más homogéneo y representativo a lo largo del gradiente ambiental de la selva y poder disponer de pruebas estadísticas alternativas.

En lo que se refiere a la comparación de los individuos de selva madura y de sitios intermedios (Tabla 6 y Figs. 18 a 20), la falta de diferencia en arquitectura posiblemente se deba, en parte, a que las diferencias entre dichos ambientes en cuanto a la disponibilidad de luz no son suficientemente grandes como para reflejarse en las características de arquitectura, o a que posiblemente existan adaptaciones pero a otro nivel de arquitectura tal como arquitectura

de la hoja, o a nivel de fisiología de la planta. Por otro lado, también la respuesta de las plantas a cambios en el ambiente, no depende solamente del incremento del recurso, sino de su habilidad para modificar fisiológica o morfológicamente su estructura para la utilización eficiente de dicho recurso (Canham, 1988).

#### 4.4 PLASTICIDAD FENOTÍPICA

En este estudio fue posible analizar la plasticidad fenotípica en especies que presentan un amplio rango de distribución en su estado juvenil, aún cuando en otras etapas de su ciclo de vida se comporten de manera diferente. Un gran número de especies de la selva son tolerantes a la sombra en su estado juvenil, pero también se encuentran individuos en sitios abiertos tales como los claros de la selva.

En esta sección se responde la primera pregunta de este trabajo, la cual consistía en ver si las especies seleccionadas, debido a su amplio rango de distribución en su etapa juvenil dentro de la selva, presentaban cierta plasticidad en sus características arquitecturales como una estrategia para poder ocupar diferentes ambientes.

De los resultados aquí obtenidos, las variables que presentan una relación con el ambiente lumínico (Tabla 7) presentan una variación en el carácter en relación con este factor. Sin embargo, de los otros caracteres analizados en el trabajo, algunos también pudieron presentar variación, aunque no de manera directa con la luz.

Según Bradshaw (1965) y Sultan (1986), la plasticidad fenotípica representa la variación fenotípica de un genotipo en particular en relación con el ambiente, la cual puede o no ser adaptativa. De esta manera, se puede decir que todos los caracteres que presentan una relación significativa con el gradiente lumínico de la Tabla 7, presentan plasticidad fenotípica.

Según Sultan (1986), la plasticidad está condicionada a un valor de adecuación en la planta, ya que este último aumenta la capacidad del individuo de sobrevivir y reproducirse.

La adecuación puede ser definida en forma general como la adaptación de un organismo a su ambiente, lo cual resulta en un éxito relativo en sobrevivencia y valor reproductivo (Bradshaw y Hardwick, 1989 en Vasseur y Aarssen, 1992), y la plasticidad fenotípica favorece a la adecuación (Sultan, 1986).

Considerando la propuesta de Lewontin (1957; Dobzhansky, 1969; en Sultan, 1986) de que cualquier organismo capaz de vivir y reproducirse en un ambiente determinado está adecuado y adaptado a tal ambiente, se puede pensar que las variaciones fenotípicas que se observan en la naturaleza posiblemente representan adaptaciones como resultado de las presiones ambientales por miles de años. Sin embargo, también hay que tomar en cuenta que en esta selva húmeda los claros corresponden a un ambiente que recientemente se ha visto favorecido por el incremento de la perturbación a causa del hombre y la reducción de la superficie forestal, por lo que la plasticidad fenotípica observada en estos sitios podría estar en un proceso de adaptación.

En un sentido estricto, la plasticidad que se observó en las variables arquitecturales para las especies estudiadas (Tabla 7) esta conduciendo a una mayor adecuación y representan un carácter adaptado.

Hay también algunos casos en que la plasticidad conduce a una menor adecuación, ya que el genotipo se encuentra mal adaptado (Bradshaw, 1965). Un ejemplo de esto es el trasplante a diferentes altitudes ejemplificado en el trabajo de Clausen et al. (1940; 1948 en Bradshaw, 1965), en donde las plantas llevadas de una altitud a otra redujeron su crecimiento y por lo tanto su adecuación. Una evaluación indirecta de la adecuación de estos caracteres sería a través de la sobrevivencia o mortalidad, como lo hicieron Fetcher et al. (1983, en Veneklaas, 1985). Para comprobar el valor selectivo del caracter se puede realizar un estudio de la población a través de varias generaciones como lo hizo Waddington (1961, en Bradshaw, 1965) en Drosophila, lo cual en especies de árboles resulta casi imposible. En este sentido, si el objetivo va más allá de conocer únicamente la plasticidad fenotípica de la arquitectura del árbol, y se desea probar la adaptación de los caracteres, se tendría que recurrir a las técnicas bioquímicas y moleculares de la genética de poblaciones, o escoger especies tropicales de ciclos de vida cortos o edades reproductivas prematuras.

Entonces, en este trabajo puede postularse la posibilidad de que la plasticidad fenotípica detectada en estas especies signifique cierta adaptación y contribuya por tanto a su adecuación.

En lo que corresponde a los caracteres que no presentaron relación o variación en relación a la luz (Tabla 8), se puede

concluir, con base en los argumentos arriba expuestos, que no presentan plasticidad fenotípica en el rango ambiental estudiado. Para la explicación de la falta de plasticidad en este caso, existen argumentos que se pueden aplicar con más certeza.

Según Bradshaw (1965), la plasticidad actúa sobre caracteres determinados en ciertas etapas del desarrollo del organismo. De acuerdo a esta afirmación, difícilmente se puede pensar que en un mismo momento, todos o muchos de los caracteres de la planta presenten cierta plasticidad, debido a que representaría un gasto de energía muy alto. Quizá por esto no se encontró plasticidad en la mayoría de los caracteres en estas condiciones. De hecho la optimización del recurso puede ser lograda a través de la modificación de un carácter vital.

En un caso extremo, se podría pensar también en la posibilidad de la presencia de una estabilidad u homeostasis en los caracteres que no presentan plasticidad. Según Bradshaw (1965), la estabilidad de un carácter significa la falta de plasticidad, presentando cierto valor adaptativo el carácter estable. En otras palabras, este argumento significa que un carácter que no es plástico en el ambiente puede mantener su funcionamiento sin cambiar su condición y por lo tanto tener un alto valor adaptativo. En este sentido, los caracteres que no mostraron plasticidad pueden ser caracteres que estén fuertemente adaptados en la especie.

Así mismo, la plasticidad en un carácter puede conducir a la estabilidad en otro (Bradshaw, 1965). De esta manera, las características que son plásticas en las especies estudiadas pueden estar favoreciendo de alguna manera la estabilidad de otras

características, las cuales no muestran variaciones. El ejemplo más claro de esto podría ser el caso de la longitud y distancia entre ramas en Trophis, en donde la rama se incrementó en sombra para compensar el sobrelapamiento de las hojas, pero la distancia entre ramas no requirió variar, presentando posiblemente este último carácter una homeostasis.

Según las definiciones de Bradshaw (1965), Smith (1982), y Strauss y Bazzaz (1991), la aclimatación se refiere a la modificación de un carácter en un nuevo ambiente, después de haber estado expuesto a un ambiente previo. Tomando en cuenta que las tres especies aquí trabajadas se consideran como tolerantes a la sombra, es posible que muchos de los individuos presentes en los claros hayan germinado en el sotobosque, produciéndose una aclimatación en el carácter cuando se abrió el claro. En tal caso, los valores de los individuos de sombra podrían constituir los valores originales, mientras que los individuos de claros habrían presentado una variación (plasticidad fenotípica) en el carácter mediante la aclimatación.

En este sentido, la edad o antigüedad del claro cobra importancia en el estudio de la morfología del individuo. En el presente trabajo no se tomó en cuenta este parámetro, y ello puede determinar en gran medida el que no se haya registrado una plasticidad fenotípica en las demás variables, ya que cabe la posibilidad de que tratándose de ajustes morfológicos el tiempo de aclimatación sea corto y por lo tanto no se observe, pero que en un futuro se pueda presentar.

Finalmente, se puede decir que la plasticidad apunta, en todos los casos donde se presenta, hacia un aumento en magnitud del

parámetro en ambientes más luminosos, a excepción del IB en Guamia y Trophis donde se presenta una plasticidad al reducirse su valor en los ambientes más soleados. En este sentido, Guamia podría alcanzar una mayor adecuación mediante el incremento de su diámetro, cobertura foliar, longitud de la rama, y disminución de su índice de bifurcación, en los sitios con mayor radiación luminosa. En Pseudolmedia puede aumentar su adecuación mediante el incremento del índice de bifurcación en los sitios más soleados, y Guamia mediante el incremento de su cobertura foliar, número de hojas, longitud de la rama, y reducción de su índice de bifurcación, también en los sitios con mayor cantidad de luz.

#### 4.5 ARQUITECTURA Y AMBIENTE LUMINICO

En el ámbito de la biología y en lo particular de la botánica, el término arquitectura se ha aplicado como una analogía del término en su significado original, debido a que las plantas presentan una construcción con un diseño particular a base de unidades básicas de construcción.

