

00361 29
26

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ESTUDIO EXPERIMENTAL DEL ESTABLECIMIENTO DE LAS
ETAPAS TEMPRANAS DE SIETE ESPECIES DEL GENERO
PIPER L.

T E S I S

Que para Obtener el Grado Académico de:
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P r e s e n t a :

BIOL. MARIA ESTHER SANCHEZ CORONADO

México, D. F.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1993



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

Agradecimientos.....	1
Resumen.....	2
Introducción.....	4
Antecedentes.....	8
Materiales y métodos.....	12
Descripción de la zona de estudio.....	12
Las especies.....	12
Trabajo de campo.....	14
Diseño experimental.....	14
Análisis de los datos.....	15
Establecimiento de las plántulas.....	15
Comparación de las curvas de supervivencia.....	16
Análisis de crecimiento.....	18
Resultados.....	21
Ambiente lumínico.....	21
Peso de las semillas.....	21
Supervivencia.....	22
Modelo de supervivencia.....	22
Comparación de las curvas de supervivencia.....	23
Supervivencia final.....	25
Análisis de crecimiento.....	28
R.....	28
R final.....	29
E.....	32
E final.....	32
F.....	34
F final.....	34
Relación entre R final y sus componentes.....	36
Relación entre el peso de las semillas y el crecimiento de las plántulas.....	36
Relación entre la supervivencia y R.....	37
Discusión.....	40
Ambiente lumínico.....	40
Tamaño de las semillas.....	41
Supervivencia.....	45
Entre especies y entre sitios.....	45
Supervivencia y tamaño de las semillas.....	47
Análisis de crecimiento.....	49
Tamaño inicial y final de las plántulas y el tamaño de las semillas.....	55
Bibliografía.....	64

RESUMEN

En un estudio experimental de campo, se investigó el efecto del ambiente lumínico y del tamaño de las semillas en el establecimiento de las de las plántulas de siete especies del género *Piper* que ocupan distintos hábitats en un bosque tropical húmedo de México. Se evaluaron la sobrevivencia y el crecimiento en tres condiciones ambientales diferentes: dentro de la selva, en un claro de aproximadamente 40m² y en un sitio abierto.

Con respecto a la sobrevivencia, un modelo log-lineal indicó que el tiempo explica el 49% de la variación en la sobrevivencia, la especie el 13%, el tamaño de la semilla el 5% y el ambiente el 4%. La tendencia en la tasa de mortalidad varió con el sitio y con la especie. En el sitio cerrado todas las especies mostraron curvas tipo III (Pearl, 1928), aunque la sobrevivencia final fué mayor para la especie que se distribuye ampliamente en el bosque tropical (generalista). En el claro y en el sitio abierto se presentaron curvas del tipo I, II y III (Pearl *op. cit.*).

Las correlaciones de Spearman entre el tamaño de las semillas y la sobrevivencia final no resultaron significativas para ninguna de las condiciones experimentales. Sin embargo, en las condiciones experimentales de este trabajo se eliminaron los efectos de la competencia, de la herbivoría y de la caída de hojas y ramas sobre las plántulas, factores que en condiciones naturales podrían tener un impacto sobre la sobrevivencia, cuya magnitud dependería del tamaño de las plántulas y por lo tanto del tamaño de las semillas.

En cuanto al análisis de crecimiento, la tasa relativa de crecimiento (R) fue menor para todas las especies bajo el dosel vegetal que en el claro o en el sitio abierto, lo que se puede atribuir a la menor disponibilidad de luz en el primer ambiente. En las tres condiciones

experimentales, se presentaron modificaciones a nivel morfológico (proporción de área foliar) (F) o fisiológico (tasa neta de asimilación) (E) en distinta magnitud en las diferentes especies. El componente de R que tuvo mayor efecto sobre la aclimatación de las especies fue (E). La especie que parece aclimatarse menos a las disminuciones en la intensidad del flujo fotónico es la heliófita *P. umbellatum*.

Estos resultados indican diferentes tolerancias de las plántulas a los distintos niveles de disponibilidad de luz.

El tamaño de la semilla mostró un efecto significativo sobre el tamaño final de las plántulas colocadas dentro de la selva, es decir, las que disponían de bajos recursos lumínicos. En el tamaño final de las plántulas colocadas en el claro y en el sitio abierto, no hubo efecto significativo del tamaño de las semillas.

Por otro lado, la variabilidad en el tamaño de las semillas de las especies estudiadas podría estar determinada más por su pertenencia a un grupo taxonómico que por factores ecológicos.

INTRODUCCION

Un enfoque interesante de la ecología vegetal, es aquel que trata de identificar que factores del ambiente determinan la distribución de las especies en el medio natural, así como las características morfológicas y fisiológicas que las especies han desarrollado para enfrentarse a su ambiente (Bazzaz, 1984). En este sentido, Tilman (1988) propone que las diferencias interespecificas en la tolerancia a bajos niveles de recursos esenciales y a la heterogénea disponibilidad de recursos en el tiempo y en el espacio, juegan un papel importante determinando la composición de especies de una comunidad. Roughgarden y Diamond (1986) sostienen que los factores abióticos condicionan de manera importante al conjunto de especies que potencialmente podrían ocupar un hábitat dado. Sin embargo, es importante considerar el papel que juega la interacción entre los factores bióticos y abióticos prevalecientes en un hábitat en el establecimiento de una especie en condiciones naturales.

Por otro lado, Dunson y Travis (1991) sostienen a su vez que los factores abióticos, así como la interacción entre las respuestas fisiológicas de los organismos a estos factores y sus habilidades competitivas, determinan el que especies estrechamente relacionadas sean segregadas a hábitats diferentes. Alternativamente, Kelly y Purvis (1993) argumentan que la causa de un patrón particular de distribución podría estar determinado más por causas evolutivas que ecológicas.

Como individuos, las plantas responden a la suma total de las características de su ambiente circunvecino tanto biótico como abiótico, de manera que las características de las poblaciones están basadas en las respuestas individuales que tienen bases fisiológicas (Bazzaz,

1989).

En virtud de la interacción ambiente-respuesta fisiológica que se da en el medio natural, cabe mencionar que la ecología fisiológica es el enfoque de la ecología vegetal que, de acuerdo con la definición de Vázquez-Yanes (1992), "...extiende los límites de la ecología más allá de la descripción verbal y numérica de la distribución de las plantas en la naturaleza y del complejo de factores ambientales que pueden afectarlas, ampliándose hacia el análisis de sus funciones fisiológicas para buscar aquellas que sean factores causales de su distribución. La integración de la ecología fisiológica con la ecología de poblaciones aporta elementos más firmes para comprender las causas últimas de la distribución y abundancia de las plantas en la naturaleza"

En el bosque tropical húmedo, la fase de establecimiento de las diferentes especies vegetales ocurre bajo un ambiente muy dinámico en el tiempo y en el espacio, debido en gran parte al mosaico determinado por el dosel vegetal (Martínez, 1985). Los árboles o sus ramas caen con cierta frecuencia sujetando a la vegetación a un proceso de perturbación natural. Esta dinámica genera una gama de ambientes, en los que varían entre otros factores, de manera muy importante, las condiciones lumínicas, que pueden constituir un factor importante en la sobrevivencia y el establecimiento de las plantas en estos bosques.

Por otro lado, Harper (1977) propone que el éxito de un individuo en una población vegetal está determinado muy tempranamente por los recursos iniciales de la semilla de la que proviene, por su tasa relativa de crecimiento y el ambiente en el que se encuentra. Para distintos grupos taxonómicos, Jurado *et al.* (1991), mencionan que la cantidad de reservas almacenadas en las semillas está relacionada con el peso de éstas e influye directamente sobre el establecimiento de las plántulas. Capinera (1979) también relaciona el tamaño de las semillas con

el tamaño, rendimiento y habilidad competitiva de las plántulas resultantes. Maun y Cavers (1971) proponen que las plántulas de semillas pequeñas pueden estar en desventaja competitiva en ambientes con recursos limitados.

En el contexto ambiental del bosque tropical húmedo, los estudios de Foster (1986), muestran que las plántulas de especies que poseen de semillas grandes pueden establecerse en condiciones sombreadas por el follaje, mientras que las especies con semillas pequeñas requieren de la presencia de claros. Sin embargo. En el bosque tropical de Los Tuxtlas, Ver. Careaga (1989) encontró que la variación natural en el peso inicial de las semillas de varias especies, afecta el desempeño de las plántulas y que los efectos pueden ser más marcados bajo un régimen de estrés constante como podría ser el ataque por herbívoros.

Kelly y Purvis (1993) sugieren que las correlaciones entre el tamaño de las semillas y el hábitat deben ser buscadas dentro de grupos taxonómicos, ya que la potencia de estas correlaciones disminuye al incrementar el nivel taxonómico, de ahí la importancia de realizar estudios que exploren estos aspectos en especies filogenéticamente relacionadas. Un modelo interesante lo constituye el género *Piper*, en virtud de que sus especies se distribuyen diferencialmente en una amplia gama de hábitats (Gómez-Pompa, 1971; Field y Vázquez-Yanes, 1993) y de la gran variación interespecifica en el tamaño de sus semillas.

Se puede argumentar que el conocimiento de los estados más tempranos del crecimiento y desarrollo de las plántulas es importante para entender la dinámica de las poblaciones y la estructura de una comunidad dada.

Con base en los antecedentes anteriores, si bien es generalmente aceptado que una mayor reserva de nutrimentos en las semillas grandes confiere una ventaja adaptativa sobre el

establecimiento de las plántulas con respecto a las especies con semillas pequeñas, también es necesario evaluar el efecto del ambiente del sitio en el que una semilla puede germinar en un momento dado sobre la variación en la respuesta plástica de las plántulas resultantes. La manipulación experimental podría permitir un acercamiento a la elucidación de la importancia relativa de cada uno de estos factores y como éstos interactúan.

ANTECEDENTES

Muchos factores determinan la distribución espacial y temporal de las especies en condiciones naturales. La diferenciación de hábitat de las diferentes especies del género *Piper*, podría tener sus bases fisiológicas a nivel de semilla y/o de las etapas tempranas de sus ciclos de vida, o sea en sus requerimientos para la germinación o establecimiento de plántulas (Fleming, 1985).

A nivel de semilla, se ha observado una variación muy grande del tamaño de éstas entre las especies de éste género (véase Vázquez-Yanes, 1976). El tamaño de las semillas ha sido asociado a numerosas características de las historias de vida de las especies, tales como la distancia de su dispersión, la probabilidad de depredación, la tasa de germinación, la velocidad de emergencia de las plántulas, la sobrevivencia, la tasa de crecimiento y el establecimiento de las plántulas etc. Varios estudios han verificado correlaciones entre el tamaño de las semillas y el desarrollo de las plántulas de varias especies (Baker, 1972; Salisbury, 1974; Levin, 1974; Stebbins, 1976; Rockwood, 1984; Winn, 1985; Foster y Janson, 1985; Foster, 1986; Hodgson and Mackey, 1986; Thompson, 1987; Michaels *et al*, 1988; Mazer, 1989; Gross y Smith, 1991; Westoby *et al*, 1992). Estos trabajos parecen indicar que la selección natural puede operar moldeando el tamaño de las semillas en poblaciones naturales. Gross y Smith (1991) apuntan en el sentido de que los recursos que aportan las semillas a las plántulas determinan entre otros aspectos, su éxito para establecerse o no en un sitio dado. En particular, se esperaría que fueran favorecidas las semillas de tamaños grandes (Mazer, 1990) bajo condiciones en las cuales los recursos disponibles para las plántulas están fuertemente limitados como en los ambientes

sombreados por un dosel vegetal o en hábitats áridos. Salisbury (1942) y Baker (1972), demostraron que la sombra y la sequía son los factores abióticos más importantes para determinar el tamaño de las semillas en las floras nativas de Bretaña y California respectivamente.

Por otro lado, la competencia por luz puede ser un factor limitante muy importante para el establecimiento de una especie. Se ha propuesto frecuentemente que las especies del bosque tropical están diferenciadas ecológicamente en su crecimiento por las condiciones ambientales asociadas con aberturas de diferentes tamaños en el dosel vegetal (Denslow, 1980; Givnish, 1982; Pickett, 1983; Popma y Bongers, 1991). La caída de árboles o ramas determina que el ambiente del bosque tropical sea altamente heterogéneo tanto espacial como temporalmente, por lo que las especies requieren de la potencialidad para aclimatarse a un ambiente tan cambiante (Popma y Bongers, 1991).

El género *Piper* incluye alrededor de 2000 especies con una amplia distribución (Yunker, 1958). Se encuentran representantes de este género en los distintos estados sucesionales del bosque tropical. Semple (1974) atribuye esta distribución a que los miembros de la familia Piperaceae desarrollado estrategias reproductivas tales como un gran número de polinizadores, la formación de frutos pequeños y de fácil dispersión, así como la reducción de sus partes florales que conducen a su sobrevivencia en ambientes cambiantes. Esta última característica, aunada a la semejanza morfológica de las especies de este género, ha dado lugar a un gran problema taxonómico (Gómez-Pompa, 1966). Entre sus especies existen numerosas sinonimias que complican las relaciones sistemáticas dentro de éste género. Lo anteriormente mencionado ha generado, por otro lado, el interés por conocer su plasticidad fenotípica y su tolerancia a los distintos ambientes en que se encuentra, existiendo trabajos con plantas de éste género en

distintas etapas de su desarrollo, entre los que se pueden mencionar estudios de germinación (Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1989), trabajos sobre plasticidad y crecimiento (Tinoco-Ojanguren y Vázquez-Yanes, 1985; Sánchez-Coronado *et al.*, 1990), estudios sobre herbivoría (Marquis, 1984), estudios sobre coexistencia (Fleming, 1985), estudios sobre arquitectura (Chazdon, R. L., Williams, K. y Field, C. B. 1988), estudios sobre caracterización fotosintética (Mooney *et al.*, 1984, Chazdon y Field, 1987, Walters y Field, 1987, Chazdon, R. L. 1992, Fredeen, A. L. y Field, C. B. 1992, Tinoco-Ojanguren, 1992, Tinoco-Ojanguren y Pearcy, 1993).

La importancia de analizar las respuestas fisiológicas vegetales y su correlación con las características ambientales al interior de los grupos filogenéticamente relacionados ha sido resaltada por Kelly y Purvis (1993), pues su estudio permitiría dilucidar si las causas que determinan un patrón dado tienen que ver más con su pertenencia a un taxón particular, i. e. causas evolutivas, o si están más relacionados con factores ecológicos.