De acuerdo con los conceptos vertidos en la Introducción (sección 1.2.2), el presente trabajo se basó en el análisis de la arquitectura de los árboles a partir del estudio de las partes y elementos de sus copas y medidas absolutas (un enfoque cuantitativo) de acuerdo a White (1983), y no mediante el uso de la teoría modular (sensu White, 1979). Este estudio representa un análisis de la variación de la arquitectura en relación al ambiente lumínico, y no

es un trabajo descriptivo de la arquitectura de los árboles como lo sería los estudios provenientes de la escuela de Hallé et al. (1978).

Realizando un comparación entre los tres enfoques generales del estudio de la arquitectura, como lo son el de la teoría modular, el del modelo arquitectural, y el enfoque cuantitativo, en mi opinión personal, el estudio de la arquitectura con un enfoque cuantitativo, permite un estudio más profundo y detallado de la plasticidad fenotípica que presentan las características de la planta. El modelo arquitectural de Hallé et al. (1978), constituye un análisis más descriptivo de la arquitectura del árbol (White, 1983), y el de la teoría modular (sensu White, 1979) en el aspecto cuantitativo sólo llega a incorporar el número de las unidades modulares, pero no su tamaño. De esta manera el análisis arquitectural del árbol mediante la cuantificación de sus partes en número y tamaño, permite un mayor análisis más profundo de la plasticidad fenotípica.

A continuación se presenta la discusión en lo que concierne al comportamiento de las variables arquitecturales en relación al ambiente lumínico de la selva.

En lo que se refiere al diámetro, esta variable no presentó diferencias entre los distintos ambientes de la selva excepto en Guamia, en donde este carácter aumentó en relación al incremento en el gradiente lumínico, encontrándose individuos con un diámetro menor en el ambiente de sombra e individuos con diámetros mayores en ambientes de sol o claros.

En las primeras etapas de crecimiento de las plantas como lo es en el caso de las plántulas, prevalece la tendencia general hacia un mayor crecimiento a mayor disponibilidad de recursos. Tal se puede

ver en un experimento realizado por Iriarte (1987), en donde registró una mayor producción de biomasa, mayor diámetro y mayor altura en un sitio abierto que en un sitio bajo dosel cerrado, en tres especies de árboles de la selva. Sin embargo, la hipótesis en este trabajo consistía en que en etapas posteriores del desarrollo del individuo existe una asignación de biomasa que beneficia su sobrevivencia y crecimiento. Un ejemplo de esto lo constituye un mayor diámetro en sitios sombreados que en sitios soleados debido a una mayor asignación de biomasa a la estructura de ramificación del individuo (King, 1990; Koyama y Hotta, 1990).

En relación a lo anterior, no se comprobó esta hipótesis aunque sí se observó en Guamia que el comportamiento obedece a la respuesta general de que a mayor disponibilidad de recursos existe una mayor producción de biomasa.

Con base en los planteamientos de King (1990), un árbol que crece en sol presenta cierta competencia por espacio y recursos que no le permite extender mucho sus ramas, siendo más importante el crecimiento en altura, lo que no requiere engrosar mucho el diámetro. Para el caso de Guamia, el tener un mayor diámetro en sol indica una mayor abundancia de recursos que se refleja en una mayor biomasa aérea. Así mismo, indica una baja competencia en espacio que le permite extender sus ramas, ya que se comprobó que éstas son más largas en sol que en sombra (ver pág. 98 en esta sección), lo cual obliga mecánicamente a engrosar el tallo (McMahon, 1975).

En el resultado para Guamia también puede influir el fenómeno de elongación del tallo que se presenta en los árboles juveniles de

sombra, el cual a pesar de no estar bien documentado, es notable en el sotobosque de la selva de Los Tuxtlas.

En síntesis, no se comprobó la hipótesis para esta variable, de acuerdo a la cual se esperaba encontrar mayor diámetro en los individuos de sombra que en los de sol debido a un menor crecimiento en altura y mayor crecimiento en grosor de los árboles de sombra. Este resultado muestra que, en principio, los individuos de una especie no adoptan necesariamente un comportamiento similar a las especies analizadas en conjunto por King (1990) y Kohyama y Hotta (1990), quienes encontraron que las especies tolerantes a la sombra presentan un mayor diámetro que las especies emergentes debido a un menor crecimiento en altura, ya que adoptan una arquitectura de copa ancha. Similarmente, Nicola y Pickett (1983) encontraron diferencias entre especies de diferente grado de tolerancia a la sombra respecto a otro parámetro (tamaño de la hoja) y, sin embargo, no las encontraron en diferentes condiciones de luz dentro de la especie.

En los individuos de Pseudolmedia y Trophis los diámetros fueron similares en los distintos ambientes. Se puede pensar en que los individuos de los ambientes soleados presentan cierta competencia en espacio o limitación de recursos, lo que no les permite tener mayor biomasa; esto se refleja en la longitud de las ramas, la cual no varió en Pseudolmedia, y para el caso de Trophis fué menor en sitios soleados que en los sitios con sombra (ver pág. 98). Esta situación da origen a individuos que no requieren engrosar mucho el diámetro en condiciones lumínicas.

Las razones de este comportamiento, al igual que para el caso de Guamia, pueden estar fuertemente relacionadas con las demás variables

arquitecturales del árbol, por lo que se discutirán más adelante. Sin embargo, para el caso de Guamia, por el momento se puede decir que el haber presentado un diámetro mayor y posiblemente un vigor mayor en los individuos que recibieron mayor radiación lumínica, posiblemente indica que no existe una fuerte competencia interespecifica en estos sitios para esta especie, y esto le permite engrosar más que en los sitios sombríos de la selva. Se ha visto que los claros son sitios altamente ricos en recursos como nutrimentos (Orians, 1982), y existen hipótesis de que hasta la disponibilidad de agua para las raíces en un claro pueda ser mayor que en un sitio no perturbado, debido a que en este último existe una gran absorción de agua de los árboles del dosel (Lee, 1978, en Martínez-Ramos, 1985).

En cuanto al área fotosintética de la planta, parece ser más adecuado analizar el AF total, ya que el número de hojas no puede indicar por sí solo la superficie foliar, sino que se requiere conocer también el tamaño de la hoja. Sin embargo, en el presente trabajo se decidió contar el número de hojas por planta, considerando que aunque no sea un parámetro tan preciso como el área foliar, este puede indicar, junto con la cobertura foliar, una variación en la superficie fotosintética entre ambientes.

El número de hojas se incrementa conforme aumenta la radiación lumínica en Trophis, mientras que en Guamia y Pseudolmedia éste carácter es independiente de la luz.

La hipótesis planteada establecía que el NH sería mayor o igual en los sitios iluminados que en sombra, debido a que pueden entrar en juego factores tales como el tamaño de la hoja o la tasa de recambio foliar, y en este caso, la planta podría estar utilizando otro tipo

de mecanismos para explotar los ambientes soleados y no precisamente el NH. Por el contrario, la situación que no se esperaba encontrar era que en sitios iluminados hubiera un menor NH que en sombra.

Tomando en cuenta lo anterior, en los tres casos los resultados apoyan la hipótesis formulada, ya que en Guamia y Pseudolmedia el NH fué similar en los diferentes ambientes, mientras que en Trophis se comprobó la mayor producción de tejido foliar en mayores condiciones de luz. Popma y Bongers (1988), en un estudio con plántulas de diez especies tropicales, registraron siete especies con individuos con más hojas en los claros que en el sotobosque. El mayor NH en muchos casos indica una mayor área foliar total de la planta, tal como lo muestran los trabajos de Iriarte (1987) en dos especies nómadas, y de Bongers y Popma (1990) en plántulas de seis especies tropicales, en las cuales el NH contribuyó más al incremento del área foliar total que el tamaño de la hoja.

El comportamiento de Guamia y Pseudolmedia se podría explicar de varias maneras. Es posible que la mayor ganancia energética de los individuos que reciben mayor radiación solar no sea a través del número de hojas, sino mediante el incremento de su tamaño, grosor y peso específico que refleja una mayor capacidad fotosintética. Así mismo, los individuos que reciben más luz, pero con la misma cantidad de hojas que los de menos luz, pueden tener una tasa más alta de recambio foliar (mayor producción y pérdida de hojas). Esto le puede conferir a la planta dos ventajas principales, una de tipo arquitectural y otra de tipo fisiológica. Para las especies heliófitas, el colocar sus hojas en mejor posición para un mejor funcionamiento es de importancia (Bazzaz y Pickett, 1980; Bongers y

Popma, 1990). Por otro lado, mientras más alta es la tasa de recambio foliar, mayor es la proporción de hojas jóvenes y maduras, las cuales, al menos en el caso de las coníferas, son más eficientes fotosintéticamente (Chabot y Hicks, 1982).

Por otro lado, en las Tabla 6 y 7 se observa que cuando se presenta una correlación de la luz con el NH, también se presenta una correlación entre la luz y el número de ramas de primer orden (N1) (en Trophis), y viceversa (en Pseudolmedia y Guamia). Esta relación entre estos dos parámetros sugiere que la planta sólo invierte en producir ramas nuevas para colocar hojas en el ambiente. Esta relación del NH con N1 no se presenta para las ramas de los órdenes superiores (NT). Las ramas de órdenes superiores realizan principalmente la función de estructura de la copa y no del sostén de las hojas.

En general, la cobertura foliar que tiene un árbol, como es considerada en este trabajo, está determinada por varias características tales como el número, tamaño y arreglo de las hojas, y seguramente ninguno de estos parámetros actúa de manera única e independiente.

A pesar de ser un parámetro menos preciso que el AF total, la cobertura foliar puede ser un indicador de la extensión de la superficie de absorción luminosa. En este sentido, la cobertura foliar tiene un inconveniente ya que, por ejemplo, puede existir la situación de una cobertura foliar grande con un solo estrato de hojas, y una cobertura pequeña pero con una multiestratificación de hojas que en total suma una superficie fotosintética mayor.

En el presente trabajo, este parametro aumenta en Guamia y Trophis conforme aumenta la radiación luminica. En Guamia esto significa que conforme aumenta la luz, la cobertura foliar se expande mas ya que el número de hojas no cambia. Esto sólo puede ser logrado mediante un reacomodo de la superficie foliar en los individuos de sol para una mejor exposoción de la superficie fotosintética, en donde se minimice el sobrelapamiento de hojas, mediante un aumento en el angulo de las ramas o mediante un aumento en su longitud (Pickett y Kempf, 1980; Kempf y Pickett, 1981). En el caso de Guamia, la presencia de individuos en ambientes más luminosos con arreglo en monocapa indica una mayor eficiencia y uso de la radiación solar en sitios donde no existe competencia con otros individuos por el espacio, tal y como se observó en algunos casos en el recorrido de campo. Para los individuos de sombra, aparentemente estos tienen el arreglo de sus hojas en cierto grado de multicapa en comparación con los individuos de más luz, y por lo tanto con cierto grado de sobrelapamiento.

Esta tendencia a un arreglo en monocapa en los individuos de más luz es contrario a los planteamientos de Horn (1971), quien argumenta que el arreglo en monocapa se da en los ambientes sombríos como medida para evitar el sobrelapamiento de hojas, mientras que el arreglo en multicapa es más propio de los ambientes lumicios. En este caso, la situación contraria se puede explicar de la siguiente manera. Horn (1975:5) menciona que "el arreglo óptimo de las hojas para interceptar la luz depende de la cantidad de luz disponible para el árbol". Según este autor, la hoja es capaz de llevar a cabo el 90% de su máxima tasa fotosintética con un 25% de la iluminación

total que llega al dosel forestal, y las hojas en general necesitan al menos el 2% de la luz total para llegar a su punto de compensación. El punto de compensación se puede entender como la intensidad luminica en la que la fotosíntesis de la hoja esta en equilibrio con la respiración.

De esta manera, en los árboles de sombra la disponibilidad de luz puede ser suficiente como para que no se requiera demasiada biomasa en la colocación óptima de las hojas para evitar el solapamiento y poder asignar mayor energía para otras funciones como el crecimiento en altura o producción de hojas. Además, pueden existir ajustes fisiológicos que permitan cierto solapamiento de las hojas en los árboles de sombra. Por ejemplo, se ha observado en algunas especies tolerantes de la selva que presentan una tasa alta de asimilación neta foliar (ganancia de peso seco de la hoja por unidad de área por unidad de tiempo) que éstas pueden vivir con bajas intensidades luminicas (Popma y Bongers, 1988). Por el contrario, los árboles de sol pueden optimizar el uso de la radiación fotosintética arreglando su copa hacia monocapa mediante una inversión de tejido respiratorio. El arreglo en monocapa requiere una mayor inversión de tejido no fotosintético en su estructura de ramificación.

En el caso de Trophis, el aumento en la cobertura foliar parece deberse en gran medida al incremento en el número de hojas, siendo en este caso quizás menos importante los ajustes a nivel de ramas en cuanto a su ángulo, longitud y otros parámetros arquitecturales que podrían modificar el arreglo de la superficie fotosintética. En Pseudolmedia no se observó variación en su cobertura foliar, también

por la similitud entre ambientes del número de hojas. Se puede decir que esta última especie, a diferencia de las otras dos, requiere modificar su cobertura foliar como medida para obtener mayor energía en los sitios luminosos. Finalmente, se puede decir para este parámetro que se encontró cierta plasticidad en el arreglo de la copa del árbol, tal y como se ha comprobado para el IB (Steingraeber et al., 1979; Borchert y Slade, 1981), carácter con el cual está fuertemente relacionado.

La longitud de las ramas fué mayor en los sitios más soleados para Guamia, mientras que en Trophis fué mayor en la sombra de la selva y en Pseudolmedia no se registraron diferencias entre ambientes.

En relación a la hipótesis sobre este carácter, se esperaba encontrar ramas más largas en los sitios cerrados de la selva y ramas más cortas en los más luminosos, tal como resultó en Trophis. Sin embargo, este resultado no concuerda con el de la cobertura foliar, ya que ésta tiende a aumentar a mayor radiación. No es lógico que la cobertura foliar aumente y la longitud de las ramas disminuya en el mismo sentido. Como el resultado de la longitud de ramas está basado solamente en la comparación de dos individuos en sitio sombreado y dos individuos en un sitio abierto (Tabla 5), es de validez muy dudosa.

En cuanto al resultado contrario en Guamia, Tinoco y Vásquez-Yanes (1983) encontraron un resultado similar en Piper hispidum, una especie pionera. Esto lo explicaron como una respuesta de los individuos en sitios con sol, donde la competencia por la luz para un mayor crecimiento promueve la elongación de las ramas en los sitios

abiertos, mientras que los individuos de sombra se encuentran en una situación más de sobrevivencia que de competencia, en donde la estrategia consiste en mantener las ramas sin gran inversión de energía. Hay que tomar en cuenta que una especie pionera tiende a presentar su mejor crecimiento, incluyendo ramas, en los claros.

Otra posible explicación puede ser que en el sitio abierto exista relativamente mayor disponibilidad de recursos de tipo de nutrimentos y agua, y una baja competencia por espacio con individuos de otras especies, y por lo tanto los individuos puedan expandir sus copas lateralmente, ya que Guamia no es una especie de crecimiento rápido. Por el contrario, en los sitios cerrados parece ser que los árboles en realidad no adoptan una estrategia de sobrevivencia, la cual sería el presentar una mayor extensión de las copas mediante ramas más largas para asegurar la captura de luz (Kohyama, 1987; Sakai, 1990). En este caso, si se presenta crecimiento del árbol en altura, resulta más económico el desprendimiento de ramas cortas en las partes bajas, que de ramas largas.

Para el caso de Pseudolmedia, una vez más este parámetro no parece ser importante para su crecimiento tanto en sitios sombreados como en sitios abiertos.

La distancia entre ramas no presentó ninguna tendencia en las tres especies en relación a la luz. Esto indica que en sombra no existe un sobrelapamiento de las hojas de las ramas y que la luz no constituye un factor limitante en la distancia que guardan entre sí las ramas a lo largo del tronco, ya que se presenta la misma distancia que en los sitios abiertos.

Parecería que este parámetro arquitectural no es de importancia en la estrategia de reducción del solapamiento de hojas, su genotipo no permite la modificación de este parámetro, o simplemente las especies estudiadas no "requieren" de esta variación arquitectural. Sin embargo, cabría la posibilidad, no analizada en este trabajo, de una disposición de las ramas alrededor del tronco con cierto ángulo, como medida para evitar el solapamiento de las hojas. Honda (1971) y Fisher y Honda (1979a,b) han señalado la relevancia que tiene el ángulo en que se disponen las ramas para la exposición de la superficie fotosintética a la luz. Debido a la importancia que potencialmente tiene esta variable en la mejor exposición de la superficie fotosintética, debe ser incluida en futuros estudios sobre la arquitectura de la copa.

En cuanto a la altura de la primera rama, tampoco se detectó alguna relación con el ambiente lumínico en las tres especies, ya que en ningún caso se obtuvo una correlación significativa. Para esta variable se esperaba que la primera rama fuera más alta en los sitios de sombra, debido a una tendencia de los árboles a colocar su superficie fotosintética en la parte superior. Sin embargo, las tres especies presentaron en general su tejido fotosintético en la parte media superior del árbol, independientemente del ambiente en el que se encontraban. La altura de la primera rama resultó ser casi igual en los árboles de poca luz que en los de más luz, siendo relativamente alta (alrededor de 70 cm en Trophis y Pseudolmedia, y de 60 cm en Guamia), considerando que la altura promedio de los árboles fue de alrededor de 130 cm en Trophis, 150 cm en Pseudolmedia y de 133 cm en Guamia. Tomando en cuenta el trabajo de Kohyama

(1980, en Koppers, 1989), con estos datos se puede decir que en general no se presenta una distinción clara de los árboles de arreglo en monocapa o en multicapa, sino que más bien es una situación intermedia.