El objetivo del presente trabajo es evaluar experimentalmente la capacidad potencial del establecimiento de las plántulas de 7 especies del género *Piper* que presentan una gama interespecífica del tamaño de sus semillas y una distribución diferencial en el bosque tropical, para lo cual se prueba el efecto del tamaño relativo de sus semillas sobre su sobrevivencia y crecimiento en distintas condiciones lumínicas en el ambiente natural.

La hipótesis a probar es que el tamaño de la semilla está relacionado con la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas bajo diferentes condiciones de ambiente lumínico. En condiciones de baja disponibilidad del recurso energético, las plántulas resultantes de las especies que tienen semillas relativamente más grandes, tendrán un mejor desempeño que las de las de

las especies con semillas pequeñas, si se asume que las semillas grandes son más ricas en reservas que las pequeñas.

MATERIALES Y METODOS

Descripción de la zona de estudio.

El trabajo experimental se realizó en la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas", de la UNAM, ubicada en el SE del estado de Veracruz, México, entre los $95^{\circ}04'$ y $95^{\circ}09'$ de longitud Oeste y entre los $18^{\circ}34'$ y $18^{\circ}36'$ de latitud Norte. La vegetación natural corresponde a la de selva alta perennifolia (Miranda y Hernández, 1963). Su clima es cálido-húmedo, con una temperatura mensual promedio de 27°C (Lot-Helgueras, 1976) y una precipitación anual promedio de 4639 mm (Popma y Bongers, 1991). El sustrato geológico está constituido por rocas basálticas y andesíticas mezcladas con cenizas volcánicas. Se encuentran afloramientos de rocas sedimentarias como calizas, arcillas y areniscas (Estrada *et al.*, 1985). Dirzo (1991) hace una descripción detallada de la región.

Las especies.

Aproximadamente 10 de las especies del género *Piper* se encuentran en "Los Tuxtlas" (Gómez-Pompa, 1971; Bongers *et al.*, 1988). Las especies incluidas en este estudio presentan una gama de tamaños de semillas así como una diferenciación de hábitat.

Con base en las características mostradas en el cuadro 1, se eligieron dos especies de selva madura: *P. acquale* Vahl y *P. amalago* L.; dos heliófitas: *P. auritum* H. B. K. y *P. umbellatum* (L.) Miq.; dos especies de amplia distribución dentro de los diferentes ambientes del

bosque tropical: *P. hispidum* Sw. (sombra) y *P. hispidum* Sw. (sol); y *P. nitidum* Vahl, que se establece en suelos inundados. Las poblaciones contrastantes de *P. hispidum* que se establecen en lugares cerrados y abiertos fueron consideradas como especies diferentes, con el fin de tratar de establecer diferencias ecofisiológicas entre ellas. Las preferencias del hábitat y el peso de las semillas de estas especies se resumen en el cuadro 1.

Cuadro 1.- Algunas características del hábitat y del tamaño de las semillas de las especies de *Piper* incluidas en este estudio (tomado de Vázquez-Yanes, 1976).

Especies	Hábitat	Número de semillas por gramo
<i>P. acquale</i>	bosque maduro	7692
<i>P. amalago</i>	bosque maduro	588
<i>P. auritum</i>	sitios abiertos	7142
<i>P. umbellatum</i>	sitios abiertos	20000
<i>P. hispidum</i>	amplia distribución	4343
<i>P. nitidum</i>	suelos inundados	332

Trabajo de campo.

Diseño experimental.

Con el fin de evaluar las respuestas de sobrevivencia y de crecimiento de las siete especies de *Piper* a diferentes ambientes lumínicos en condiciones naturales se eligieron tres sitios experimentales en la estación; un sitio de vegetación primaria, un claro pequeño de aproximadamente 40 m² y un sitio abierto, cuyos ambientes lumínicos se describen en los

resultados.

El experimento se realizó durante el período de octubre de 1988 a octubre de 1989.

De todas las especies se colectaron semillas de por lo menos cinco individuos, localizados en el hábitat natural de cada una de las especies, los cuales se refirieron en el cuadro 1, y se sembraron en recipientes de plástico que fueron llenados con suelo de Los Tuxtlas previamente esterilizado para evitar la emergencia de otras especies. Los recipientes fueron perforados para permitir la infección de las raíces por las micorrizas.

En virtud de que las semillas de varias especies de *Piper* son fotoblásticas (Vázquez-Yanes, 1976; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984; Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1989), su germinación fué inducida con luz directa del sol y posteriormente, los recipientes con semillas así pretratadas fueron colocados en cada uno de los sitios experimentales, donde emergieron las plántulas que se utilizaron en este estudio.

En cada sitio experimental, se colocaron dos grupos de bloques al azar con 50 plántulas de cada especie, (obtenidas como se explicó en el párrafo anterior) aleatoriamente distribuidas dentro de cada bloque, los cuales fueron protegidos dentro de invernaderos construidos con tela de mosquitero para evitar el efecto de los depredadores, así como del daño que puede causar a las plántulas la caída de ramas, hojas y otros detritos.

Uno de los grupos de bloques al azar sirvió para evaluar sobrevivencia y el otro para el análisis de crecimiento. Las plántulas fueron regadas durante los períodos secos del año con el fin de evitar su marchitamiento.

Se tomaron cuatro o cinco cosechas mensuales (dependiendo de la sobrevivencia de las especies), de al menos 10 plántulas elegidas al azar de cada especie en cada sitio, con el fin de

registrar cambios en el peso seco y el área foliar. Los pesos secos totales de cada plántula, fueron determinados inmediatamente después de secar el material durante 24 h y el área foliar total de cada plántula fué medida con un medidor de área foliar (Lambda LI-300). Ambos elementos fueron utilizados para realizar el análisis de crecimiento que se describirá posteriormente.

La sobrevivencia también fue registrada mensualmente, mediante el conteo de las plántulas que permanecían vivas cada mes.

Semillas de las siete especies de *Piper* de la misma colecta usada para la obtención de las plántulas, fueron llevadas al laboratorio y pesadas. Los pesos promedio se tomaron para una base de 50 semillas por especie, con una balanza analítica (Fisher Scientific A-200 DS).

El ambiente lumínico de los tres sitios experimentales fue caracterizado mediante mediciones realizadas cada dos meses a lo largo de un día, cada dos horas (de 08:00 a 18:00 h). Los registros fueron realizados con un espectrorradiómetro de campo (LICOR LI-1800, Lincoln, Nebraska, USA). La Densidad del Flujo Fotónico Fotosintético (DFFF) (de 400 a 700 nm) es reportada en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La calidad de la luz está basada en la relación R/RL (el cociente entre 660 y 730 ± 5 nm) (Smith, 1982) y en su composición espectral.

Análisis de los datos.

Establecimiento de las plántulas.

El éxito en las etapas iniciales del establecimiento fue evaluado como el número de plántulas sembradas presentes en cada uno de los sitios experimentales. Las diferencias entre

sitios y entre especies fueron evaluadas mediante un modelo log-lineal (tabla de contingencia) (McCullag y Nelder, 1983), el cual permite obtener estimaciones de los parámetros del modelo al cuantificar los efectos de varias variables categóricas y sus interacciones (Everit, 1977). En el modelo, el tiempo fue considerado como una variable continua, y las especies, sitios y pesos de las semillas como factores estadísticos (variables categóricas). El modelo fue ajustado con el paquete estadístico GLIM (Healy, 1988) y la bondad del ajuste fue evaluada con una prueba de χ^2 usando el estadístico G .

Comparación de las curvas de sobrevivencia.

Para comparar las curvas de sobrevivencia entre especies y tratamientos a lo largo del tiempo se ajustaron modelos log-lineales. Este tipo de modelos permite probar hipótesis sobre la forma de las curvas, ajustando la respuesta de sobrevivencia alguno de los tres tipos de curvas descritos por Pearl (1928) y por Begon *et al.* (1986) (fig. 1).

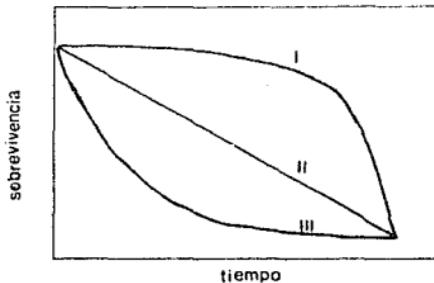


Fig. 1.- Curvas de sobrevivencia vs el tiempo propuestas por Pearl (1928) y Begon *et al.* (1986).

Considerando una especie con mortalidad constante (d), el modelo sería el siguiente:

$$N_t = \exp(a - dt) \quad (1)$$

que corresponde a una curva de sobrevivencia tipo II, donde $a = \ln$ del número inicial de individuos, N_t = número de individuos al tiempo t .

Para tasas de mortalidad variables en el tiempo, la ecuación (1) puede ser escrita como:

$$N_t = \exp(a - dt + ct^2) \quad (2)$$

donde d es la tasa de mortalidad inicial y el parámetro cuadrático c es una medida de la intensidad con la cual la tasa de mortalidad varía en el tiempo, y además determina la forma de la curva (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1992).

Si $c < 0$, la mortalidad inicial tiende a incrementarse con el tiempo, y el modelo log-lineal describe una curva de sobrevivencia tipo I. Si $c > 0$, la mortalidad inicial tiende a decrecer en el tiempo y el modelo describe una curva de sobrevivencia tipo III. La derivación de las ecuaciones de las tasas de mortalidad y la aplicación del modelo log-lineal para datos de sobrevivencia han sido utilizados por Valiente-Banuet y Ezcurra (1992).

Las diferencias en los datos de sobrevivencia final fueron analizados con un análisis de varianza (Sokal y Rohlf, 1969).

La relación entre el peso de las semillas y la sobrevivencia final en los tres sitios experimentales fue probada con correlaciones no paramétricas de Spearman (Sokal y Rohlf, 1969), en virtud de que la variable dependiente (número de semillas) no es continua.

Análisis de Crecimiento.

La aclimatación a la disponibilidad de luz en un momento dado, estaría dirigida a maximizar la ganancia total de carbono en el ambiente prevalescente (Popma y Bongers, 1991). Lo anterior podría conseguirse mediante cambios que impliquen ajustes fisiológicos así como morfológicos específicos en las hojas de las plantas, y/o a través de modificaciones en la arquitectura total de la planta que conlleve un ajuste en la proporción de tejidos fotosintetizadores y no fotosintetizadores, lo cual involucra cambios en los patrones de asignación de biomasa.

Para poder evaluar estos cambios en el tiempo, se realizó un análisis de crecimiento funcional (Hunt, 1978), con los siguientes parámetros derivados:

a) Tasa relativa de crecimiento para peso seco (R), que implica la ganancia de peso seco por unidad de biomasa en la unidad de tiempo ($\text{g g}^{-1} \text{mes}^{-1}$), y cuyo valor instantáneo se calcula mediante la ecuación 3:

$$R = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} \quad (\text{ecuación 3})$$

donde W representa al peso seco y t al tiempo.

b) Proporción de área foliar (F), que se define como la relación área foliar/peso seco total de la planta ($\text{cm}^2 \text{mg}^{-1}$):

$$F = \frac{L_A}{W} \quad (\text{ecuación 4})$$

donde L_A representa al área foliar total de la planta; en un sentido más amplio, F representa la relación entre la cantidad de biomasa vegetal que fotosintetiza y la que respira (Hunt, 1978).

c) Tasa neta de asimilación (E), definida como la ganancia neta de carbono por unidad de área foliar en la unidad de tiempo ($\text{mg cm}^{-2} \text{mes}^{-1}$) y se considera como una estimación de la capacidad de asimilación de carbono por parte de las hojas. Se valor instantáneo se calcula mediante la ecuación 5:

$$E = \frac{1}{L_A} \cdot \frac{dW}{dt} \quad (\text{ecuación 5})$$

Estos parámetros fueron obtenidos a partir de los datos de peso seco y área foliar, y analizados en el tiempo mediante el procedimiento de ajuste de curvas descrito por Hunt y Parsons (1974, 1977) y Hunt (1982), basado en el principio de regresión múltiple a pasos. Se ajustan polinomios de primer a tercer orden para ajustar el mejor modelo de regresión al logaritmo natural de los datos observados, mediante el método de mínimos cuadrados.

Hunt (1978) menciona que la tasa de crecimiento de una planta, depende simultáneamente de la eficiencia de sus hojas como productores de material nuevo y de la eficiencia en el uso de este material, de manera que E y F son componentes de R, entre los que existe una relación inversa (Evans, 1972 y Hunt, 1978), como se deduce de la ecuación 6:

$$R = EF \quad (\text{ecuación 6})$$

es decir:

$$\frac{1}{W} \cdot \frac{dW}{dt} = \frac{1}{L_A} \cdot \frac{dW}{dt} \times \frac{L_A}{W} \quad (\text{ecuación 7})$$

lo cual puede interpretarse en términos fisiológicos, ya que la reducción en F, implica un incremento en el grosor foliar o un aumento en el peso seco total de la planta, lo refleja un

incremento en la capacidad para la asimilación de CO_2 , es decir, en la ganancia de peso seco por unidad de área foliar (Hughes, 1966; Evans, 1972 y Hunt, 1978). la reducción en E puede disminuir el almacenamiento de materia seca en asimilación y así conllevar a altas medidas de área foliar con respecto al peso seco (F).

Las relaciones entre R y los otros dos parámetros del análisis de crecimiento (E y F), fueron probadas mediante análisis de regresión lineales como fue realizado por Poorter y Remkes (1990).

Para analizar el efecto del tamaño de las semillas sobre el crecimiento de las especies, se realizaron regresiones lineales con el peso inicial y final de las plántulas, en forma similar al trabajo realizado por Gross (1984).

RESULTADOS.

Ambiente lumínico.

La figura 2a muestra los valores de DFFF para las tres condiciones experimentales. Su reducción dentro del bosque fué de alrededor de dos a tres órdenes de magnitud con respecto al sitio abierto. Los valores promedio para el sitio abierto a lo largo del día (1), variaron de 20 a 1450 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, para el claro (2), de 7 a 50 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ y dentro de la selva (3), de 1 a 8 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$.

La relación R/RL, también fue menor bajo el dosel con respecto al claro o a la condición expuesta (fig. 2b). Los valores promedio para el sitio abierto (1) variaron de 1.1 a 1.2, para el claro (2) de 0.33 a 0.4 y dentro de la selva (3) de 0.35 a 0.57.

La figura 3c muestra la variación en la composición espectral de 300 a 850 nm dentro del bosque y el claro (fig. 3b) con respecto al sitio abierto (fig. 3a).

Peso de las semillas.

Se encontró una variación interespecifica en el tamaño de las semillas de al menos tres órdenes de magnitud. Los pesos promedio de las semillas se muestran en el cuadro 2. Se observó que entre las semillas más pequeñas están las de la especie heliófita *P. umbellatum*, pero también las de la umbrófila *P. aequale*. Por otro lado, entre las que presentan un peso promedio mayor están las de las umbrófilas *P. nitidum* y *P. amalago*. Entre las poblaciones de sol y de sombra

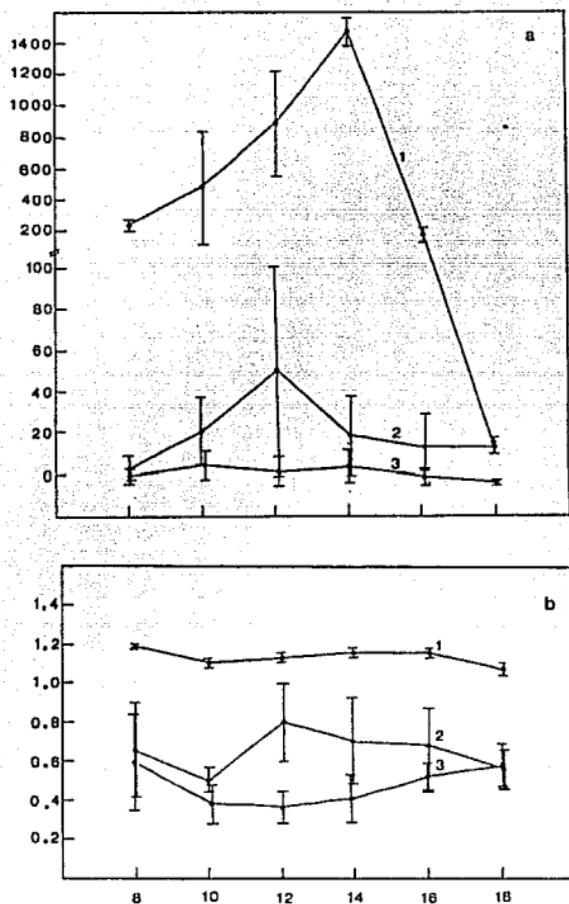


Fig. 2.- Ambiente lumínico de los tres sitios experimentales en Los Tuxtlas, Ver. de octubre de 1988 a octubre de 1989. a) DFFF promedio, b) relación R/RL promedio (\pm desviación estándar) $n=6$. (1) sitio abierto, (2) claro, (3) selva.

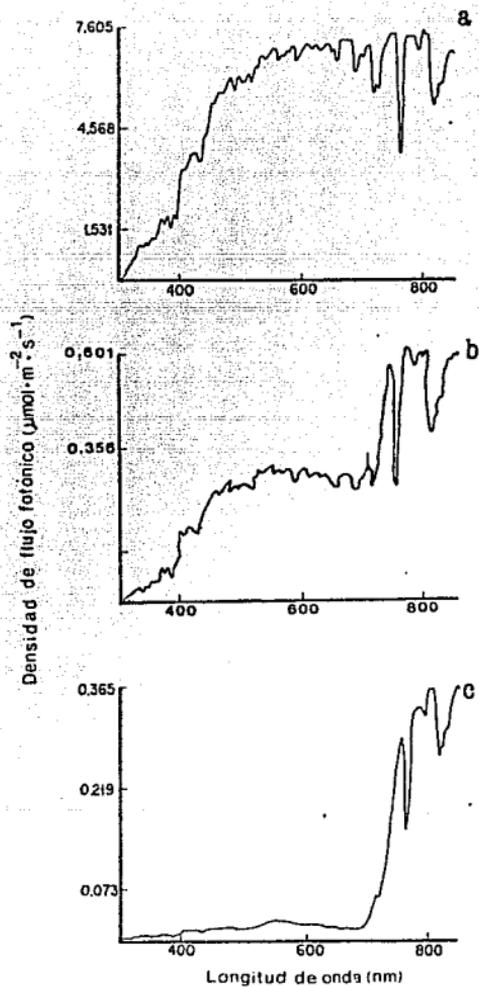


Fig. 3.- Distribución espectral de la luz que llegó al piso del los tres sitios experimentales (de 300 a 850 nm). a) sitio abierto, b) claro, c) selva.

de *P. hispidum*, no hubo diferencia significativa entre los pesos promedio de sus semillas.

Cuadro 2.- Pesos promedio de las semillas de las siete especies de *Piper* incluidas en este estudio

(\pm desviación estándar) n=50.

Especies	peso de las semillas (mg)
P. <u>aequale</u>	0.14 (0.07)
P. <u>amalago</u>	1.98 (0.61)
P. <u>auritum</u>	0.20 (0.10)
P. <u>hispidum</u> (sol)	1.40 (0.30)
P. <u>hispidum</u> (sombra)	1.44 (0.30)
P. <u>nitidum</u>	2.66 (0.74)
P. <u>umbellatum</u>	0.04 (0.01)

Sobrevivencia

Modelo de sobrevivencia.

El modelo log-lineal para los datos de sobrevivencia de las siete especies en las distintas condiciones experimentales a lo largo del tiempo que duró el experimento explicó el 76.28% de la mortalidad (Cuadro 3). El tiempo explicó el 49% dado que los cambios en sobrevivencia son, por definición, una función decreciente del tiempo (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1992). De los otros factores estadísticos incluidos en el modelo, el que produce el efecto más importante es la especie (13%). El sitio y la interacción tiempo*especie, explican cada uno alrededor del 4% de la mortalidad. Debido a que la variable especie y peso de las semillas son variables "alias", es decir, representan lo mismo, en este modelo solo la variable especie fue incluida. En un ajuste log-lineal realizado incluyendo el peso de las semillas (sin especie), esta variable explicó el 5%

de la mortalidad ($X^2=68.17$, g.l.=2 **).

Cuadro 3.- Modelo log-lineal de la sobrevivencia de las plántulas de 7 especies de *Piper* en las 3 condiciones experimentales ($P<0.005$) (* significativo).

Fuente de variación	X^2	g.l.		r^2
Tiempo	631.1	1	*	0.4930
Tiempo ²	0.62	1		0.0005
Especies	179.99	6	*	0.1382
Sitio	51.78	2	*	0.04
Tiempo*especie	50.81	6	*	0.0396
Otros factores	69.98	6	*	0.0515
Modelo	981.28	22	*	0.7628
Residual	302.62	103		
Total	1283.90			

Comparación de las curvas de sobrevivencia.

La figura 4 muestra las curvas de sobrevivencia a lo largo del tiempo para las siete especies en las tres condiciones de campo. Las tasas de mortalidad iniciales (coeficientes lineales) y coeficientes cuadráticos de las curvas de sobrevivencia son presentados en el cuadro 4.

Bajo el dosel vegetal, todas las especies tuvieron coeficientes cuadráticos positivos, esto significa que todas las curvas de sobrevivencia en este sitio son del tipo III, el cual implica una alta tasa inicial de mortalidad que tiende a decrecer con el tiempo (Fig. 4a); sin embargo, las tasas de mortalidad de *P. hispidum* (sol) y de *P. nitidum* fueron significativamente más bajas que en las otras especies. En el claro, *P. auritum*, *P. hispidum* (sol) y *P. umbellatum* tuvieron

coeficientes cuadráticos negativos, con curvas de sobrevivencia del tipo I, es decir, con una baja mortalidad inicial que tiende a incrementarse en el tiempo.

Cuadro 4.- Tasas de mortalidad iniciales (parámetros lineales) y parámetros cuadráticos de las curvas de sobrevivencia para las diferentes especies en los tres tratamientos.

Especies	sitio	lineal	cuadrático	tipo de curva
<i>P. aequale</i>	selva	-0.4990	0.3678	III
	claro	-0.2047	-	II
	abierto	-0.2464	-	II
<i>P. amalago</i>	selva	-0.8123	0.0922	III
	claro	-0.8474	0.1200	III
	abierto	-0.9538	0.1308	III
<i>P. auritum</i>	selva	-0.8054	0.0859	III
	claro	0.4235	-0.1621	I
	abierto	-0.3602	-	II
<i>P. hispidum</i> (sol)	selva	-0.3051	0.0298	III
	claro	0.2231	-0.0860	I
	abierto	0.2269	-0.0821	I
<i>P. hispidum</i> (sombra)	selva	-0.7027	0.0449	III
	claro	-0.3741	0.0403	III
	abierto	-0.6568	0.0455	III
<i>P. nitidum</i>	selva	-0.3209	0.0455	III
	claro	-0.3010	-	II
	abierto	-0.5388	0.0324	III
<i>P. umbellatum</i>	selva	-0.8660	0.0913	III
	claro	0.3597	-0.1232	I
	abierto	0.2971	-0.1200	I

P. aequale y *P. nitidum* presentaron curvas de sobrevivencia lineales (tipo II) con una tasa de mortalidad constante, que es mayor en *P. nitidum*. Las especies umbrófilas, *P. amalago* y *P. hispidum* (sombra) tuvieron curvas de sobrevivencia tipo III (Fig. 4b), pero en *P. amalago* la tasa de mortalidad fue mayor. En el sitio abierto, *P. hispidum* (sol) y *P. umbellatum* mostraron

curvas de sobrevivencia tipo I, *P. aequale* y *P. auritum* tuvieron curvas de sobrevivencia del tipo II, con una tasa de mortalidad mayor en *P. auritum*; y *P. amalago*, *P. hispidum* (sombra) y *P. nitidum* tuvieron curvas de sobrevivencia tipo III (Fig. 4c).

Sobrevivencia final.

Un análisis de varianza de dos vías indicó que la sobrevivencia final fue significativamente diferente entre especies ($F=9.11$, g.l.=6,83, $P=0.001$) y entre sitios ($F=4.62$, g.l.=2,83, $P=0.01$) y hubo una interacción significativa entre ambos factores ($F=4.564$, g.l.=12,83, $P=0.0001$). La figura 5 muestra que la sobrevivencia final de *P. nitidum* en la selva fue significativamente mayor que en las otras dos condiciones experimentales; mientras que para *P. hispidum* (sol) esta respuesta fué significativamente mayor en el claro. La sobrevivencia final de las otras especies no fue diferente entre las tres condiciones experimentales. Entre sitios, se presentaron algunas diferencias significativas en la sobrevivencia ($F= 16.8$, g.l.=6,27, $P=0.0001$). En la selva, *P. hispidum* (sol) y *P. nitidum* presentaron las más altas sobrevivencias finales, sin diferencia significativa entre estas. Es importante hacer notar que sobrevivencia final del ecotipo de sol de *P. hispidum* fue significativamente mayor que la del ecotipo de sombra en este ambiente lumínico.

En el claro, la sobrevivencia final de *P. auritum* fue menor que la de *P. aequale*, *P. umbellatum* y de los dos ecotipos de *P. hispidum* ($F=3.4$, g.l.=6,27, $P=0.02$). En el sitio abierto, solo la sobrevivencia final de *P. hispidum* (sol) fue mayor que la de *P. nitidum* y la de *P. hispidum* (sombra) ($F=2.8$, g.l.=6,27, $P=0.04$) (Fig. 5).

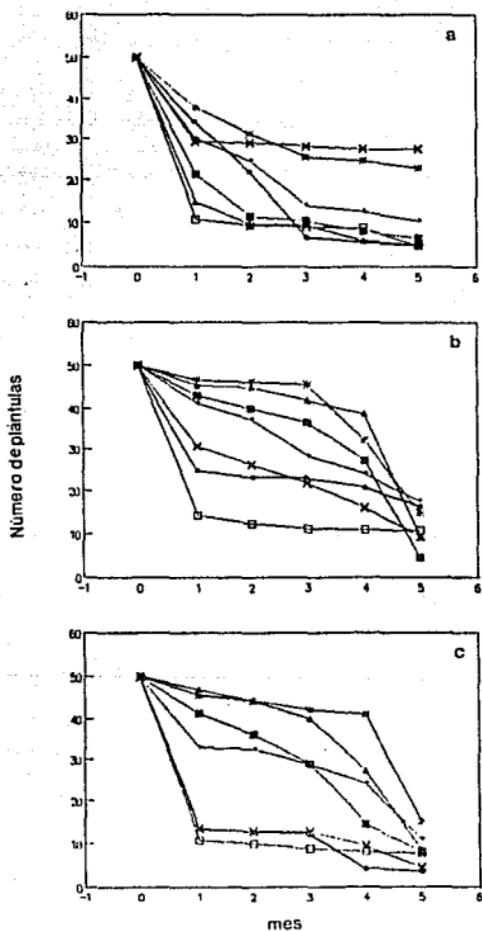


Fig. 4.- Curvas de sobrevivencia de las siete especies de *Piper*. a) selva, b) claro, c) sitio abierto. (*) *P. aequale*, (□) *P. amalago*, (▣) *P. auritum*, (●) *P. hispidum* (sol), (◐) *P. hispidum* (sombra), (x) *P. nitidum* y (▲) *P. unbellarum*.

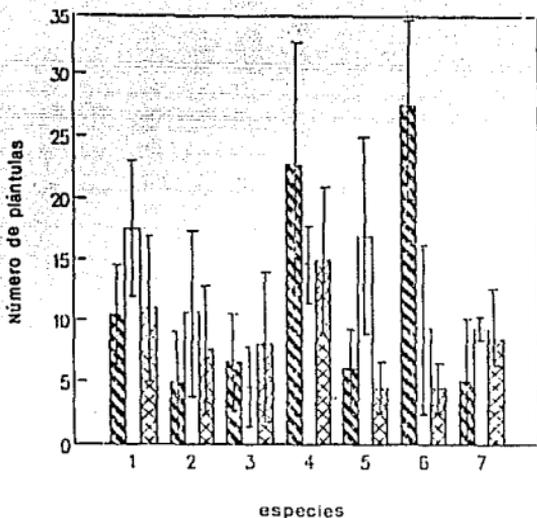


Fig. 5.- Sobrevivencia final (\pm) desviación estándar de las siete especies de *Piper* en los tres sitios experimentales. (1) *P. aequale*, (2) *P. amalago*, (3) *P. auritum*, (4) *P. hispidum* (sol), (5) *P. hispidum* (sombra), (6) *P. nitidum* y (7) *P. umbellatum*. (▨) selva, (□) claro y (▩) sitio abierto.