Por lo que se refiere al índice de bifurcación, se han dado diversas opiniones en contra de la utilidad de este parámetro como un indicador de la geometría adaptativa del árbol y de su ramificación (Borchert y Slade, 1981; Honda et al., 1981; McMahon y Kronauer, 1976). Sin embargo, los fines para los cuales estos autores no consideran adecuado el uso del IB no son los mismos que los del presente trabajo, en donde uno de los objetivos consistió en detectar las variaciones del IB y por lo tanto la colocación de la superficie fotosintética dentro de la especie, como un valor de plasticidad fenotípica y significado ecológico para el árbol, y no el de analizar un valor adaptativo, o más aun, caracterizar la arquitectura del árbol. Por lo tanto, en este trabajo el análisis de esta variable se consideró útil para examinar las variaciones del patrón de ramificación.

El índice de bifurcación tuvo relación con el ambiente lumínico en las tres especies. En Guamia y Trophis este índice disminuyó conforme aumentó la intensidad luminosa, mientras que en Pseudolmedia aumentó en el mismo sentido. El IB también mostró una relación negativa con la altura (Tabla 4) en Pseudolmedia y Guamia, de manera que en estas especies conforme más alto es el árbol, el IB es de menor valor. Este resultado concuerda con el de Tomlinson (1978, en Borchert y Slade, 1981), por lo que se puede pensar que ésta es una tendencia común en el desarrollo del árbol debido al aumento de la

proporción de las ramas de los órdenes superiores, en relación a las de primer orden.

Con base en la hipótesis formulada, existe una asociación de valores altos de IB en ambientes luminosos y de valores bajos en ambientes sombreados. Mientras hay más disponibilidad de luz, el árbol tiende a producir más ramas nuevas (de primer orden) para sostener más hojas, dando como resultado un IB alto. Los valores altos de IB se asocian con la estructura del árbol en multicapa, mientras que los valores bajos con la estructura en monocapa (Whitney, 1976). En los sitios con poca luminosidad se han detectado valores bajos de IB debido a la necesidad de minimizar la sombra de las hojas dentro de la copa del árbol (Whitney, 1976). Según este autor, las estrategias de valores bajos y altos, respectivamente, constituyen en esencia un mecanismo para tener una superficie fotosintética no azarosa y sin sobrelapamiento, y la necesidad de minimizar el gasto de energía en las estructuras no fotosintéticas.

De los resultados obtenidos en este trabajo, sólo Pseudolmedia se ajusta a lo esperado, ya que Guamia y Trophis presentan el comportamiento contrario, es decir, el IB en ellas es más alto en los sitios con poca luz, y más bajo en los sitios luminosos. En principio este resultado muestra una relación del IB con el ambiente lumínico en las tres especies, y apoya el argumento de Borchert y Slade (1981) en relación a que el IB no parece ser constante en la especie, como anteriormente lo había afirmado Whitney (1976).

En Pseudolmedia el comportamiento del IB indica que siendo el número de hojas similar en los individuos de sombra que en los de

sol, éstas se encuentran colocadas con un menor solapamiento en los primeros que en los segundos.

Por lo que respecta a Guamia y Trophis, éstos son los primeros resultados contrarios a los obtenidos anteriormente en relación a la variación del IB. Dentro de la especie siempre se había observado que el IB aumenta conforme aumenta la intensidad luminosa sobre los árboles (Steingraeber et al., 1979; Pickett y Kempf, 1980; Borchert y Slade, 1981), y comparando especies de diferentes estadios sucesionales el IB es más alto en las especies tempranas o más expuestas a la radiación solar (Whitney, 1976).

La variación del IB se ha explicado única y exclusivamente en función de la luz, y Whitney (1976) enfatiza que los arreglos en monocapa y multicapa del árbol constituyen los dos extremos de un continuo de estrategias alternativas. Para individuos de sitios más expuestos, se pueden justificar los valores bajos de IB, y por lo tanto una tendencia a la monocapa, como una estrategia para optimizar la captura de luz. Un árbol en un sitio abierto en un bosque tropical puede recibir menos luz que un árbol en condiciones similares en un bosque templado, por lo que en bosques templados se han observado valores altos de IB. En los bosques tropicales un sitio abierto puede referirse, por ejemplo, a un claro no mayor de 500 m<sup>2</sup> en donde el árbol tiene de 4 a 6 h de luz directa, o de 10 a 12 h de luz difusa debido a los abundantes días nublados característicos de estos ecosistemas. Por el contrario, en la mayoría de los trabajos que se han realizado sobre el IB en bosque templado, un sitio abierto corresponde en muchos casos a sitios en estado de sucesión temprana en donde se tiene radiación completa casi

durante todo el día. En este sentido, a un árbol en un claro de un bosque tropical le puede beneficiar el adoptar una estructura en monocapa para optimizar la luz del medio. En las condiciones lumínicas sobre estos árboles, se puede pensar que si existen los recursos disponibles para esta mayor inversión de ramas en la estructura de la copa que permite optimizar la captura de la radiación.

Para los árboles de sombra, una estructura en multicapa requiere una menor inversión de tejido no fotosintético para el sostén y exposición de las hojas (Whitney, 1976), por lo que en este sentido, el árbol "opta" por un ahorro de energía; el posible sobrelapamiento, si es que es significativo, lo podría evitar de otra manera, siendo ésta la razón por la cual no se observan valores bajos de IB en Guamia y Trophis en los sitios de sombra.

En Guamia, la presencia de valores menores de IB hacia sitios abiertos coincide con la tendencia hacia la monocapa indicada por la mayor cobertura foliar en este ambiente, en donde se tiene una menor proporción de ramas de primer orden y mayor proporción de ramas de órdenes superiores, como mecanismo para colocar las hojas en un solo nivel.

Pseudolmedia sí presenta valores de IB bajos y altos en los sitios de baja y alta luminosidad, respectivamente, tal y como se ha observado en otros trabajos. De esta manera se puede pensar en que en esta especie el IB sí es un recurso morfológico que optimiza la absorción de la luz solar.

En Trophis, el comportamiento del IB obedece a un menor incremento de las ramas de primer orden en relación a las ramas de

los órdenes superiores. Esto puede ser debido a que el número de ramas de primer de orden ( $N_1$ ) y el número total de ramas ( $NT$ ) aumentan en relación al incremento de luz, y el IB disminuye en el mismo sentido, lo que significa que su comportamiento obedece a un incremento proporcionalmente menor de las  $N_1$  que de las  $NT$ . En la Figura 21 se ilustra esto de manera esquemática. En Guamia el  $NT$  aumenta con la luz y el  $N_1$  permanece sin grandes variaciones en los distintos ambientes, lo que significa que el IB disminuye debido a un incremento proporcionalmente mayor de las ramas de órdenes superiores. En la Figura 22 esto se ilustra nuevamente de manera esquemática.

En Pseudolmedia se presentó una correlación positiva del IB en relación a la luz. No se encontró una correlación significativa tanto de las  $N_1$  como de las  $NT$  con la luz; sin embargo, el IB sólo puede aumentar por un incremento de ramas de primer orden o una disminución proporcional de ramas de órdenes superiores.

A manera de resumen se puede decir que Guamia presenta un mayor diámetro en ambientes más luminosos, así como una cobertura foliar más amplia y ramas más largas, conformando de esta manera la arquitectura típica de una planta de lento crecimiento, aunque en ambientes luminosos. De esta manera el IB disminuye presentando una tendencia del arreglo de hojas hacia monocapa. Con estos resultados se ve que Guamia adopta una arquitectura de copa ancha en sol y copa angosta en sombra.

En Trophis, por su parte, también aumenta la cobertura foliar hacia

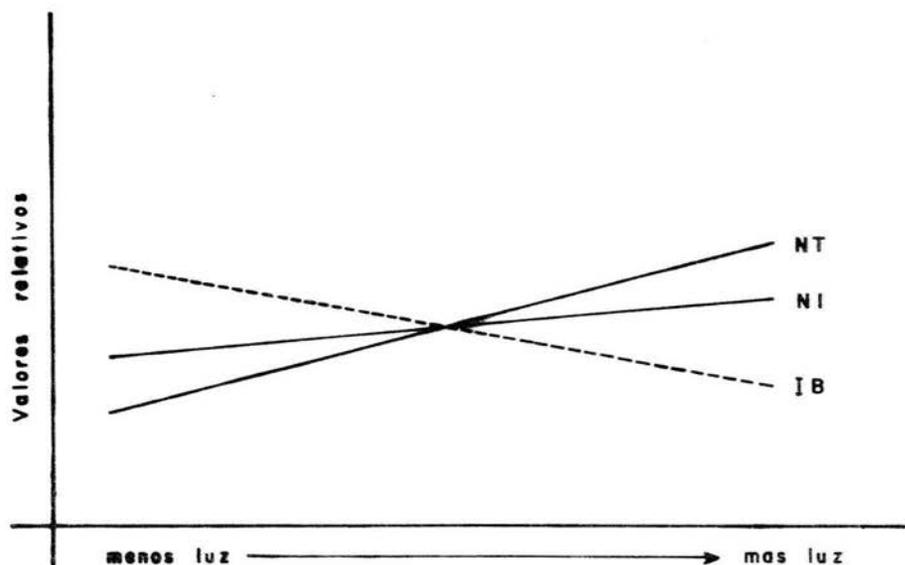


Figura 21 . Representación esquemática del comportamiento del índice de bifurcación (IB) en *Trophis* en función del número de ramas de primer orden (N1) y de órdenes superiores (NT).