Las correlaciones de Spearman para cada uno de los sitios experimentales indicaron que no hubo relación entre la sobrevivencia final y el peso de las semillas (Cuadro 5).

Cuadro 5.- Correlaciones de Spearman entre la sobrevivencia final y el peso de las semillas.

Sitio	r	P
selva	0.270	0.50
claro	0.054	0.89
abierto	0.590	0.14

Análisis de Crecimiento

Tasa relativa de crecimiento (R)

Se encontraron diferencias significativas en el crecimiento de las especies en los sitios experimentales contrastantes (Fig. 6). En la selva (Fig. 6a), *P. umbellatum* y *P. hispidum* (sol) no sostuvieron un incremento en R, mostrando una tendencia final negativa como *P. nitidum*. La R final de *P. nitidum* y *P. umbellatum* fue negativa. *P. aequale* y *P. auritum* mostraron una tendencia de R creciente, pero en la última decreció alrededor del cuarto mes. La R de *P. hispidum* (sombra) se mantuvo constante en el tiempo.

En el claro (Fig. 6b), *P. aequale*, *P. auritum* y *P. hispidum* (sol), mostraron una R creciente en el tiempo, la última especie presentó una recuperación. La R de *P. amalago*, *P. hispidum* (sombra) y *P. nitidum* se mantuvieron constantes, mientras que la de *P. umbellatum* fue decreciente.

En el sitio abierto (Fig. 6c), *P. umbellatum* y *P. hispidum* (sol) presentaron una

recuperación, la R de *P. auritum* y *P. hispidum* (sombra) se mantuvieron constantes, mientras que las de las umbrófilas *P. aequale*, *P. amalago* y la de *P. nitidum*, fueron decrecientes.

Tasa relativa de crecimiento final

Esta respuesta se muestra en la figura 7a. Entre especies, las R finales de *P. amalago* y *P. nitidum* fueron mayores en el claro que en las otras dos condiciones experimentales. En *P. aequale* fue mayor en el claro que en el sitio abierto. En *P. hispidum* (sombra) su R en la selva fue menor que en los otros dos sitios. *P. umbellatum* tuvo R significativamente distintas ($P < 0.05$) en los tres sitios; la mayor en el sitio abierto y negativa bajo el dosel. Las R de *P. auritum* y *P. hispidum* (sol) no fueron diferentes entre ambientes.

Entre sitios, bajo el dosel la R mayor fue la de *P. aequale* y la menor la de *P. umbellatum*, *P. nitidum* también presentó una R final negativa. En el claro, *P. umbellatum*, presentó la R final menor y la mayor fue la de *P. auritum*. En el sitio abierto, *P. umbellatum* presentó la R final más alta, y la más baja fue la de *P. nitidum*.

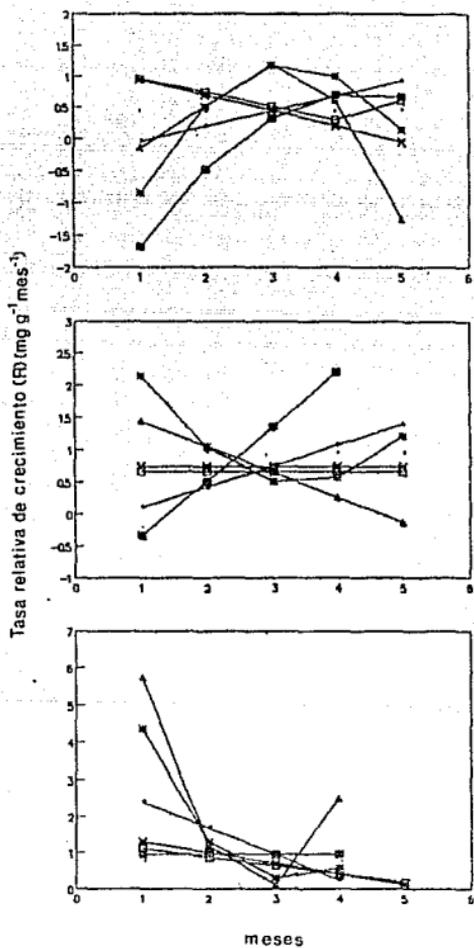


Fig. 6.- Curvas de R en el tiempo para las siete especies de *Piper*. a) selva, b) claro, c) sitio abierto. Los símbolos son como en las otras figuras.

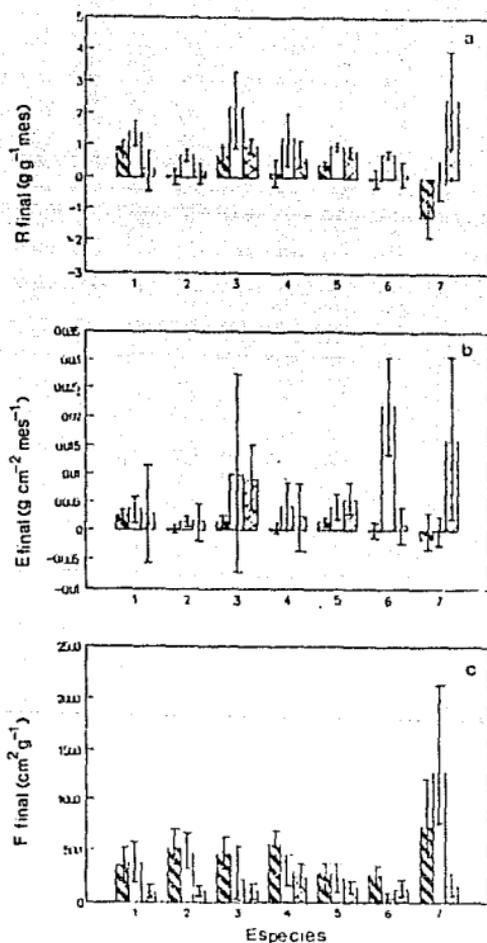


Fig. 7.- Valores finales (\pm d. e.) de: a) R, b) E y c) F; para las siete especies de *Piper*. (1) *P. aequale*, (2) *P. amalago*, (3) *P. auritum*, (4) *P. hispidum* (sol), (5) *P. hispidum* (sombra), (6) *P. nitidum* y (7) *P. umbellatum*. (hatched) selva, (white) claro y (dotted) sitio abierto.

Tasa neta de asimilación (E)

La figura 8 muestra los valores de E de las siete especies en las tres condiciones experimentales a través del tiempo. En la selva, *P. umbellatum* no sostuvo su tendencia inicial creciente, como la presentaron *P. amalago* y *P. nitidum* (Fig. 8a). En el claro, el valor más alto de E lo presentó *P. nitidum* (Fig. 8b). En el sitio abierto, *P. amalago* y *P. nitidum* presentaron una tendencia decreciente (Fig. 8c).

Tasa neta de asimilación final

Esta respuesta se presenta en la figura 7b. Entre especies, *P. aequale*, *P. amalago* y *P. hispidum* (sol), no presentaron diferencias significativas entre sitios ($P > 0.05$). *P. nitidum* tuvo su más alto valor de E en el claro y las otras especies lo presentaron en el sitio abierto.

Entre sitios, bajo el dosel, los valores finales de E variaron alrededor de tres veces entre especies, el menor fue el de la heliófita *P. umbellatum* que además fue negativo, mientras que el mayor fue el de *P. aequale*. En el claro, *P. nitidum* presentó la mayor respuesta, y la menor fue nuevamente la de *P. umbellatum*. En el sitio abierto, *P. umbellatum* mostró el valor más alto y *P. nitidum* el más bajo.

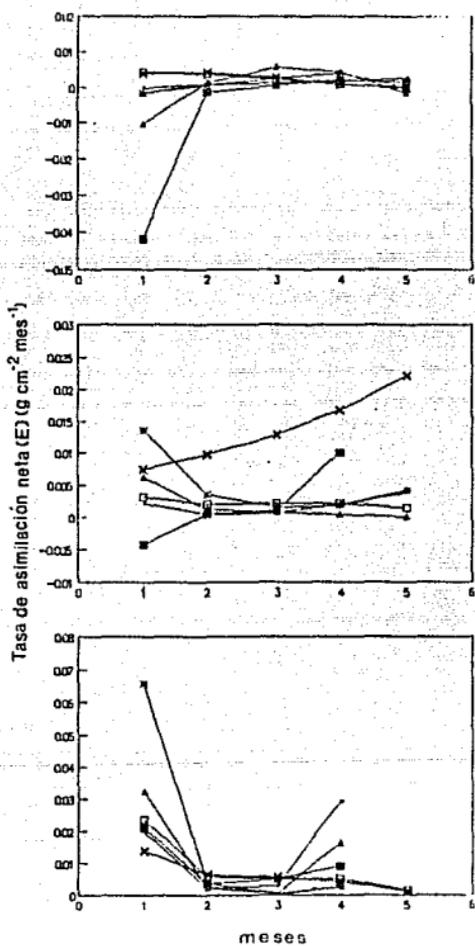


Fig. 8.- Curvas de E en el tiempo para las siete especies de *Piper*. a) selva, b) claro, c) sitio abierto. Los símbolos de las especies son como en las otras figuras.

Proporción de área foliar (F)

Los valores de F en el tiempo en las tres condiciones se muestran en la figura 9. La tendencia de esta respuesta varió a lo largo del tiempo de manera diferente entre las especies y dentro de estas para las diferentes condiciones experimentales. Sin embargo la tendencia es semejante entre las especies en el sitio abierto, donde se observa un pico en el segundo mes, aunque de distinta magnitud entre las especies y a partir de este momento una disminución en los valores de F. Estas variaciones fueron más drásticas en *P. aequale* y en *P. umbellatum* y más suaves en *P. nitidum* y *P. amalago*.

Proporción de área foliar final

Entre especies, *P. auritum* presentó su valor más alto en la selva, *P. nitidum* presentó el valor más bajo en el claro y en *P. hispidum* (sombra) no hubo diferencia significativa ($P < 0.05$) entre sitios. Para las otras especies, el valor de F final más bajo se presentó en el sitio abierto (Fig. 7c).

Entre sitios, *P. umbellatum* presentó el valor de F final más alto bajo el dosel y en el claro y el más bajo fue el de *P. nitidum* para ambas condiciones. En el sitio abierto, el valor más alto fue el de *P. hispidum* (sol) y el más bajo el de *P. aequale*.

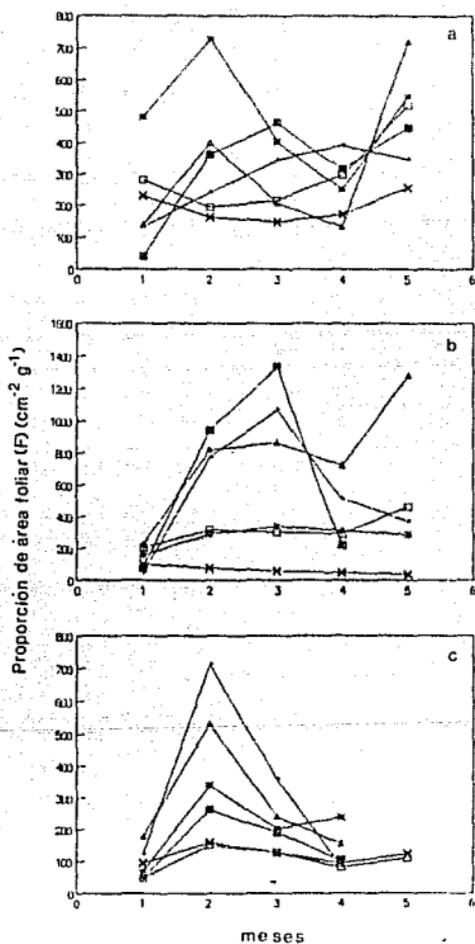


Fig. 9.- Curvas de F en el tiempo para las siete especies de *Piper*. a) selva, b) claro, c) sitio abierto. Los símbolos de las especies son como en las otras figuras.

Relación entre R final y sus componentes.

Se encontró una fuerte correlación entre R y E en la selva y en el sitio abierto. No hubo una correlación clara entre R y E en el claro ni entre R y F en ninguna de las condiciones experimentales (Cuadro 6).

Cuadro 6.- Análisis de regresión entre R y sus componentes E y F (*=significativo).

	Sitio	r ²	F	g.l.	P
R-vs-E	selva	0.913	52.73	6	0.0007 *
	claro	0.056	0.30	6	0.60
	abierto	0.943	83.53	6	0.0002 *
R-vs-F	selva	0.462	4.30	6	0.092
	claro	0.448	4.06	6	0.60
	abierto	0.054	0.28	6	0.615

Relación entre el peso de las semillas y el crecimiento de las plántulas

Las regresiones lineales que se muestran en el cuadro 7, indicaron que existe un efecto significativo y positivo del peso de las semillas, al explicar alrededor del 73% del peso inicial de las plántulas de las siete especies en las tres condiciones experimentales. Por otro lado, el peso de las semillas explicó el 80% del peso final de las plántulas bajo el dosel. En los otros sitios no hubo efecto significativo sobre el crecimiento final de las plántulas.

La pendiente de la regresión entre el peso final de las plántulas vs peso de las semillas en la selva ($b=0.0038$), fue significativamente mayor ($t=4.59$, g.l.=6, $P=0.05$) que la estimada para la regresión entre el peso inicial de las plántulas-vs-peso de las semillas ($b=0.0005$). Esta

comparación, junto con el hecho de la pérdida de la significancia en la regresión entre el peso final de las plántulas y el peso de las semillas en el claro y en el sitio abierto, indican que las diferencias en el tamaño de las plántulas de estas especies se acentuaron durante el curso del experimento.

Cuadro 7.- Análisis de regresión del peso inicial de las plántulas-vs-peso de las semillas y del peso final de las plántulas-vs-peso de las semillas para las siete especies de *Piper* (*=significativo).

	Sitio	r ²	F	g.l.	P	
peso inicial de las plántulas	selva	0.72	12.95	6	0.015	*
	claro	0.76	13.20	6	0.015	*
	abierto	0.71	12.35	6	0.017	*
peso final de las plántulas	selva	0.80	20.22	6	0.006	*
	claro	0.40	3.39	6	0.125	
	abierto	0.45	4.02	6	0.102	

Relación entre la sobrevivencia y R

La figura 10 muestra que algunas de estas especies presentaron un comportamiento contrastante entre la sobrevivencia final y la R final, otras mostraron un comportamiento intermedio. El cuadro 8 resume estos resultados. Las comparaciones cualitativas se realizaron al interior de cada condición experimental.

Cuadro 8.- Relación cualitativa entre la sobrevivencia final y la R final de las siete especies de

Piper en los tres ambientes contrastantes.

Sitio	especies	sobrevivencia	R
selva	<i>P. aequale</i>	baja	alta
	<i>P. amalago</i>	baja	intermedia
	<i>P. auritum</i>	baja	alta
	<i>P. hispidum</i> (sol)	alta	intermedia
	<i>P. nitidum</i>	alta	intermedia
	<i>P. umbellatum</i>	baja	baja
claro	<i>P. aequale</i>	alta	intermedia
	<i>P. amalago</i>	intermedia	intermedia
	<i>P. auritum</i>	baja	alta
	<i>P. hispidum</i> (sol)	alta	intermedia
	<i>P. hispidum</i> (sombra)	alta	intermedia
	<i>P. nitidum</i>	intermedia	intermedia
	<i>P. umbellatum</i>	intermedia	baja
abierto	<i>P. aequale</i>	intermedia	baja
	<i>P. amalago</i>	intermedia	baja
	<i>P. auritum</i>	intermedia	intermedia
	<i>P. hispidum</i> (sol)	alta	baja
	<i>P. hispidum</i> (sombra)	baja	intermedia
	<i>P. nitidum</i>	baja	baja
	<i>P. umbellatum</i>	intermedia	alta

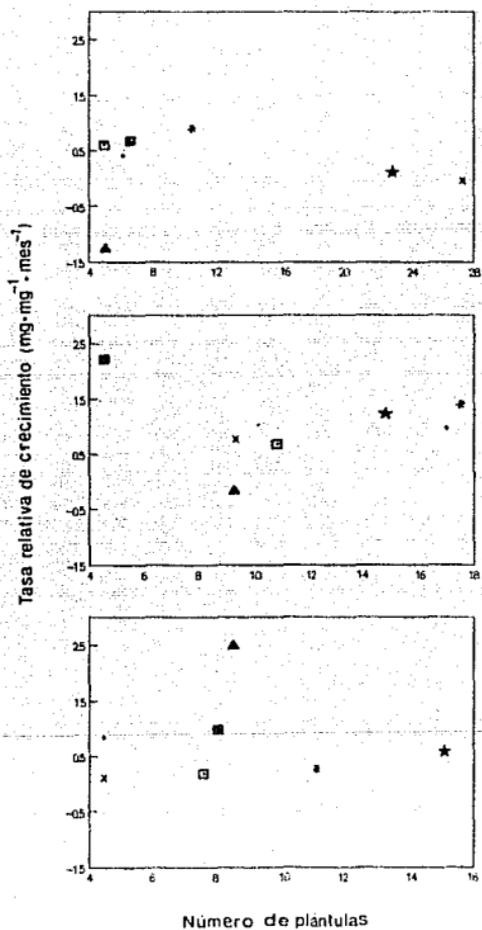


Fig. 10.- Relación cuantitativa de la sobrevivencia final y la R final de las siete especies de *Piper* en los tres sitios experimentales en Los Tuxtlas, Ver. Los símbolos de las especies son como en las otras figuras.

DISCUSION

Ambiente lumínico

Los valores de la DFFF obtenidos para los tres sitios experimentales son similares a los encontrados por Chazdon y Fetcher (1984) para la Selva, Costa Rica y por Vázquez-Yanes *et al.* (1990) para Los Tuxtlas, Ver. Chazdon y Fetcher (*op cit.*) reportan de 5 a 20 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ bajo el dosel vegetal, de 10 a 500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para un claro de 200 m^2 y de 10 a 1737 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para un sitio abierto de aproximadamente 5000 m^2 . Chazdon y Fetcher (*op cit.*), señalan que el ambiente lumínico del bosque tropical varía ampliamente tanto entre hábitats así como al interior de cada uno de ellos. Acorde con estos autores, las desviaciones estándar graficadas en la figura 2a, se deben a las variaciones estacionales causadas entre otros factores por cambios en la cobertura nubosa y por cambios en el ángulo solar.

Con respecto al ambiente lumínico del claro, Chazdon y Fetcher (*op cit.*) señalan que no es posible hacer generalizaciones, ya que sus características dependen de su tamaño, su forma, su orientación y la zona en que se realicen las mediciones dentro de él. En este caso, el claro tuvo una área menor que el claro considerado por estos autores.

Por otro lado, las variaciones en el ambiente lumínico dentro de la selva, se deben además a la gran variabilidad espacial generada, por un lado, por la presencia del dosel y sus modificaciones que pueden consistir por una parte, en el grado de solapamiento del follaje interrumpido por pequeñas aberturas de varias formas y tamaños y por otro, el movimiento del follaje por el viento, ambos factores permiten las entradas de luz directa, que varían en su

intensidad y duración.

La calidad de la luz expresada a través de la relación R/RI y de la composición espectral también presentó diferencias entre sitios, de manera semejante a la reportada por Vázquez-Yanes *et al.* (1990) para sitios de ambiente lumínico contrastante en la selva de los Tuxtlas.

Si bien existe una amplia variación en el ambiente lumínico al interior de cada uno de los sitios experimentales, hay elementos que permiten considerar que aquellos presentan ambientes lumínicos significativamente distintos entre sí y que pudieron ejercer un efecto funcional sobre las plántulas que se colocaron dentro de ellos. Dichos elementos son: la diferencia de valores de la cantidad, la calidad y la composición espectral entre sitios, así como su semejanza con las caracterizaciones lumínicas realizadas por otros autores para el interior de la selva, claros y sitios abiertos.

Tamaño de las semillas.

Whitmore (1989) propone que las especies del bosque maduro tienen semillas grandes en comparación con las de las especies de los estados sucesionales tempranos las cuales presentan semillas pequeñas (Whitmore, 1989). En "Los Tuxtlas", Ibarra-Manríquez y Oyama (1992) analizaron el tamaño de las semillas de 139 especies tanto pioneras como persistentes y encontraron que la propuesta anterior se cumple de manera general. Ellos reportan una gama de pesos de las semillas de las especies persistentes que va de 0.0001 g a 22.5 g (*Rondeletia buddleoides* y *Pouteria sapota*, respectivamente) y de 0.0001 g a 0.3 g (*Canostegia xalapensis* y *Erythrina fulkersii*, respectivamente) para especies pioneras. Las especies del Género *Piper*

aquí estudiadas presentaron, en general, semillas pequeñas ($4 \times 10^3 \pm 1 \times 10^3$ g a $1.98 \times 10^3 \pm 61 \times 10^4$ g) independientemente del hábitat donde se establece cada especie. Mazer (1990) sugiere que las semillas son elementos de un grupo de características vegetales que evolucionan generalmente de manera conservadora y fuertemente asociada con la pertenencia a una familia o a un género. También Antonovics (1976) propone que puede existir una fuerte asociación entre el taxón y el tamaño de la semilla debida a la ausencia de variación genética dentro de un taxón, evitando la evolución del tamaño de la semilla más allá de cierto límite. Este podría ser el caso de *Piper*, pues los miembros de toda la familia presentan simplicidad de la estructura floral (Yunker, 1958). A este respecto, Sttebins (1974) propuso que en un grupo complejo de órganos que están funcional y morfológicamente bien integrados el cambio evolutivo en el fenotipo de un órgano podría ser limitado, lo que estaría indicando que existen fuertes efectos filogenéticos diferentes a las características ecológicas que pudieran determinar el tamaño de las semillas.

Dentro de la gama de valores de pesos de semillas que presentaron las especies de *Piper* aquí estudiadas, se encontraron igualmente semillas pequeñas en especies persistentes (*P. aequale*) y de sitios abiertos (*P. auritum* y *P. umbellatum*), relativamente medianas en ambos ambientes lumínicos (ambos ecotipos de *P. hispidum*) y las relativamente grandes solo se encontraron en las otras dos especies de bosque maduro (*P. amalago* y *P. nitidum*). Trabajos como el realizado por Mazer (1990), podrían ayudar a explicar esta aparente contradicción con respecto a la premisa inicial. Ella estudió la posible asociación entre el hábitat y el tamaño de las semillas de varias especies incluidas dentro de ocho géneros y diez familias distribuidas en trece diferentes tipos de ambientes. Encontró que entre especies congénéricas y confamiliares la variación interespecífica en el tamaño de la semilla fué muy alta tanto dentro de tipos de hábitats

como entre ellos, lo que sugiere que el hábitat por sí mismo no establece límites superiores a la gama de tamaños de semillas exhibida por las especies dentro de él. Esta autora concluye que las especies filogenéticamente relacionadas y que conviven en el mismo hábitat divergen en el tamaño de las semillas como un mecanismo más que reduce la competencia entre ellas pues como Harper *et al* (1961) afirman, se esperaría que la competencia sea más severa entre especies filogenéticamente relacionadas. Este podría ser el caso del género *Piper*, que presentó especies con semillas relativamente grandes y pequeñas tanto en especies persistentes (v. gr. *P. amalago* y *P. aequale* respectivamente) como en las nativas de los sitios abiertos (*P. hispidum* y *P. umbellatum* respectivamente).

En cuanto a las semillas relativamente más pequeñas dentro de éste género, las especies con semillas pequeñas que colonizan espacios abiertos, podrían estar asociadas a lugares abiertos por razones diferentes al tamaño de la semilla. Esto se observa en *P. auritum* y *P. umbellatum*, ambas especies con semillas pequeñas, altas tasas de crecimiento y características fisiológicas que serán analizadas más adelante, que sólo pudieron ser sostenidas en ambientes donde el recurso luminoso no es limitante, mientras que la otra especie de semilla pequeña que es *P. aequale* sí logra establecerse bajo el dosel vegetal, gracias a su desempeño fisiológico.

Por otro lado, Westoby *et al.* (1992) proponen que la variación en el tamaño de la semilla está evolutivamente asociada con varios atributos vegetales, uno de los cuales podría ser la estrategia de dispersión. Existen varios trabajos (Baker, 1972; Wilbur, 1977; Hegde *et al.*, 1991a; Hegde *et al.*, 1991b; Ibarra-Manríquez y Oyama, 1992) que consideran la dualidad dispersión-reservas y que argumentan que el éxito en el establecimiento estaría en función de esta dualidad. A éste respecto, Ibarra-Manríquez y Oyama (1992) proponen que las semillas grandes asociadas

a frutos con poca pulpa podrían aportar ventajas para el establecimiento, mientras que semillas pequeñas asociadas a frutos con gran cantidad de pulpa tendrían ventajas en la dispersión ya que las semillas pequeñas son dispersadas a mayores distancias al pasar a través de los tractos digestivos de los animales que las ingieren, incrementando así la adecuación de la descendencia por reducción de la competencia (Hegde *et al.*, 1991). De esta manera el tamaño de las semillas del género *Piper* parecería estar relacionado más bien con su este último aspecto, por que carecen de medios mecánicos obvios para su dispersión (Yunker, 1958) pero se encuentran inmersas en infrutescencias pulposas, jugosas y dulces que son comidas por aves y murciélagos. Sin embargo, la importancia relativa de cada uno de los factores que podrían estar determinando el tamaño de las semillas no se conoce.

Cabe preguntarse si existe o no relación entre el hábitat y el tamaño de la semilla. Mazer (1990), apunta que aunque la relación entre el hábitat y el tamaño de las semillas no es independiente del grupo taxonómico, esto no significa que este patrón no sea ecológica o evolutivamente importante. En este trabajo al igual que en el presente, no se encontró este tipo de correlación dentro de géneros pero sí entre géneros. Para géneros que tienen especies que ocupan una gran variedad de hábitats (generalistas) como podría considerarse a *Piper* por incluir especies de distintos ambientes, Mazer (1990) apunta que no muestran una respuesta evolutiva del tamaño de las semillas a las condiciones del hábitat. Lo anterior implica que no sería posible evaluar la relación entre el hábitat y el tamaño de la semilla independientemente del grupo taxonómico.

Sobrevivencia.

Entre especies y entre sitios

El hecho de que bajo el dosel todas las especies presentaran curvas de sobrevivencia Tipo III implica una alta mortalidad en las edades más tempranas y podría sugerir que sus plántulas requieren una mayor cantidad de luz en las etapas iniciales. Por otro lado, estos resultados podrían deberse al efecto de los patógenos. Augspurger (1984), encontró que en las plántulas de seis de las nueve especies que ella estudió en Barro Colorado, Panamá, la principal causa de mortalidad de las plántulas que crecían bajo el dosel vegetal fue la acción de hongos patógenos. La mayor mortalidad se observó dos meses después de la germinación. Esta autora encontró una correlación inversa entre la tolerancia a la sombra y la proporción de plántulas muertas en la sombra. Pudiera ser que *P. hispidum* y *P. nitidum* fuesen más resistentes al efecto de los patógenos, en virtud de ser las especies que tuvieron las mayores sobrevivencias bajo el dosel vegetal, esta resistencia podría estar determinada por la calidad de las semillas de las que emergieron.

Otro aspecto que reviste gran importancia como causa de mortalidad de las plántulas que se encuentran bajo el dosel cerrado es la herbivoría. Dirzo (1984) demostró la relevancia de este factor en la mortalidad de las plántulas de *Omphalea oleifera* al aplicar tratamientos que simulaban herbivoría bajo condiciones de estrés lumínico y de alta densidad; sin embargo en este experimento, este factor quedó excluido, ya que las plántulas estuvieron protegidas de éste efecto por los viveros dentro de los que se colocaron y no se observó ninguna huella de daño por

herbívoros, a menos que hubiesen sido comidas completamente y no parcialmente. A este respecto Dirzo (1984) señala la importancia de la cantidad del tejido dañado, sobre todo considerando el tamaño relativo de las plantas. Es necesario hacer notar que las plántulas de las siete especies de *Piper* dentro de la selva eran muy pequeñas y por lo tanto, posiblemente muy vulnerables a la herbivoría. Sin embargo no hubo evidencia directa de este factor en la sobrevivencia de las especies aquí estudiadas.

En el claro y en el sitio abierto se presentaron los tres tipos de curvas, lo que podría indicar diferentes tolerancias de las plántulas a los flujos fofotónicos mayores. Por otro lado, se observó alta mortalidad en el tratamiento del claro y del sitio abierto, tanto para las especies tolerantes a la sombra como para las no tolerantes. Brokaw (1980) reporta un patrón de mortalidad similar para juveniles en Barro Colorado, donde observó una mayor mortalidad en los claros para las especies no tolerantes a la sombra que para las tolerantes. El relacionó esta mortalidad a la mayor densidad en lugares abiertos. En el caso de *Piper* este patrón pudo deberse a que, en un momento dado, los recipientes en que se colocaron las plántulas resultaron de tamaño insuficiente para sostener su crecimiento en estos ambientes. Esto podría ejemplificarse con *P. auritum* en el claro, donde mostró una rápida R con una tendencia ascendente y sin embargo, tuvo la menor sobrevivencia final se dió en este ambiente. Es importante aclarar que Augspurger (1984a, 1984b) encontró que en los claros y en los sitios abiertos la mortalidad de las plántulas causada por la acción de los patógenos se redujo ampliamente con respecto a la de las plántulas de las mismas especies pero que crecieron bajo el dosel y argumenta que la mayor radiación, las altas temperaturas y la baja humedad de los sitios expuestos en el bosque tropical no son adecuados para el desarrollo de los hongos que podrían afectar a las plántulas.

El efecto de la herbivoría sobre la sobrevivencia de las plántulas en los sitios abiertos es menor que en los sitios cerrados (Dirzo, 1984) y de la misma forma que para el sitio experimental dentro de la selva, no existió evidencia directa de su efecto en el claro ni en el sitio abierto.

Sobrevivencia y tamaño de las semillas

En cuanto a la ausencia de correlación entre la sobrevivencia y el tamaño de la semilla existen otros estudios como el de Stanton (1984) y el de Winn (1988) donde no se encuentra efecto del tamaño de la semilla sobre la sobrevivencia de *Raphanus raphanistrum* y *Prunella vulgaris* respectivamente.

Pero en este trabajo en particular, es necesario recordar que se eliminaron dos factores que pudieran estar actuando de manera muy importante en la sobrevivencia de las plántulas en condiciones naturales. Estos son por un lado la herbivoría y por el otro, la caída de hojas y ramas sobre ellas. Con respecto al primer aspecto, Careaga (1989) estudió la relación del tamaño de las semillas y la sobrevivencia de las plántulas de ocho especies de la selva de Los Tuxtlas, así como su relación con la herbivoría y encontró para la mayor parte de las especies una relación directa entre estos factores.

Con respecto al segundo aspecto, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1992) encontraron en un estudio de invernadero con plántulas de *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus appendicularis* y *Piper auritum* que el tamaño de las semillas estuvo directamente correlacionada con la capacidad de las plántulas para emerger a través del liter, de manera que la caída de hojas y

ramas, pudiera tener fuertes consecuencias en la sobrevivencia de las plántulas, determinadas por su tamaño y por lo tanto por el tamaño de las semillas.

Por otro lado, es interesante el hecho de que la sobrevivencia del ecotipo de sol de *P. hispidum* fuese significativamente mayor dentro de la selva que la del ecotipo de sombra de esta especie, a pesar de ser este el hábitat natural de este último y considerando que no existe diferencia entre el tamaño de sus semillas. Este resultado podría indicar que no sólo existe un efecto del tamaño de la semilla sobre la progenie, sino que también es importante su calidad, esto podría interpretarse como que los individuos que dispusieron de mayores recursos energéticos durante su desarrollo y su etapa reproductiva, asignaron una mayor cantidad de recursos a la reproducción, lo que bien puede no expresarse en un aumento en el tamaño de la semilla, pero sí en una mayor calidad de las reservas de las que van a disponer sus plántulas. Desde luego que esta propuesta tendría que ser probada, por un lado, con un análisis químico de la calidad de las semillas, y por otro, incluyendo en un experimento semejante a este los ecotipos de sol de las otras dos especies que los presentan y que son *P. amalago* y *P. nitidum*, sin lo cual únicamente se tiene una visión parcial e incompleta de la relación que realmente pudiese existir entre la sobrevivencia de las plántulas y el tamaño de las semillas.

Análisis de Crecimiento.

El crecimiento de las siete especies estudiadas del género *Piper* fue menor en el bosque maduro que en los otros dos sitios experimentales. Aunque este resultado no es estadísticamente significativo en todos los casos, sí es una tendencia generalizada para todas las especies incluidas.

Esto puede deberse por un lado, a la poca energía disponible en el bosque maduro para crecer. A este respecto, Lambers y Poorter (1992) afirman que una tasa de crecimiento alta no puede ser sostenida en un ambiente bajo en recursos, así que las tasas de crecimiento potencialmente altas como en el caso de *P. umbellatum* son una característica selectivamente neutra en este tipo de ambientes. Por otra parte, la menor tasa relativa de crecimiento en este ambiente, pudo deberse a que no existe la exigencia de ocupar rápidamente un sitio. En este sentido Lambers y Poorter (1992) indican que en sitios abióticamente estresantes, donde la emergencia de plántulas es esporádica y las densidades son bajas, existe una mayor inversión de fotosíntatos en compuestos que reducen la herbivoría o que incrementan la tolerancia al estrés, lo que inevitablemente conduce a un decremento en la tasa de fotosíntesis por unidad de peso vegetal. Sin embargo, debido a estas inversiones, las expectativas de vida se incrementan.

El mayor crecimiento en el claro en algunos casos, o en el sitio abierto en otros, implica una serie de modificaciones a nivel morfológico (cambios en F) ó fisiológico (cambios en E), que podrían afectar el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas de las especies estudiadas, y que si se sostuvieran en el tiempo, podrían dar como resultado el que éstas se establezcan o no en los distintos ambientes que integran el bosque tropical.

En este estudio, a excepción de *P. umbellatum*, la tasa de crecimiento de las plántulas en la zona abierta no estuvo correlacionada con su tolerancia a la sombra, como lo demuestran los valores finales de R, a pesar de que existen estudios como el de Brokaw (1980) donde se encontró que las especies más tolerantes presentan un crecimiento más lento que el de las especies de lugares abiertos cuando ambas se ponen a crecer en las mismas condiciones. Estos resultados están de acuerdo con los obtenidos por Walters y Field (1987) quienes encontraron

que *P. auritum*, una de las especies de lugares abiertos incluida en este estudio, y *P. hispidum* la especie generalista, pueden ajustar su capacidad fotosintética según la disponibilidad de energía luminosa durante su crecimiento. Así mismo encontraron que sus respuestas fotosintéticas (v. g. producción fotosintética por fotón ó la relación entre la capacidad fotosintética y la Densidad de Flujo Fotónico (DFF) fueron similares entre ellas al ser éstas evaluadas en las mismas condiciones lumínicas contrastantes, pero argumentan que para que las especies puedan permanecer bajo el dosel después de germinar en claros, deben ser fisiológicamente competentes para tener éxito en hábitats que disponen de luz en forma tan variable como lo es el ambiente bajo el dosel vegetal. En este sentido, encontraron también que las tasas de respiración fueron mayores en *P. auritum* que en *P. hispidum* lo que generaría pérdidas de carbono mayores para la primera bajo la sombra, con puntos de compensación de luz para fotosíntesis más altos. Tinoco-Ojanguren (1992), también estudió la respuesta fotosintética de juveniles de *P. auritum* en la sombra y encontró que tiene una respuesta estomática lenta al estímulo de un rayo de luz directa, por lo que su ganancia de carbono se ve disminuida en este ambiente lumínico. Estos resultados están de acuerdo con los resultados de E encontrados en este experimento para esta especie, donde se observa que los valores mayores de E se obtienen en el claro y podrían explicar por qué *P. auritum* no se establece bajo el dosel vegetal, lo mismo podría extenderse para *P. umbellatum* a diferencia de la aclimatación fisiológica de las especies que sí se establecen en este ambiente.

P. hispidum por su parte, sin diferencia significativa en los valores finales de E entre sitios y con altas sobrevivencias entre sitios, mostró características de generalista, como en el estudio de Walters y Field (1987).

Otra tendencia generalizada es la que siguieron los valores de F , los cuales fueron mayores para las siete especies en el bosque maduro que en el sitio abierto. Estos resultados indican que estas especies desarrollaron una morfología típica de las plantas de sombra, lo que expresa cierta plasticidad en cuanto a realizar ajustes morfológicos, con una mayor asignación de recursos a las hojas con respecto a la biomasa total de la plántula, desarrollando una área foliar determinada, distribuida en una hoja más delgada, lo que les permitiría economizar energía en un hábitat sombreado (Bazzaz, 1984).

Los valores de F más bajos en el sitio abierto, sugieren una mayor asignación de recursos tanto a las hojas como al resto de la planta. Bajos valores de F también implican áreas foliares específicas menores y por lo tanto un peso específico foliar mayor (Evans, 1972). El incremento en el grosor foliar aumenta la capacidad fotosintética de la hoja, en virtud de un mayor desarrollo y cantidad del aparato fotosintético por unidad de área foliar (Bjorkman, 1981). Con el aumento del grosor foliar implícito en los bajos valores de F se aumenta también el área externa de células del mesófilo expuestas por unidad de área foliar, lo que pudiera dar lugar a mayores valores de E en el sitio abierto. Sin embargo, esta suposición no se ve confirmada en este experimento. Probablemente por que si bien R es el producto de F y E (Evans, 1972; Poorter y Remkes, 1990) esta relación no se sostiene exactamente cuando se calcula para períodos de tiempo largos (Evans, 1972). Por lo anterior, es necesario considerar por separado cuál es la participación de cada uno de los componentes de R en las distintas especies y condiciones experimentales, ya que la plasticidad expresada en alguno de estos componentes tendrá efectos directos sobre el crecimiento. Esto implica la posibilidad de que la aclimatación a diferentes condiciones ambientales se exprese en diferente magnitud y en diferente forma en las diferentes especies,

como se verá a continuación.

Así *P. amalago* y *P. nitidum* presentan una mayor R en el claro que en el bosque maduro, lo que podría indicar que ambas especies aprovechan los incrementos (aunque no demasiado grandes) en energía luminosa, aunque la aclimatación en ambas especies es diferente, ya que los incrementos en R en *P. amalago* podrían deberse a su estrategia en la asignación de recursos como lo indican sus altos valores de F en el bosque maduro y en el claro. Por otro lado, *P. nitidum* podría deber su mayor R en el claro a cambios fisiológicos, como lo indica su valor de E, que es significativamente alto en este ambiente lumínico. En esta especie se observa una cierta capacidad para aprovechar los incrementos de luz, pero la menor humedad prevaleciente en los sitios expuestos con respecto a los cubiertos parecería ser lo que restringe su distribución en estos últimos, donde se mantiene latente, tal como lo indica su alta sobrevivencia dentro del bosque. Estas dos especies son las dos de la selva que tienen tamaños de semilla relativamente grandes y presentan también tasas de crecimiento de las más bajas dentro de la selva y dentro de los demás sitios comparando entre sitios. Es decir, se comportan como especies de sitios sombreados con semillas grandes de bajas tasas de crecimiento. Grime *et al.* (1988) y Chapin (1991) indican que las tasas de crecimiento lentas son el resultado de complejas adaptaciones fisiológicas en plantas tolerantes al estrés. Estas tasas de crecimiento lentas mantienen grandes reservorios de carbono y minerales que pueden estar disponibles para lidiar con una variedad de estreses ambientales, tanto bióticos como abióticos.

Comparando a las especies de la selva, se observa que la adaptación de *P. aequale* a la sombra puede ser diferente a la de *P. amalago* y *P. nitidum*. En *P. aequale* por un lado, se observó bajo el dosel una tasa de crecimiento más alta en relación con las demás especies de la

selva en este ambiente. De estas tres especies, *P. aequale* es la única con semillas pequeñas, lo que coincide con la conclusión de Westoby *et al.* (1992) en el sentido de que las especies con semillas grandes desarrollan plántulas con tasas de crecimiento lentas. Por otro lado, en *P. aequale* se ha observado una gran sensibilidad de los estomas en respuesta a los rayos de luz y una inducción fotosintética que se mantiene por largos periodos de luz baja (Tinoco-Ojanguren y Pearcy, 1992). Lo anterior le permitiría aprovechar las ocasionales entradas de luz a través del dosel y por lo tanto, incrementar su ganancia de carbono. Es necesario recordar que estas entradas de luz pueden contribuir hasta con un 95% del total de luz fotosintéticamente activa que reciben las hojas de *P. aequale* durante el día (Tinoco-Ojanguren, 1992). Esta dinámica de las respuestas estomáticas y fotosintéticas a condiciones variables de luz pueden tener un efecto importante en su crecimiento, como puede observarse en este trabajo, ya que su tasa de crecimiento es significativamente mayor dentro del bosque con respecto a la de las otras especies del bosque maduro como *P. amalago*, *P. hispidum* y *P. nitidum*.

P. aequale por su parte, crece más en el claro pequeño; sin embargo, este crecimiento no fué sostenido en el sitio abierto. Disminuir sus valores de F cuando está en el sitio abierto conlleva a un mayor crecimiento de la raíz, lo que le permitiría enfrentar sitios más secos como es éste ambiente, de manera que parecería una especie plástica, capaz de modificar su morfología de acuerdo con el ambiente lumínico prevaleciente, pero tal vez no existe aclimatación fisiológica. Tinoco-Ojanguren (1992) ha observado que el crecimiento y reproducción de *P. aequale* se ven favorecidos bajo las condiciones de luz intermedias de los claros pequeños. Sin embargo, la magnitud de esta aclimatación tal vez no sea suficiente como para compensar el impacto de los demás factores que interactúan en los sitios más expuestos (Sánchez-Coronado *et*

al. 1990, Tinoco-Ojanguren y Pearcy, 1992), como son las variaciones microclimáticas más drásticas y la mayor densidad de individuos (Sarukhán, 1964).

Las diferencias entre especies de sombra también fueron observadas por Lei y Lechowicz (1990), quienes encontraron que *Acer pensylvanicum* presenta adaptaciones fisiológicas, ya que captura y utiliza los rayos directos de luz sosteniendo altas tasas de crecimiento, mientras que *A. spicatum* presenta adaptaciones morfológicas desarrollando crecimiento lateral de su follaje a lo largo del tallo.

P. hispidum (de sombra) presenta una tasa de crecimiento final menor en la selva. Esto podría deberse, por una parte, únicamente a la menor disponibilidad de luz como lo refleja su tasa neta de asimilación en este sitio, la cual aumenta al incrementarse la disponibilidad de energía en el sitio abierto. Esto podría indicar una capacidad fisiológica (que no morfológica, como lo implica el que no exista diferencia significativa entre sus valores de F entre sitios) para explotar ambientes con mayor disponibilidad de luz.

P. umbellatum, una de las tres especies de ambientes abiertos, parece ser la especie menos plástica, ya que presenta una sobrevivencia muy baja tanto en el bosque primario como en el claro, así como tasas de crecimiento y de asimilación neta negativas en estos ambientes. Estos valores de R , así como la tendencia de ésta en el tiempo para el bosque cerrado y el claro, parecen indicar que es la especie que presenta el más alto punto de compensación, de manera que no puede sostener sus incrementos de biomasa a niveles luminosos inferiores a los del sitio abierto. Esto sugiere que tiene una baja capacidad fisiológica para aclimatarse a condiciones de luz limitadas, a pesar de que sí es capaz de modificar su morfología, como lo indican sus valores de F que son significativamente más altos en la selva y en el claro que en el sitio abierto, como

es la respuesta morfológica del resto de las especies. Su porte herbáceo podría requerir de un rápido crecimiento que le permite evitar ser sombreada. Poorter y Remkes (1990) señalan que las altas tasas de crecimiento podrían facilitar el rápido cumplimiento del ciclo de vida, lo cual es esencial para las especies ruderales y por otro lado, permiten la rápida ocupación de grandes espacios (Grime y Hunt, 1975). La alta tasa de crecimiento de *P. umbellatum* en el sitio abierto, podría deberse en parte a su estrategia en la asignación de recursos, ya que su bajo valor de F en este sitio indica un mayor desarrollo de las raíces, lo que le confiere ventaja competitiva en estos sitios densamente poblados.

Los resultados anteriores están de acuerdo con los resultados de la regresión entre R y sus componentes, ya que se observa que la capacidad potencial de aclimatación de las plántulas de las especies estudiadas depende del elemento fisiológico, más que del componente morfológico, cuando menos para el sitio cerrado y para el abierto. Popma y Bongers (1991) encontraron una relación semejante cuando estudiaron la aclimatación de *Cordia megalantha*, *Lonchocarpus guatemalensis* y *Omphalea oleifera* a distintos ambientes lumínicos en "Los Tuxtlas". La ausencia de correlación entre R y sus componentes en el claro podría indicar características intermedias.

Tamaños inicial y final de las plántulas y el tamaño de la semilla.

La relación directa entre el tamaño de las semillas y la cantidad de nutrimentos disponibles para las plántulas que emergen a partir de ellas ha sido propuesta en varios trabajos (e. g. Baker, 1972; Salisbury, 1974; Levin, 1974; Stebbins, 1976; Rockwood, 1984; Winn, 1985; Foster y Janson, 1985; Foster, 1986; Hodgson and Mackey, 1986; Thompson, 1987;

Michaels *et al.*, 1988; Mazer, 1989; Gross y Smith, 1991; Westoby *et al.*, 1992). Estos autores coinciden en afirmar que las semillas grandes confieren una mayor adecuación que las semillas pequeñas. Hedge *et al.* (1991) encontraron correlaciones positivas de el área foliar de las plántulas de *Santalum album* con el diámetro y el peso de las semillas. Lo mismo sucede en este estudio al correlacionar el peso inicial de las plántulas de las siete especies de *Piper* de los tres sitios experimentales con el peso de las semillas.

La correlación del tamaño de las semillas con el peso final solo se mantuvo para la población que se encontraba debajo del dosel, este resultado era esperado, ya que el efecto del tamaño de las semillas se ha encontrado en condiciones ambientales limitantes, que en este caso son las lumínicas. En condiciones de sombra Augspurger (1984a) encontró que esta relación se mantiene durante un año.

Houssard y Escarré (1991) proponen que en estados sucesionales tardíos, las plantas derivadas de semillas grandes podrían tener una mayor capacidad competitiva por luz y por lo tanto, verse más favorecidas que las de las semillas pequeñas. Además las semillas grandes reducen la susceptibilidad de las plántulas al estrés hídrico o al sombreo por los competidores (Stanton, 1989, Harper, 1977; Cook, 1979), lo que explica que se conserve la relación, además de que el crecimiento bajo el dosel vegetal es demasiado lento como para que se pudieran expresar las características de las plántulas de manera independiente al efecto de las semillas. ¿Qué tanta ventaja tendría para las especies de *Piper* de la selva tener un tamaño de semilla mayor? Para las especies de semillas grandes, la ventaja sería tener un acceso más rápido a la luz y a los nutrientes. Esto sería aplicable en condiciones de alta densidad como en los pastizales, que presentan un denso cúmulo de individuos, donde aún pocos milímetros de altura

extra podrían incrementar considerablemente la luz disponible. Sin embargo, esta ventaja es mucho menos obvia en la selva, donde el dosel es muy difícil de alcanzar. Es necesario distinguir entre la tolerancia a la sombra (ej. la capacidad para sobrevivir por largos periodos en la sombra) y la estrategia alternativa que exhiben las plantas herbáceas y las plántulas de niveles densos que tratan de establecerse bajo un dosel vegetal discontinuo. En este último caso hay competencia por luz y la selección natural parece favorecer a las especies que tienden a mejorar la intercepción de luz y la producción de materia seca (Pigott y Taylor, 1964; Grime, 1966, 1974). En el caso de la tolerancia a la sombra, las plántulas grandes podrían incrementar sus expectativas de vida con la apertura de un claro, pero al desaparecer el efecto del tamaño de la semilla en las etapas iniciales, unas pocas semanas o meses de ventaja extra no revisten un gran valor (Westoby *et al.*, 1992), de manera que un mayor tamaño relativo del tamaño de las semillas de las especies de *Piper*, no es útil para ellas dentro de la selva. Hay que recordar que una de las especies tolerantes (*P. aequale*), tiene semillas significativamente más pequeñas, y por otro lado, que la gama de tamaños de las semillas de *Piper* es pequeño en relación con los de otras especies que habitan debajo del dosel, de manera que la diferenciación de hábitat podría estar determinada por otros factores diferentes al tamaño de las semillas. Augspurger (1984a) señala que la tolerancia a la sombra está más estrechamente relacionada con la resistencia a los patógenos. Es bien sabido que los hongos del suelo son un factor importante en la mortalidad de las plántulas de sombra (Augspurger, 1984 a,b,c). En este sentido, Augspurger (1984b) no encontró correlación entre el peso de la semilla y la resistencia de las plántulas a los patógenos.

Un efecto más general del tamaño de las semillas sobre las plántulas dentro de la selva, es el propuesto por Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1992) quienes encontraron que el tamaño

de la semilla estaba correlacionado con la capacidad de las plántulas para emerger a través de la hojarasca que las cubre.

Por otro lado, la viabilidad de las plantas en ambientes sombreados puede ser afectada por una variedad de características vegetales que incluyen adaptaciones morfogénicas para aumentar la intercepción luminosa, las tasas respiratorias y la resistencia a infecciones por hongos.

El hecho de que en los otros sitios experimentales no se mantiene la correlación podría indicar que el efecto inicial no persiste en el tiempo, tal como lo encontrado en los experimentos realizados por Houssard y Escarré (1991), Hegde *et al.* (1991), Cideciyan y Malloch (1982) y Augspurger (1984). En estados sucesionales tempranos como son los claros de distintos tamaños, donde se da la interacción competitiva, el tamaño inicial de la semilla no debería conferir alguna ventaja o desventaja sobre la descendencia (Houssard y Escarré (1991), de ahí que no persistan los efectos del tamaño de las semillas. Westoby *et al.* (1992), señalan que hay una fuerte correlación entre el peso de la semilla y el de la plántula, que puede ser fuerte aproximadamente a los diez días después de la germinación. Esta desaparecerá posteriormente, de manera que, con el transcurso del tiempo el tamaño de la plántula estará determinado más por su tasa de crecimiento que por las reservas que aporte el endospermo.

Los resultados obtenidos en este trabajo, sugieren que hay un cierto nivel de aclimatación en las etapas iniciales del ciclo de vida de algunas de las especies a modificaciones en el ambiente lumínico en el cual se desarrollan en condiciones naturales. Esto se observa en la figura 9, que muestra cambios en la ubicación relativa de las especies al relacionar sus respuestas de sobrevivencia y crecimiento al modificarse su ambiente lumínico. Algunas otras especies como

P. umbellatum no se aclimatan. Existe evidencia experimental en el caso de algunas de ellas de que esta aclimatación no podría sostenerse hasta el estado de adulto. Tal es el caso de *P. auritum*. Tinoco-Ojanguren (1992), al estudiar el desempeño de *P. aequale* y *P. auritum* en la sombra encontró que presentan respuestas fisiológicas idénticas tales como las curvas de conductancia y asimilación de CO₂, tasa de asimilación de CO₂ a luz de saturación, DFF requerido para saturación de luz, etc. Sin embargo, la velocidad de la respuesta estomática de la especie heliófita limitaría su desempeño bajo el dosel. Otra evidencia en este sentido la aportan Walters y Field (1987), quienes encontraron que las características fotosintéticas de *P. auritum* y *P. hispidum* son muy similares, pero que difieren en otros aspectos tales como forma de crecimiento, patrón de ramificación, asignación de biomasa, tamaño y recambio foliar, los cuales pueden contribuir en la diferenciación de su hábitat.

Por otro lado, el determinante del hábitat de cada una de estas especies pudiera ser una etapa aún más temprana de su ciclo de vida. La germinación de varias especies del género *Piper* está fuertemente determinada por la calidad de la luz. Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes (1989), al realizar estudios sobre los requerimientos luminosos de la germinación, tanto en condiciones de campo como de laboratorio, para cuatro de las especies incluidas en este trabajo, encontraron que sus semillas son fotoblásticas positivas. *P. auritum* y *P. umbellatum* presentaron un mayor porcentaje de germinación en condiciones de mayor iluminación a lo largo de un gradiente de intensidad luminosa, mientras que en el piso de la selva no germinan o lo hacen en bajos porcentajes. Por su parte, *P. hispidum* no presenta diferencias en el porcentaje de germinación a lo largo del gradiente luminoso y además germina totalmente en la selva. *P. aequale*, presenta más del 50% de germinación a lo largo de condiciones de luz contrastantes y es capaz de

germinar totalmente bajo el dosel; por lo tanto, tendría la posibilidad de pasar a la etapa siguiente de su ciclo de vida en un hábitat sombreado.

La adaptación local depende del resultado acumulativo de muchos factores. Con el fin de tratar de elucidar la importancia relativa del ambiente lumínico y el tamaño de la semilla en la diferenciación del hábitat de las siete especies de *Piper* estudiadas, se podría concluir lo siguiente con base en los resultados obtenidos:

Tomando en cuenta la distribución de estas especies en el medio natural, así como el análisis de los resultados de este trabajo, se podría sugerir que la luz es uno de los factores que juega un papel determinante en la distribución de estas especies al tener un efecto directo sobre su fisiología y por lo tanto sobre su desarrollo y desempeño de las plantas en algún momento de su ciclo de vida. Si bien en estado de plántula las siete especies sobrevivieron a la sombra y fueron más productivas con los incrementos de luz, su capacidad para germinar o no bajo una cierta condición luminosa; la posibilidad de modificar sus tasas fotosintética y respiratoria en la magnitud necesaria para sobrevivir en condiciones de bajas intensidades luminosas, así como la capacidad para responder rápidamente a las variaciones en la cantidad y calidad de luz, estarían limitando la posibilidad de sobrevivir, establecerse y reproducirse en una determinada condición luminosa, y por lo tanto, determinando su distribución.

El hecho de que *P. auritum* y *P. umbellatum* no germinen en el ambiente lumínico prevaleciente dentro de la selva reduce la posibilidad de encontrar a estas especies como plántulas o como adultos en este sitio.

La capacidad de *P. hispidum* para germinar bajo el dosel vegetal y en condiciones expuestas, así como sus R y E que no mostraron diferencias entre ambientes lumínicos, sugieren

la capacidad para llegar al estado adulto en un hábitat más amplio que a las otras especies.

P. aequale y *P. amalago*, aunque con distintas estrategias, pueden hacer un uso eficiente de los recursos luminosos disponibles bajo el dosel, lo que sugiere que cuentan con bajas tasas fotosintéticas y respiratorias y bajos puntos de compensación de luz, de manera que estas especies pueden almacenar energía y llegar a crecer y reproducirse en sitios sumamente sombreados. La aclimatación de estas especies a los incrementos de luz que se observó en el claro, no fué suficiente para que se establecieran en las condiciones ambientales del sitio expuesto.

P. nitidum también mostró capacidad para aprovechar los incrementos de energía luminosa, pero la disminución de humedad en el claro y en el sitio abierto podrían limitar su establecimiento en estos ambientes.

En cuanto a la variación interespecifica en el tamaño de las semillas, no se encontraron relaciones fuertes y consistentes entre el tamaño y el desempeño fisiológico de las plántulas y por lo tanto, en la diferenciación del hábitat. En todo caso su efecto, en este sentido, podría estar parcialmente relacionado con la capacidad de dispersión, como lo indica el pequeño tamaño de las semillas de estas especies, suponiendo que los requerimientos para la germinación pudiesen ser satisfechos por condiciones microclimáticas o por micrositios altamente específicos, o que se evitara la competencia entre las plántulas resultantes.

La segregación del hábitat ha creado la observación de que los ambientes con baja disponibilidad de luz presentan semillas más grandes, pero este patrón no debe ser considerado independientemente de su pertenencia a un grupo taxonómico, ya que las especies de sombra de este género presentaron tamaños de semillas ubicados en el extremo más pequeño de la gama de tamaños que se encuentran dentro del bosque tropical, además de que la especie umbrófila *P.*

aequale mostró uno de los tamaños de semillas más pequeños dentro del género.

Al interior del género, existe al menos un orden de magnitud de 3 en la gama de tamaños de semillas, y el hecho de que no todas las especies que habitan en un ambiente dado tienen el mismo comportamiento de germinación, historias de vida, u otras características que pudieran o no estar relacionados con el tamaño de la semilla, sugiere que mucho de la variación en el tamaño de las semillas podría estar evolutivamente asociada con otros atributos vegetales.

Por otro lado, si se considera a la tasa de crecimiento como una medida relativa de una posible aclimatación a distintos ambientes, solo bajo el dosel, donde las condiciones de luz fueron limitantes y por lo tanto el crecimiento fue lento, el tamaño de las semillas fue importante. En el claro y en el sitio abierto, la tasa de crecimiento fue una función del ambiente más que del tamaño de las semillas.

Con base en las anteriores consideraciones, se puede sugerir que el tamaño de las semillas de las especies de este género, que podría tener efecto sobre su dispersión, así como sobre el establecimiento de las plántulas, la calidad de las semillas y la capacidad de aclimatación de las plántulas de algunas sus especies, le permitirían que ocupar un amplio rango de hábitats.