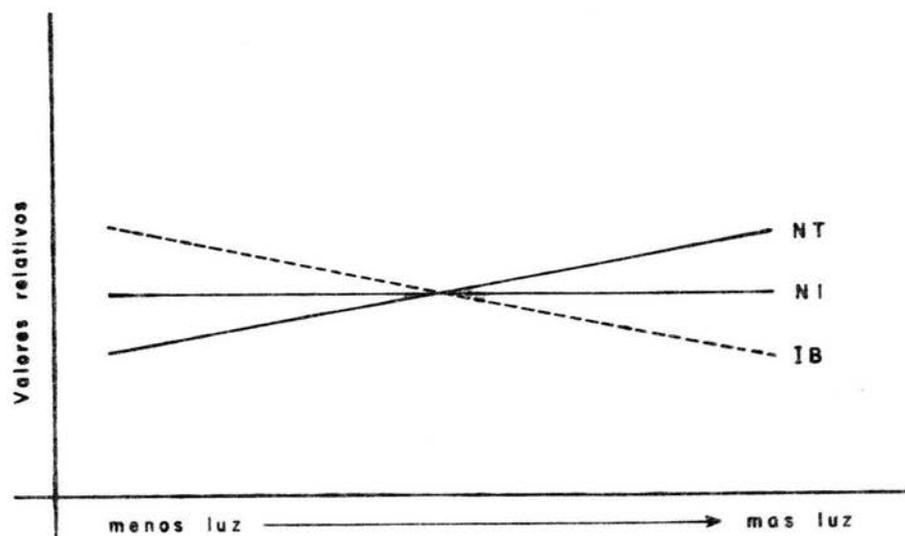


Figura 22 . Representación esquemática del comportamiento del índice de bifurcación (IB) en *Guamia* en función del número de ramas de primer orden (N1) y de órdenes superiores (NT).

mas luz, pero tambien se presenta un incremento en el número de hojas. La estructura o disposición de las hojas en realidad no cambia en el sentido vertical y por lo tanto no se puede decir que presente una tendencia hacia un arreglo de las hojas en particular. El IB en esta especie presenta una disminución con el aumento de luz.

Pseudolmedia sólo modifica su IB, el cual se incrementa con la luz. De esta manera parece ser la única característica arquitectural con relevancia en la especie en relación al ambiente luminico. En general, parece presentar la misma arquitectura tanto en ambientes cerrados como en sitios abiertos y por lo tanto los diametros del tronco no varían, ya que la estructura y biomasa de la copa no varía consistentemente.

Finalmente se puede decir que a nivel de claro, las especies tropicales parecen no adoptar las mismas estrategias morfológicas que las especies de climas templados, donde los patrones estructurales se observan con más claridad y son más definidos. Esta razón evidencia quizás la preferencia relativamente menor por los ajustes morfológicos que por los fisiológicos, tal vez debida en parte a la mayor dinámica de vegetación y heterogeneidad microambiental en un selva húmeda que en un bosque templado. De hecho, un ajuste fisiológico es más económico y puede ser más funcional por su mayor rapidez y reversibilidad que un ajuste morfológico (Bradshaw, 1965). Por lo tanto, tal vez habría que poner más atención en los ajustes fisiológicos que en los morfológicos en los árboles de selvas tropicales. La competencia por recursos es tan alta que en un ambiente muy cambiante puede resultar menos económico, y tal vez con menor valor en la adecuación, variar la arquitectura del árbol.

#### 4.6 CONCLUSIONES Y SUGERENCIAS

A partir de los resultados de este estudio, y de su interpretación, se pueden hacer las siguientes conclusiones.

1) El uso del antraceno en la medición de la luz en forma indirecta (actinometría), puede ser un método muy confiable y económico para medir la luz en la selva tropical, ya que lo permite realizar en diferentes sitios al mismo tiempo.

2) La correlación estadística mostró ser una herramienta útil para el estudio de la plasticidad fenotípica en campo a lo largo de un gradiente ambiental, en lo que se refiere a su dirección de respuesta, tal y como lo propone Schlichting (1986).

3) Las especies con amplia distribución en su estado juvenil en la selva tropical húmeda, presentan cierta plasticidad fenotípica en su morfología o arquitectura.

4) Las especies elegidas mostraron diferentes respuestas en su arquitectura al incremento de luz en la selva, ya que este factor parece tener relevancia en el diámetro, cobertura foliar, longitud de la rama e índice de bifurcación en Guamia sp., en el índice de bifurcación en Pseudolmedia oxyphyllaria, y en la cobertura foliar, número de hojas, longitud de la rama e índice de bifurcación, en Trophis mexicana.

5) Con base en lo anterior, se podría decir que Guamia sp. y Trophis mexicana resultaron ser las especies más plásticas, y Pseudolmedia oxyphyllaria la especie menos plástica.

6) De los parámetros considerados, el índice de bifurcación parece ser el que más contribuye a la plasticidad fenotípica arquitectural de la planta, ya que en las tres especies presenta una relación con el ambiente, y por esta razón puede ser de los más significativos en la adecuación de la planta.

7) Con base en los parámetros arquitecturales estudiados, se puede decir que las especies presentan la modificación de su arquitectura en relación a la intensidad de luz, de la siguiente manera: en Guamia sp. existe una tendencia hacia el arreglo de sus hojas en una estructura en multicapa en sombra y de monocapa en sol, de acuerdo a su cobertura foliar e índice de bifurcación. Trophis mexicana incrementa su área fotosintética a través del incremento en el número de hojas hacia sitios más luminosos, reduciendo su índice de bifurcación como una tendencia a la monocapa, y Pseudolmedia oxyphyllaria es la especie que menos modifica su arquitectura, incrementando únicamente su índice de bifurcación en los sitios más expuestos a la luz.

8) Para el caso de los caracteres que no mostraron plasticidad fenotípica, es posible que se deba, en gran parte, a una plasticidad en otro nivel, como lo sería el fisiológico.

9) Como sugerencias para realizar trabajos similares, se recomienda realizar un análisis de varianza y comparar 3 ó 4 ambientes característicos y bien definidos de la selva, con un tamaño de muestra de unos 20 ó 30 individuos por ambiente, y caracterizar bien cada ambiente lumínico.

10) Se sugiere también incluir variables morfológicas de la hoja como estomas, peso específico, contenido específico de agua, área

foliar específica y tamaño de la hoja, que provean tanto de un indicativo más preciso del área foliar total como bases para explorar en forma indirecta la plasticidad de la planta a nivel fotosintético.

11) Finalmente, es posible que un análisis de la alometría en función de la luz, provea de gran información acerca de cómo se compensan las variables morfológicas entre sí ante los cambios de la intensidad de luz. Esto se podría hacer mediante una correlación del índice de dos variables arquitecturales y la luz.

## LITERATURA CITADA

- ANONIMO. 1989. Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" Folleto para investigadores. Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. 1986. Demografía y dinámica poblacional de *Cecropia obtusifolia* (Moraceae) en la selva de Los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría, UNAM, México, D.F.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. Y MARTINEZ-RAMOS, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax - pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80:275-290.
- ALVAREZ, J. Y GUEVARA, S.S. 1985. Caída de hojarasca en la selva. en: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas de Veracruz, México. II. Ed. Alhambra. México, D.F.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72: 777-795.
- BARKER, S.B., CUMMING, G. Y HORSFIELD, K. 1973. Quantitative morphology of the branching structure of trees. *Journal of Theoretical Biology* 40:33-43.
- BAZZAZ, F.A. Y PICKETT, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:287-310.
- BOKHORST, D. 1970. Chemical light measurements in Glasshouses. Proc. Confer. C.I.G.R. Wageningen, 1970.
- BONGERS, F. Y POPMA, J. 1990. Leaf dynamics of seedlings of forest species in relation to canopy gaps. *Oecologia* 82:122-127.
- BONGERS, F., POPMA, J., MEAVE DEL CASTILLO, J. Y CARABIAS, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74:55-80.
- BORCHERT, R., Y SLADE, N.A. 1981. Bifurcation ratio and the adaptive geometry of trees. *Botanical Gazette* 142:394-401.
- BORREL, P. 1980. Fotoquímica. Ed. El Manual Moderno, México. D.F.
- BRADSHAW, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advance in Genetics* 13:115-155.
- BROKAW, N.V.L. 1982a. The definition of treefall gaps and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14:158-160.
- BROKAW, N.V.L. 1982b. Treefalls: frequency, timing and consequences. In: Leigh, E.G., Rand, A.S. y Windsor, D.F. (eds.). The Ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., E.U.A.
- CANHAM, C. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69:786-795.
- CARABIAS L., J. 1979. Análisis de la Vegetación de la Selva Alta Perennifolia y Comunidades Derivadas de Esta, en una Zona Cálido-Húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis. Fac. Ciencias. UNAM. México, D.F.
- CARABIAS L., J. Y GUEVARA, S.S. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas de Veracruz, México. II. Ed. Alhambra. México, D.F.

- CHABOT, B.F. Y HICKS, D.J. 1982. The ecology of leaf life spans. Annual Review of Ecology and Systematics 13:229-259.
- CHAZDON, R.L. Y FETCHER, N. 1984. Light environments of tropical forest. In: Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C. (eds.) The Physiological Ecology of Plants in Wet Tropical Systems. Junk, La Haya. pp.27-37.
- DAVIDSON, D.W. 1966. Response of six shrub species to light regimes in two controlled-environment rooms. Bulletin of the Torrey Botanical Club 93:432-437.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. Biotropica 12(supplement): 47-55.
- ESTRADA, A., COATES-ESTRADA, R. Y MARTINEZ-RAMOS, M. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: Un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. en: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.). Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas de Veracruz, México. II. Ed. Alhambra. México, D.F.
- EVANS, G.C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. University of California Press, Berkeley, E.U.A.
- EVANS, G.C. Y HUGHES, A.P. 1961. Plant growth and the aerial environment. I. Effect of artificial shading on Impatiens parviflora. New Phytologist 60:150-180.
- EVANS, G.C., WHITMORE, T.C. Y WONG, Y.K. 1960. The distribution of light reaching the ground vegetation in a tropical rain forest. Journal of Ecology 48:193-204.
- FETCHER, N., OBERBAUER, S.F., ROJAS, G. Y STRAIN, B.R. 1987. Efectos del regimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. Revista de Biología Tropical 35(Supl. 1): 97-110.
- FISHER, J.B. Y HONDA, H. 1979a. Branch geometry and effective leaf area: a study of Terminalia branching pattern. 1. Theoretical Trees. American Journal of Botany 66:633-644.
- FISHER, J.B. Y HONDA, H. 1979b. Branch geometry and effective leaf area: a study of Terminalia branching pattern. 2. Survey of real trees. American Journal of Botany 66:645-655.
- FUTUYMA, D.J. 1986. Evolutionary Biology. Second edition. Sinauer associates. Sunderland, Massachusetts, E.U.
- FLORES, J.S. 1971. Estudios de la vegetación del cerro El Vigía de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis. Fac. Ciencias. UNAM. México, D.F.
- GIVNISH, T.J. 1983. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In: Medina, e. Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C. (eds.) The Physiological Ecology of Plants in Wet Tropical Systems. Junk, La Haya.
- GIVNISH, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. Australian Journal of Plant Physiology 15:63-92.
- GÓMEZ-POMPA, A. Y VÁSQUEZ-YANES, C. 1976. Estudio sobre sucesión secundaria en los trópicos Cálido-húmedos: El ciclo de vida de las especies secundarias. en: Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.). Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas en Veracruz, México. CECSA, CNEB, INIREB. México, D.F.
- GÓMEZ-POMPA, A. Y VÁSQUEZ-YANES, C. 1985. Estudios Sobre la Regeneración de Selvas en Regiones Cálido-Húmedas de México En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) Investigaciones

- Sobre la Regeneración de Selvas Altas de Veracruz, México.  
II. Ed. Alambra. México, D.F.
- HALLE, F., OLDEMAN, R.A. Y TOMLINSON P.B. 1978. Tropical Trees and Forests. An architectural analysis. Springer, Berlin. Alem.
- HICKEY, L.J. 1973. Classification of the architecture of dycotyledonous leaves. American Journal of Botany 60:17-33.
- HONDA, H. 1971. Description of the form of trees by the parameters of the tree-like body: effects of branching angle and branch length on the shape of the tree-like body. Journal of Theoretical Biology 31:331-338.
- HONDA, H., TOMLINSON, P.B. Y FISHER, J.B. 1981. Computer simulations of branch interaction and regulation by unequal flow rates in botanical trees. American Journal of Botany 68:580-585.
- HORN, H.S. 1971. The Adaptive Geometry of Trees. Princeton University Press, Princeton, N.J. E.U.A.
- HORN, H.S. 1974. The ecology of secondary succession. Annual Review of Ecology and Systematics 5:25-37.
- HORN, H.S. 1975. Forest succession. Scientific American 232:90-98.
- HUTCHINGS 1976. Spectral transmission and the aerial profile in mature stands of Mercurialis. Annals of Botany 40:1207-1216
- IBARRA, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. México. Tesis. Fac. de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- IBARRA, M.G. Y SINACA, S. 1987. Listados Florísticos de México VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología. UNAM. México, D.F.
- IRIARTE, S. 1987. Análisis de crecimiento y la plasticidad fenotípica de plántulas de tres especies arbóreas de una selva alta perennifolia. Tesis de Licenciatura, Fac. de Ciencias, UNAM.
- JACKSON, L.W.R. 1967. Effects of shade on leaf structure of deciduous tree species. Ecology 48:498-499.
- JAIN, S.K. 1979. Adaptive strategies: polymorphism, plasticity and homeostasis. en: D.T. Solbrig, S.K. Jain, G.B. Johnson y P.H. Raven (eds.) Topics in Plant Population Biology. Macmillan. London. pp. 160-187.
- 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: Perspectives on Plant Population Ecology (R. Dirzo and J. Sarukhán, eds.), pp.347-358. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. E.U.A.
- KEMPF, J.S. Y PICKETT, S.T.A. 1981. The role of branch length and angle in branching pattern of forest shrubs along a successional gradient. New Phytologist 88:111-116.
- KING, D.A. 1990. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. Functional Ecology 4:27-32.
- KIRA, T. 1978. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forest of Southeast Asia, with special reference to Pasoh Forest, west Malaysia. In: Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (eds.) Tropical Trees as Living Systems. Cambridge Univ. Press. Cambridge pp. 561-590.
- KOHYAMA, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. Functional Ecology 1:399-404.

- KOHYAMA, T. Y HOTTA, M. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4:515-521.
- KUPPERS, M. 1989. Ecological significance of above-ground and architectural patterns in woody plants. A question of cost-benefit relationships. *Tree Physiology* 4:375-379.
- LEOPOLD, L.B. 1971. Trees and streams: the efficiency of branching processes. *Journal of Theoretical Biology* 59:443-466.
- LESCURE, J.P. 1978. An architectural study of the vegetations's regeneration in French Guiana. *Vegetatio* 37:53-60.
- LEVANDOWSKA, M. Y JARVIS, P.G. 1977. Changes in chlorophyll and carotenoid content. Specific leaf area and dry weight fraction in sitka spruce in response to shading and season. *New Phytologist* 79:247-256.
- LOACH, K. 1967. Shade tolerance in tree seedlings. I: Leaf photosynthesis and respiration in plants raised under artificial shade. *New Phytologist* 66:607-621.
- LOACH, K. 1970. Shade tolerance in tree seedlings. II. Growth analysis of plants raised under artificial shade. *New Phytologist* 69:273-286.
- LONGMAN, K.A. Y JENIK, J. 1974. Tropical Forest and its Environments. Longman, Londres, Inglaterra.
- LOT-HELGUERAS, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En: Gómez-Pompa, A., Vasquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.). Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas en Veracruz, México. II. Ed. Alahambra. México, D.F.
- MARSHALL D.R. Y JAIN.S.K. 1968. Phenotypic plasticity of Avena fatua and A. barbata. *The american naturalist* 102:457-67.
- MARTINEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración de las selvas altas perennifolias. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas en Veracruz, México. II. Ed. Alahambra. México, D.F.
- McMAHON, T.A. 1975. The mechanical design of trees. *Scientific American* 233:92-103.
- McMAHON, T.A. Y KRONAUER, R.E. 1976. Tree structures: deducing the principle of mechanical design. *Journal of Theoretical Biology* 59:443-466.
- MEERTS, P. Y VEKEMANS, X. 1991. Phenotypic plasticity as related to trampling within a natural population of Polygonum aviculare subsp. aequale. *Acta Oecologica* 12: 203-212.
- MIRANDA, F. Y HERNANDEZ, X.E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 28:29-178.
- MOONEY, H.A. Y M. WEST 1964. Photosynthetic acclimation of plants of diverse origin. *American Journal of Botany* 51:825-827.
- NICOLA, A. Y PICKETT, S.T.A. 1983. The adaptive architecture of shrub canopies: leaf display and biomass allocation in relation to light environment. *New Phytologist* 93:301-310.
- OLDEMAN, R.A.A. 1983. Tropical rain forest, architecture, sylvigenesis and diversity. En: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. ed. S. Sutton, T.C. Whitmore, H.G. Chadwick, pp. 139-50. Blackwell, Oxford, Inglaterra.
- ORIAN, G.H. 1982. The influence of tree-falls in tropical forests in three species richness. *Tropical Ecology* 33:255-79.