Sin embargo, es necesario tomar en cuenta que este estudio se realizó bajo condiciones experimentales particulares, ya que se eliminaron por un lado, algunos factores tales como la herbivoría y la caída de hojas y ramas sobre las plántulas, los que en condiciones naturales pueden tener un impacto sobre las plantas cuya magnitud dependerá del tamaño de las plántulas y por lo tanto de las semillas de las cuales provienen.

Otro punto a considerar es que, la plasticidad de las especies podría cambiar con la edad, de manera que estos resultados no se pueden extrapolar a los individuos adultos.

Por otra parte, el hecho de que no se hayan incluido las poblaciones de sol de *P. amalago* y de *P. nitidum*, como fué considerado para *P. hispidum* puede llevar a una visión parcial y por lo tanto poco precisa de la interacción entre el ambiente, el tamaño de las semillas y la sobrevivencia de las plántulas de las especies estudiadas.

En cuanto a la exclusión de variables en los estudios ecofisiológicos como el presente, Jefferies (1984) argumenta que en los estudios comparativos, los datos fisiológicos representan respuestas a corto plazo, a veces obtenidas bajo condiciones atípicas como pueden ser los trasplantes de individuos a ambientes que no son los nativos, o la simplificación de factores que permite examinar las respuestas de los individuos de ambientes contrastantes a un factor ambiental particular. Este autor señala que las respuestas de las plantas a una variable deben ser interpretadas en relación al estatus de esta variable, lo que puede ser útil para explorar las variaciones en las respuestas fisiológicas entre individuos de diferentes poblaciones y conocer así sus respuestas a condiciones controladas o a ambientes neutros, o sus respuestas a posibles perturbaciones del medio ambiente y su plasticidad fenotípica, pero no permiten a los ecólogos de poblaciones determinar las causas subyacentes de la abundancia de los individuos en una condición dada, ya que las técnicas experimentales ecofisiológicas generalmente sacrifican el realismo en busca de la precisión.

BIBLIOGRAFIA

- Antonovics, J. 1976. The nature of the limits to natural selection. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 63: 224-247.
- Augsburger, C. K. 1984a. Light requirements of Neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology*. 72: 777-795.
- Augsburger, C. K. 1984b. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia (Berlin)* 61: 211-217.
- Baker, H. G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*. 53: 997-1010.
- Bazzaz, F. A. 1984. Demographic consequences of plant physiological traits: Some case studies. *En: Perspectives on Plant Population Ecology* (Eds. R. Dirzo y J. Sarukhan. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland Mass. 325-346.
- Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C. R. 1986. *Ecology*. Blackwell Scientific. Oxford.
- Bjorkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. *En: O. L. Lange, P. S. Nobel, S. B. Osmond y H. Ziegler (eds.) Physiological Plant Ecology I, 12 A*. Springer-Verlag Berlin. pp 57-107.
- Bongers, F., Popma, J., Meave del Castillo, J. and Carabias, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio*. 74: 55-80.
- Brokaw, N. 1980. Gap-phase regeneration in a neotropical forest. Ph. D. Theses. University of Chicago.

- Capinera, J. L. 1979. Qualitative variation in plants and insects: effects of propagule size on ecological plasticity. *The American Naturalist*. 114: 350-361.
- Careaga, S. 1989. Efecto de la variación en el tamaño de las semillas sobre el desempeño de plántulas de especies tropicales. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias UNAM. 151 p.
- Cideciyan, M. A. y Malloch, A. J. C. 1982. Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. *Journal of Ecology*. 70: 227-232.
- Chapin, F. S. 1991. *Bioscience*. 41: 29-36.
- Chazdon, R. L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia*. 92: 586-595.
- Chazdon R. L. y Fetcher, N. 1984. Light environments of tropical forest. *En: Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. (Eds. E. Medina, H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes). Junk. The Hague, The Netherlands. pp 27-36.
- Chazdon, R. L. y Field, C. B. 1987. Determinants of photosynthetic capacity in six rainforest *Piper* species. *Oecologia*. 73: 222-230.
- Chazdon R. L., Williams, K. y Field, C. B. 1988. Interactions between crown structure and light environment in five rain forest *Piper* species. *American Journal of Botany*. 75: 1459-1471.
- Denslow, J. S. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*. 12: 47-55.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: A phytocentric overview. *En: Perspectives on Plant Population Ecology* (Eds. R. Dirzo y J. Sarukhan. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland Mass. 141-165 pp.

- Dirzo, R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo*. 97: 33-45
- Dunson, W. A. y Travis, J. 1991. The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist*. 138: 1067-1091.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Martínez-Ramos, M. 1985. La Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y la conservación de las selvas del trópico húmedo. *En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. I. A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo y A. Butanda. Compañía Editorial Continental, México.
- Everit, B. S. 1977. *The analysis of contingency tables*. Chapman and Hall. London.
- Evans, G. C. 1972. *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. Blackwell, Oxford.
- Field, C. B. y Vázquez-Yanes, C. 1993. Species of the genus *Piper* provide a model to study how plants can grow in different kinds of rainforest habitats. *Interciencia*. 18 (en prensa)
- Fleming, T. H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology*. 66: 688-700.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and a synthesis. *The Botanical Review*. 52: 260-299.
- Foster, S. A. y Janson, C. H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*. 66: 773-780.
- Fredeen, A. L., Field, C. B. 1991. Leaf respiration in *Piper* species native to a Mexican rain forest. *Physiologia Plantarum*. 82: 85-92.
- Gómez-Pompa, A. 1966. *Estudios Botánicos en la Región de Misantla, Veracruz*. Instituto

Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, D. F.

- Gómez-Pompa, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotrópica*. 3: 125-135.
- Grime, J. P. y Hunt, R. 1975. Relative growth rate: its range and adaptative significance in a local flora. *Journal of Ecology*. 63: 393-422.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G. y Hunt, R. 1988. *Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Plants and Communities*. Unwin-Hyman.
- Gross, K. L. 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology*. 72: 369-387.
- Gross, K. L. y Smith A. D. 1991. Seed mass and emergence time effects on performance of *Panicum dichotomiflorum* Michx. across environments. *Oecologia*. 87: 270-278.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Harper, J. L., Clatworthy, J. N., Mc Naughton, I. H. y Sagar G. R. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution*. 15: 209-227.
- Healy, M. J. R. 1988. *Glim an introduction*. Oxford Science Publications. Oxford University Press.
- Hegde, S. G., Ganeshaiyah, K. N. y Uma Shaanker, R. 1991a. Fruit preference criteria by avian frugivores-their implications for the evolution of clutch size in *Solanum pubescens*. *Oikos*. 60: 20-26.
- Hegde, S. G., Uma Shaanker, R. y Ganeshaiyah, K. N. 1991b. Evolution of seed size in the bird-dispersed tree *Santalum album* L.: a trade off between seedling establishment and dispersal efficiency. *Evolutionary Trends in Plants*. 5: 131-135.

- Hodgson, J. G. y Mackey, J. M. L. 1986. The ecological specialization of dicotyledonous families within a local flora: some factors constraining optimization of seed size and their possible evolutionary significance. *New Phytologist*. 104: 497-515.
- Hughes, A. P. 1966. The importance of light compared with other factors affecting plant growth. *En: Light as an Ecological Factor (Symp. Brit. Ecol. Soc.)* 6: 121-146. Blackwell Sci. Pub. Oxford.
- Hunt, R. 1978. *Plant Growth Analysis*. Arnold, London.
- Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves: An Introduction to the Functional Approach to Plant Growth Analysis*. Edward Arnold Publishers, London.
- Hunt, R. and Parsons, I. T. 1974. A computer program for deriving growth functions in plant growth analysis. *J. Appl. Ecol.* 11: 297-307.
- Hunt, R. and Parsons, I. T. 1977. Plant growth analysis: further application of a recent curve-fitting program. *J. Appl. Ecol.* 14: 965-968.
- Ibarra-Manríquez, G y Oyama, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of mexican rain forest trees. *American Journal of Botany*. 79: 383-394.
- Jefferies, R. L. 1984. The Phenotype: its development, physiological constraints, and environmental signals. *En: Perspectives on Plant Population Ecology* (Eds. R. Dirzo y J. Sarukhan. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland Mass. pp 347-358.
- Jurado, E., Westoby, M. y Nelson, D. 1991. Diaspore weight, dispersal, growth form and perennality of central australian plants. *Journal of Ecology*. 79: 811-828.
- Kelly, C. K. y Purvis, A. 1993. Seed size and establishment conditions in tropical trees: on the use of taxonomic relatedness in determining ecological patterns. *Oecologia* (en prensa)

- Lambers, H y Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: A research for physiological causes and ecology consequences. *En: Advances in Ecological Research* Vol. 23. M. Begon y A. H. Fitter (eds.). Academic press. 187-261.
- Lei, T. T. y Lechowicz, M. J. Shade adaptation and shade tolerance in saplings of three *Acer* species from eastern North America. *Oecologia*. 84: 224-228.
- Levin, D. A. 1974. The oil content of seeds: an ecological perspective. *American Naturalist*. 108: 193-206.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Pasado, Presente y Futuro. *En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. I. A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo y A. Butanda. Compañía Editorial Continental, México.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. *En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Volumen II. Editorial Alhambra Mexicana, S. A. de C. V. México.
- Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*. 226: 537-539.
- Maun, M. A. y Cavers, P. B. 1971. Seed production and dormancy in *Rumex crispus* L. The effect of removal of cauline leaves at anthesis. *Canadian Journal of Botany*. 49: 1123-1130.
- Mazer, S. J. 1989. Taxonomic, ecological and life-history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecological Monographs*. 59: 153-175.
- Mazer, S. J. 1990. Seed mass of Indiana Dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. *Evolutionary Ecology*. 4: 326-357.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- McCullagh, P. y Nelder, J. A. 1983. *Generalized Linear Models*. Chapman & Hall. London.
- Michaels, H. J., Benner, B., Hartgerink, A. P., Lee, T. D. y Rice, S. 1988. Seed size variation: magnitude, distribution and ecological correlates. *Evolutionary Ecology*. 2: 157-166.
- Miranda, F y Hernández, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.
- Mooney, H. A., Field, C. y Vázquez-Yanes, C. 1984. Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. *En: Medina, E., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes. Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics Task for vegetation*. Science 12. Dr. W Junk Publishers, The Hague.
- Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. 1989. Light effect on seed germination in *Piper* L. *Acta Oecologica. Ecologia Plantarum*. 10: 123-146.
- Pearl, R. 1928. *The rate of living*. Knopf, New York.
- Pickett, S. T. A. 1983. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Tropical Ecology*. 24: 68-84.
- Poorter, H. and Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*. 83: 553-559.
- Popma, J. y Bongers, F. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology*. 7: 85-97.
- Rockwood, L. L. 1984. Seed mass as a function of life form, elevation and life zone in neotropical forests. *Biotropica*. 17: 32-39.
- Roughgarden J. y Diamond, J. 1986. Overview: the role of species interactions in community

- ecology. *En*: J. Diamond y T. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper & Row, New York. pp 333-343.
- Salisbury, E. J. 1942. Seed size and mass in relation to environment. *Proc. Roy. Soc. Lond., Series B: Biol. Sci.* 186: 83-88
- Sánchez-Coronado, M. E., Rincón, E. y Vázquez-Yanes, C. 1990. Growth responses of three contrasting *Piper* species growing in different light conditions. *Canadian Journal of Botany.* 68: 1182-1186.
- Sarukhan, J. 1964. Estudio de la sucesión en un área talada en Tuxtepec, Oax. Tesis Profesional, Fac. de Ciencias, UNAM.
- Smple, K. 1974. Pollination in Piperaceae. *Annals of Missouri Botanical Garden.* 868-871.
- Smith, H. 1982. Light quality, photoperception and plant strategy. *Annual Review of Plant Physiology.* 33: 481-518.
- Sokal, R., y Rohlf, F. J. 1969. *Biometry*. W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- Stebbins, G. L. 1974. *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Stebbins, G. L. 1976. Seed and seedling ecology in annual legumes. I. A comparison of seed size and seedling development in some annual species. *Oecologia Plantarum.* 11: 321-331.
- Tilman, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Tinoco-Ojanguren, C. 1992. Stomatal dynamics and its influence on photosynthetic utilization on sunflecks by two *Piper* species native to contrasting microenvironments. Ph. D.

Thesis. University of California, Davis.

- Tinoco-Ojanguren, C. y Vázquez-Yanes, C. 1985. Diferencias en poblaciones de *Piper hispidum* bajo condiciones de luz contrastantes en una selva alta perennifolia. *En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. I. A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo y A. Butanda. Compañía Editorial Continental, México.
- Tinoco-Ojanguren, C. y Pearcy, R. W. 1993. Dynamics of the stomatal response to light transients and their role on carbon gain: Differences between a gap phase and understory species acclimated to high and low light. *Oecologia* (en prensa).
- Thompson, K. 1987. Seeds and seedbanks. *New Phytologist*. 106: 23-34.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*. 79: 961-971.
- Vázquez-Yanes, C. 1976. Estudios sobre la ecofisiología de la germinación en una zona cálida-húmeda de México. *En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. I. A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo y A. Butanda. Compañía Editorial Continental, México.
- Vázquez-Yanes, C. 1992. La fisiología ecológica de plantas. *Ciencias*. 6: 63-68.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: a review. *En: Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. (Eds. E. Medina, H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes). Junk. The Hague, The Netherlands. pp 37-50.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1992. Effects of litter from a tropical rainforest on

- tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree Physiology*. 11:391-400.
- Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rincón, E., Sánchez-Coronado, M. E., Huante, P., Toledo, J. R. y Barradas, V. L. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology*. 71:1952-1958.
- Walters, M. B. y Field, C. B. 1987. Photosynthetic light acclimation in two rain forest *Piper* species with different ecological amplitudes. *Oecologia*. 72:449-456.
- Westoby, M. Jurado, E. y Leishman, M. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Tree*. 7: 368-372
- Whitmore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*. 70: 526-538.
- Wilbur, H. M. 1977. Propagule size, number and dispersion pattern in *Ambystoma* and *Asclepias*. *American Naturalist*. 111: 43-68.
- Winn, A. A. 1985. Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats. *Journal of Ecology*. 73: 831-840.
- Yunker, T. G. 1958. The Piperaceae - a family profile. *Brittonia*. 10: 1-7.