- OYAMA, K. 1987. Demografía y dinámica poblacional de Chamaedorea tepejilote (Palmae) en la selva de Los Tuxtlas, Ver., México. Tesis de Maestría, UNAM, México.
- PIANKA, E.R. 1978. Evolutionary Ecology (2nd. edition). Harper & Row, New York, E.U.A.
- PICKETT, S.T.A. Y KEMPF, J.S. 1980. Branching patterns in forest shrubs and understory trees in relation to habitat. New Phytologist 86:219-228.
- PIERIK, R.L.M. 1965. Integrating photochemical light measurement, an ecological study in the Middachten woodland in the Netherlands. Meded.Landbouwhogeschool Wageningen 65-10:1-19.
- PIÑERO, D., SARUKHAN, J. Y GONZALEZ, E. 1977. Estudios demográficos en plantas. Astrocaryum mexicanum. Liebm. I. Estructura de las poblaciones. Boletín de la Sociedad Botánica de México 37:60-118.
- PIÑERO, D., MARTINEZ-RAMOS, M. Y SARUKHAN, J. 1984. Population dynamics of Astrocaryum mexicanum and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. Journal of Ecology 72:997-991.
- POPMA, J. Y BONGERS, F. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. Oecologia 75: 625-632.
- POPMA, J., BONGERS, F. Y MEAVE DEL CASTILLO, J. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. Vegetatio 74:81-91.
- RODE, S. 1983. Sources of plasticity in plants.
- SAKAI, S. 1987. Pattern of branching and extension growth of vigorous saplings of Japanese Acer species in relation to their regeneration strategies. Canadian Journal of Botany 65: 1578-1585.
- SAKAI, S. 1990. Sympodial and monopodial branching in Acer: implications for tree architecture and adaptive significance. Canadian Journal of Botany 68:1549-1553.
- SAS. 1985. SAS user's guide. Version 5 edition. SAS Institute, Raleigh, N.Y. USA.
- SCHLICHTING, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annual Review of Ecology and Systematics 17:667-693
- SMITH, H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. Annual Review of Plant Physiology 33:481-518.
- SOTO ESPARZA, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas. En: Gómez-Pompa, A., Vasquez-Yanes, C., Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.) Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas en Veracruz, México. Ed. Alhambra.
- STEBBINS, G.L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York, E.U.A.
- STEINGRAEBER, D.A., KASCHT, L.J., Y FRANCK, D.H. 1979. Variation of shoot morphology and bifurcation ratio in sugar maple (Acer saccharum) saplings. American Journal of Botany 66:441-445.
- STRAHLER, A.M. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. Transactions of the American Geophysical Union 38:913-920.
- STRAUSS, S.D. Y BAZZAZ, F.A. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. Oecologia 87:377-387.
- SULTAN, S.E. 1986. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. Evolutionary Biology 21:127-178.

- TINOCO, D.C. Y VASQUEZ-YANES, C. 1983. Diferencias en poblaciones de Piper hispidum bajo condiciones de luz contrastantes en una selva alta perennifolia. *Biotica* 8:281-293.
- TOMLINSON, P.B. 1978. Branching and axis differentiation in tropical trees. In: P.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman (eds.) Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press. 187-207. Cambridge, E.U.A.
- TOMLINSON, P.B. 1987. Architecture of tropical plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:1-21.
- TORQUEBIAU, E. 1981. Analysis architecturale de la foret de Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique. These. Universite des Sciences et Technics du Languedoc. Academie de Montpellier. France
- VAN VALEN, L. 1965. Morphological variation and width of the ecological niche. *American Naturalist* 94:377-390.
- VASSEUR, L. Y AARSSSEN, L.W. 1992. Phenotypic plasticity in Leana minor (Leanaeae). *Plant Systematics and Evolution* 180:205-219.
- VENEKLAAS, 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.
- WALLER, D.M. 1986. The dynamics of growth and form In: Cowley, M.J. (ed.) *Plant Ecology*. Blackwell Sci. Publ. Londres 291-320 p
- WEBSTER'S 1983. NINTH NEW COLLEGIATE DICTIONARY
- WHITE, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:109-45.
- WHITE, P.S. 1983. Corner's rules in eastern deciduous trees: allometry and its implications for the adaptive architecture of trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 110:203-212.
- WHITMORE, T.C. 1975. *Tropical Rain Forest of the Far East*. Oxford Clarendon Press. Londres. 282 p.
- WHITNEY, G.G. 1976. The bifurcation ratio as an indicator of adaptive strategy in woody plant species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 103:67-72.
- ZIMMERMAN, M.H. 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany* 56: 2286-95.

Apéndice 1. Valores de absorbancia  $A_{660}$  para las tres especies estudiadas.

Pseudonocardia oxymytilaria

<u>Ind.</u>	<u>A.</u>	<u>Ind.</u>	<u>A.</u>	<u>Ind.</u>	<u>A.</u>	<u>Ind.</u>	<u>A.</u>
1.	- 1.337	26.	- 1.364	52.	- 1.342	79.	- 1.3
2.	- 1.216	27.	- 1.219	53.	- 1.313	80.	- 1.2
3.	- 1.309	28.	- 1.201	55.	- 1.285	81.	- 1.3
4.	- 1.271	29.	- 1.302	56.	- 1.267	82.	- 1.2
5.	- 1.345	30.	- 1.375	57.	- 1.356	83.	- 1.3
6.	- 1.297	31.	- 1.340	58.	- 1.346	84.	- 1.1
7.	- 1.240	32.	- 1.347	59.	- 1.258	85.	- 1.2
8.	- 1.300	33.	- 1.343	60.	- 1.298	86.	- 1.2
9.	- 1.450	34.	- 1.310	61.	- 1.270	87.	- 1.1
10.	- 1.224	35.	- 1.269	62.	- 1.340	88.	- 1.2
11.	- 1.357	36.	- 1.330	63.	- 1.327	89.	- 0.9
12.	- 1.389	37.	- 1.389	65.	- 1.264	90.	- 1.1
13.	- 1.469	38.	- 1.295	66.	- 1.260	91.	- 1.3
14.	- 1.323	39.	- 1.289	67.	- 1.275	92.	- 1.3
15.	- 1.309	40.	- 1.262	68.	- 1.315	93.	- 1.3
16.	- 1.337	41.	- 1.230	69.	- 1.329	94.	- 1.2
17.	- 1.266	42.	- 1.237	70.	- 1.290	95.	- 1.3
18.	- 1.283	43.	- 1.309	71.	- 1.336	96.	- 1.3
19.	- 1.250	44.	- 1.278	72.	- 1.325	97.	- 1.3
20.	- 1.348	45.	- 1.340	73.	- 1.279	98.	- 1.3
21.	- 1.340	46.	- 1.333	74.	- 1.295		
22.	- 1.287	47.	- 1.270	75.	- 1.302		
23.	- 1.350	48.	- 1.307	77.	- 1.267		
24.	- 1.345	49.	- 1.315	78.	- 1.437		
25.	- 1.276	51.	- 1.327	79.	- 1.330		

Guamia-sp.

<u>Ind.</u>	<u>A.</u>	<u>Ind.</u>	<u>A.</u>	<u>Ind.</u>	<u>A..</u>
1.	- 1.299	26.	- 1.293	51.	- 1.263
2.	- 1.230	27.	- 1.265	52.	- 1.239
3.	- 1.390	28.	- 1.263	53.	- 1.218
4.	- 1.283	29.	- 1.299	54.	- 1.160
5.	- 1.295	30.	- 1.247	55.	- 1.237
6.	- 1.283	31.	- 1.282	56.	- 1.247
7.	- 1.320	32.	- 1.234	57.	- 1.260
8.	- 1.238	33.	- 1.282	58.	- 1.308
9.	- 1.330	34.	- 1.234	59.	- 1.309
10.	- 1.267	35.	- 1.294	60.	- 1.182
11.	- 1.260	36.	- 1.273	61.	- 1.251
12.	- 1.245	37.	- 1.260	62.	- 1.305
13.	- 1.173	38.	- 1.157	63.	- 1.280
14.	- 1.278	39.	- 1.258	64.	- 1.270
15.	- 1.227	40.	- 1.229	65.	- 1.180
16.	- 1.340	41.	- 1.255	66.	- 1.240
17.	- 1.238	42.	- 1.318	67.	- 1.208
18.	- 1.305	43.	- 1.247	68.	- 1.332
19.	- 1.279	44.	- 1.263	69.	- 1.265
20.	- 1.258	45.	- 1.270	70.	- 1.278
21.	- 1.268	46.	- 1.218	71.	- 1.248
22.	- 1.269	47.	- 1.273	72.	- 1.198
23.	- 0.840	48.	- 1.260	73.	- 1.310
24.	- 1.282	49.	- 1.253		
25.	- 1.253	50.	- 1.318		

Trophis mexicana

<u>Ind.</u>	<u>A.</u>	<u>Ind.</u>	<u>A.</u>	<u>Ind.</u>	<u>A.</u>	<u>Ind.</u>	<u>A.</u>
1.	- 1.270	26.	- 1.325	53.	- 1.300	83.	- 1.278
2.	- 1.454	27.	- 1.275	54.	- 1.356	84.	- 1.300
3.	- 1.294	28.	- 1.330	55.	- 1.305	86.	- 1.260
4.	- 1.307	29.	- 1.368	56.	- 1.305		
5.	- 1.342	30.	- 1.284	59.	- 1.314		
6.	- 1.303	31.	- 1.327	60.	- 1.328		
7.	- 1.313	32.	- 1.283	61.	- 1.279		
8.	- 1.323	33.	- 1.300	62.	- 1.200		
9.	- 1.326	34.	- 1.269	65.	- 1.310		
10.	- 1.284	36.	- 1.350	66.	- 1.120		
11.	- 1.340	37.	- 1.315	67.	- 1.182		
12.	- 1.316	38.	- 1.336	68.	- 0.377		
13.	- 1.305	39.	- 1.316	69.	- 0.993		
14.	- 1.310	40.	- 1.338	70.	- 1.293		
15.	- 1.265	41.	- 1.270	71.	- 1.285		
16.	- 1.274	43.	- 1.313	72.	- 1.290		
17.	- 1.290	44.	- 1.293	73.	- 1.260		
18.	- 1.282	45.	- 1.287	74.	- 1.266		
19.	- 1.305	46.	- 1.323	75.	- 1.326		
20.	- 1.318	47.	- 1.301	76.	- 1.237		
21.	- 1.335	48.	- 1.323	77.	- 1.252		
22.	- 1.324	49.	- 1.308	78.	- 1.225		
23.	- 1.292	50.	- 1.440	79.	- 1.315		
24.	- 1.289	51.	- 1.350	80.	- 1.285		
25.	- 1.300	52.	- 1.298	81.	- 1.270		

Apendice 2. Valores relativos de luz (LUZREL) para las tres especies, obtenidos a partir de los valores de absorbancia del apendice 1.

Pseudolmedia oxvohyllaria

<u>Ind.</u>	<u>LUZREL</u>	<u>Ind.</u>	<u>LUZREL</u>	<u>Ind.</u>	<u>LUZREL</u>	<u>Ind.</u>	<u>LUZREL</u>
1.	- 2.14	26.	- 1.60	52.	- 2.04	80.	- 3.54
2.	- 2.70	27.	- 4.50	53.	- 2.62	81.	- 1.88
3.	- 4.56	28.	- 4.86	55.	- 3.18	82.	- 3.40
4.	- 3.46	29.	- 2.84	56.	- 3.54	83.	- 2.53
5.	- 1.93	30.	- 1.38	57.	- 1.76	84.	- 5.58
6.	- 2.94	31.	- 2.08	58.	- 1.96	85.	- 5.22
7.	- 4.08	32.	- 1.94	59.	- 3.72	86.	- 4.26
8.	- 2.88	33.	- 2.02	60.	- 2.92	87.	- 5.96
9.	- 0.00	34.	- 2.68	61.	- 3.48	88.	- 4.70
10.	- 4.40	35.	- 3.50	62.	- 2.08	89.	- 9.88
11.	- 1.74	36.	- 2.28	63.	- 2.34	90.	- 3.03
12.	- 1.10	37.	- 2.83	65.	- 3.60	91.	- 2.82
13.	- 0.00	38.	- 2.98	66.	- 3.68	92.	- 2.68
14.	- 2.42	39.	- 3.10	67.	- 3.38	93.	- 2.30
15.	- 2.70	40.	- 3.64	68.	- 2.58	94.	- 3.22
16.	- 2.14	41.	- 4.28	69.	- 2.30	95.	- 2.16
17.	- 3.56	42.	- 2.94	70.	- 3.08	96.	- 1.48
18.	- 3.22	43.	- 2.70	71.	- 2.16	97.	- 1.98
19.	- 3.88	44.	- 3.14	72.	- 2.38	98.	- 3.28
20.	- 1.92	45.	- 2.08	73.	- 3.30		
21.	- 2.08	46.	- 2.22	74.	- 2.98		
22.	- 3.14	47.	- 3.48	75.	- 2.84		
23.	- 1.83	48.	- 2.74	77.	- 3.54		
24.	- 1.98	49.	- 2.58	78.	- 0.14		
25.	- 3.36	51.	- 2.34	79.	- 2.28		

Guayma SP

<u>Iná.</u>	<u>LUZREL</u>	<u>Iná.</u>	<u>LUZREL</u>	<u>Iná.</u>	<u>LUZREL</u>
1.	- 2.32	26.	- 2.42	51.	- 2.89
2.	- 2.62	27.	- 2.86	52.	- 3.28
3.	- 2.16	28.	- 2.89	53.	- 3.60
4.	- 2.58	29.	- 2.32	54.	- 3.31
5.	- 2.38	30.	- 3.15	55.	- 4.54
6.	- 2.58	31.	- 2.59	56.	- 3.15
7.	- 1.98	32.	- 2.56	57.	- 2.94
8.	- 3.29	33.	- 2.59	58.	- 2.18
9.	- 1.82	34.	- 2.56	59.	- 2.16
10.	- 2.83	35.	- 2.35	60.	- 4.19
11.	- 2.94	36.	- 2.74	61.	- 3.09
12.	- 3.18	37.	- 2.94	62.	- 2.22
13.	- 4.34	38.	- 4.59	63.	- 2.62
14.	- 2.66	39.	- 2.92	64.	- 2.78
15.	- 3.47	40.	- 3.44	65.	- 4.22
16.	- 1.66	41.	- 3.02	66.	- 3.26
17.	- 2.96	42.	- 2.02	67.	- 3.78
18.	- 2.22	43.	- 3.15	68.	- 1.79
19.	- 2.64	44.	- 2.89	69.	- 2.86
20.	- 2.97	45.	- 2.78	70.	- 2.60
21.	- 2.80	46.	- 3.62	71.	- 3.12
22.	- 2.82	47.	- 2.74	72.	- 3.94
23.	- 9.66	48.	- 2.94	73.	- 2.14
24.	- 2.89	49.	- 3.06		
25.	- 3.06	50.	- 2.02		

Trognis mexicana

<u>Ind.</u>	<u>LUZREL</u>	<u>Ind.</u>	<u>LUZREL</u>	<u>Ind.</u>	<u>LUZREL</u>	<u>Ind.</u>	<u>LUZREL</u>
1.	- 2.78	26.	- 1.90	53.	- 2.30	83.	- 2.66
2.	- 0.00	27.	- 2.70	54.	- 1.41	84.	- 2.30
3.	- 2.40	28.	- 1.32	55.	- 2.22	86.	- 2.94
4.	- 2.19	29.	- 1.22	56.	- 2.22		
5.	- 1.63	30.	- 2.56	59.	- 2.08		
6.	- 2.26	31.	- 1.87	60.	- 1.86		
7.	- 2.56	32.	- 2.57	61.	- 2.64		
8.	- 1.94	33.	- 2.30	62.	- 2.14		
9.	- 1.89	34.	- 2.80	65.	- 2.14		
10.	- 2.09	35.	- 1.50	66.	- 5.18		
11.	- 1.66	37.	- 2.06	67.	- 4.19		
12.	- 2.05	38.	- 1.73	68.	- 17.7		
13.	- 2.22	39.	- 2.05	69.	- 7.21		
14.	- 2.14	40.	- 1.69	70.	- 2.42		
15.	- 2.86	41.	- 2.78	71.	- 2.54		
16.	- 2.72	43.	- 2.09	72.	- 2.46		
17.	- 2.46	44.	- 2.13	73.	- 2.94		
18.	- 2.59	45.	- 2.51	74.	- 2.85		
19.	- 2.22	46.	- 1.93	75.	- 1.89		
20.	- 2.02	47.	- 2.29	76.	- 3.31		
21.	- 1.74	48.	- 1.94	77.	- 3.07		
22.	- 1.92	49.	- 2.42	78.	- 3.50		
23.	- 2.43	50.	- 0.07	79.	- 2.06		
24.	- 2.48	51.	- 1.50	80.	- 2.54		
25.	- 2.30	52.	- 2.34	81.	- 2.78		

MSJ  
532L  
1993



304



# UNAM

## FECHA DE DEVOLUCIÓN

El lector se obliga a devolver este libro antes  
del vencimiento de préstamo señalado por el  
último sello



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO