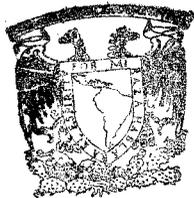


**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**ESTUDIOS SOBRE ECOFISIOLOGIA DE LA GERMINACION  
EN UNA ZONA CALIDO-HUMEDA DE MEXICO**



**BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA**

**T E S I S**

Que para obtener el título de

**DOCTOR EN CIENCIAS**

(BIOLOGIA)

p r e s e n t a

**CARLOS VAZQUEZ - YANES**

**México, D. F.**

**Mayo de 1974**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

"A seed is an end and a beginning; it is the bearer of the essentials of inheritance; it symbolises multiplication and dispersal, continuation and innovation, survival, renewal and birth".

W. Heydecker (1972).

ESTUDIOS SOBRE ECOFISIOLOGIA DE LA GERMINACION EN  
UNA ZONA CALIDO-HUMEDA DE MEXICO<sup>++</sup>

Por Carlos Vázquez Yanes<sup>+</sup>

CONTENIDO

I INTRODUCCION	V DISCUSION
II ANTECEDENTES	1) Latencia foto rregulada
1) Semillas en el suelo	2) Latencia termo rregulada
2) Latencia	3) Velocidad de germinación
3) Temperatura	4) Control de la germinación en <u>Piper</u>
4) Termoperíodo	5) Origen de la flora y de la vegetación secundaria
5) Fuego	6) Dispersión
6) Luz	VI RESUMEN
7) Viabilidad	VII AGRADECIMIENTOS
III MATERIALES Y METODOS	VIII BIBLIOGRAFIA CITADA
1) Recolección	IX APENDICE
2) Pruebas de germinación	
3) Análisis estadístico	
IV RESULTADOS	
1) Especies de diversas familias	
2) Especies del género <u>Piper</u>	

<sup>+</sup> De la Facultad de Ciencias, UNAM.

<sup>++</sup> Este trabajo fue terminado en Enero de 1974 y se presenta como tesis para optar por el Grado de Doctor en Ciencias (Biología). Su realización fué posible gracias al apoyo económico proporcionado por CONACyT, a través del "Proyecto para el Estudio del Proceso de Regeneración de las Selvas Húmedas", y al Proyecto "Flora de Veracruz"; ambos del Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la UNAM.

## INTRODUCCION

El conocimiento científico integral del proceso ecológico denominado sucesión secundaria en las zonas tropicales húmedas, es el objetivo global que enmarca a este trabajo. Dentro de este objetivo, entender la dinámica de las comunidades vegetales serales ocupa un lugar predominante y para lograr esto, uno de los primeros pasos que deben darse, es iniciar el estudio de las semillas en aspectos como producción, dispersión, latencia y viabilidad.

Las preguntas básicas inicialmente planteadas en esta investigación son: ¿existe alguna relación entre la germinación masiva de especies de la vegetación secundaria, en las áreas perturbadas de selva primaria, y el cambio drástico de las condiciones microclimáticas producido por la perturbación?; y si existe, ¿cuáles son los mecanismos básicos que mantienen latentes a esas semillas en el suelo de las selvas primarias?. Con el objeto de resolver parcialmente estas preguntas, en este trabajo se ha partido de una serie de conocimientos básicos sobre la ecofisiología de la germinación, para diseñar una secuencia sencilla de experimentos, con el objeto de conocer la respuesta expresada en germinación de las semillas de un conjunto de 28 especies características, en su mayoría, de las primeras etapas sucesionales de la selva alta perennifolia de la región de "los Tuxtlas" Veracruz.

La respuesta de las semillas, expresada a través de la germinación, se ha estudiado básicamente en condiciones experimentales de laboratorio y en relación con factores físicos del medio

ambiente; o sea, luz y temperatura. Colateralmente se ha obtenido información sobre otros aspectos de la biología reproductiva de las especies. Toda la información obtenida ha sido finalmente utilizada para elaborar algunas hipótesis sobre el comportamiento de las semillas en relación con cierto número de hechos conocidos, observados en el transcurso de la sucesión.

#### ANTECEDENTES

##### Semillas en el suelo

Cualquier muestra de suelo fértil tomada en el campo, que se coloque en recipientes adecuados formando una capa delgada y en condiciones propicias de humedad, temperatura y luz, se cubre rápidamente de plántulas originadas por las semillas presentes en la muestra (Harper, 1959). Este tipo de experimento ha sido realizado por muchos investigadores, principalmente en países templados, con el objeto de conocer la población de semillas viables de plantas arvenses existentes en el suelo de los campos de cultivo, como puede constatarse en la revisión bibliográfica del trabajo de Guevara (1971). Usando la misma técnica, es posible efectuar observaciones importantes sobre la ecología de las semillas en el suelo; por ejemplo, los experimentos de Wesson y Wareing (1969a) con muestras de suelo colocadas en condiciones de luz y oscuridad, demostraron que la luz es el principal factor que induce la germinación de las semillas de muchas hierbas comunes en los campos de cultivo, aun cuando

esas semillas, colectadas por los medios habituales, parecieran no ser fotoblásticas en pruebas de germinación efectuadas en el laboratorio (Wesson y Wareing, 1969b).

Los estudios de la misma índole, realizados por Guevara y Gómez-Pompa (1972) en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Ver., demuestran que en los suelos de zonas cubiertas de vegetación, ya sea primaria o secundaria, existe un denso "potencial florístico" formado principalmente por semillas de plantas predominantes en la vegetación secundaria de las primeras etapas sucesionales y que el número de semillas de especies de la vegetación primaria es mucho menor, como puede verse en la tabla 1, elaborada por dichos autores (loc. cit.). Estas semillas, que aparentemente se mantienen latentes en el suelo, germinan con relativa rapidez cuando las condiciones microclimáticas características de la selva tropical o de las zonas de vegetación secundaria, con una cubierta vegetal ya ampliamente desarrollada, son cambiadas por condiciones microclimáticas similares a las que existen en una zona recién perturbada o desmontada.

En los trabajos previos de Symington (1933) en Malaya y de Keay (1960) en Nigeria, se habían obtenido resultados similares. Como conclusión a su trabajo Keay dice: "when a mature forest is cleared and specially when the soil is disturbed, a large number of seral species spring up". "A simple preliminary experiment shows that the seeds of many of these species may lie in the soil beneath the closed forest". "Only a very small proportion of tree species

TABLA 1

ESPECIES DETECTADAS EN MUESTRAS DE SUELO

Según Guevara y Gómez-Pompa (1972).

<u>Especies primarias</u>	Suelos con vegetación primaria	Suelos con vegetación secundaria
<u>Enterolobium cyclocarpum</u>	+	
<u>Sapium lateriflorum</u>	+	
<u>Turpinia occidentalis</u>	+	
<u>Brosimum alicastrum</u>		+
Lauraceae (no identificada)		+
<u>Especies secundarias</u>		
<u>Ageratum conyzoides</u>	+	+
<u>Amaranthus hybridus</u>	+	+
<u>Bidens pilosa</u>	+	+
<u>Clibadium arboreum</u>	+	+
<u>Eupatorium sp.</u>	+	+
<u>Eupatorium macrophyllum</u>	+	+
<u>Heliocarpus aff. donnell-smithii</u>	+	+
<u>Iresine celosia</u>	+	+
<u>Neurolaena lobata</u>	+	+
<u>Panicum trichoides</u>	+	+
<u>Piper umbellatum</u>	+	+
<u>Phytolacca decandra</u>	+	+
<u>Robinsonella mirandae</u>	+	+
<u>Solanum cervantesii</u>	+	+
<u>Vernonia aff. deppeana</u>	+	+
<u>Axonopus compressus</u>	+	
<u>Belofia campbellii</u>	+	
<u>Cecropia obtusifolia</u>	+	
<u>Costus spicatus</u>	+	
<u>Croton draco</u>	+	
<u>Desmodium adscendens</u>	+	
<u>Erechtites hieracifolia</u>	+	
<u>Eupatorium pycnocephalum</u>	+	
<u>Mirabilis jalapa</u>	+	
<u>Pleuranthodendron mexicana</u>	+	
<u>Sida acuta</u>	+	
<u>Trema micrantha</u>	+	
<u>Acalypha schiedeana</u>		+
<u>Cirsium mexicanum</u>		+

---

<u>Especies secundarias</u>	Suelos con vegetación primaria	Suelos con vegetación secundaria
<u>Clibadium grandifolium</u>		+
<u>Dioscorea sp.</u>		+
<u>Emilia sonchifolia</u>		+
<u>Eupatorium pensamalense</u>		+
<u>Euphorbia heterophylla</u>		+
<u>Heliocarpus appendiculatus</u>		+
<u>Jacobinia sp.</u>		+
<u>Lasiacis papillosa</u>		+
<u>Mikania micrantha</u>		+
<u>Paspalum sp.</u>		+
<u>Physalis pubescens</u>		+
<u>Solanum nigrum</u>		+
<u>Solanum torvum</u>		+
<u>Spigelia palmeri</u>		+
<u>Urera caracasana</u>		+
<u>Verbesina greenmani</u>		+

---

which came up from the soil in this experiment were economic timber species".

Con estos hechos en mente, resulta evidente que una segunda aproximación al estudio de los mecanismos que las especies han desarrollado para mantenerse latentes en el suelo, consiste en el estudio de la ecofisiología de las semillas de especies índices en la sucesión.

### Latencia

La presencia de un período de interrupción del crecimiento y disminución del metabolismo durante el ciclo vital, es una estrategia adaptativa de supervivencia frente a condiciones ambientales desfavorables que se presenta en gran parte de los seres vivos. En las plantas superiores puede existir latencia o interrupción del crecimiento en el tejido meristemático, así como en las semillas.

Harper (1959) ha definido tres tipos de latencia en las semillas; estas definiciones han sido ampliadas y comentadas por muchos autores como Barton (1965a), Wareing (1966), Amen (1968), Côme (1968a) y Roberts (1972); son las siguientes:

1) Latencia innata o endógena. Se presenta en el momento en el que el embrión cesa de crecer cuando aun está en la planta madre, hasta que el impedimento endógeno cesa y las semillas están en condiciones de germinar en cuanto se presentan las condiciones ambientales adecuadas para ello. La presencia de inhibidores químicos de la germinación en el embrión es probablemente la causa

principal de esta latencia (Wareing, 1965). La duración de la latencia innata puede ser muy variable según la especie, é incluso en algunos casos entre las semillas de un mismo individuo, ya que no es raro en ciertos habitats de precipitación anual variable, como como algunos desiertos (Koller, 1969), encontrar plantas con latencias polimórficas que son una adaptación a ese tipo de condiciones ambientales.

2) Latencia inducida o secundaria. Este tipo de latencia puede producirse cuando las semillas en condiciones de germinar se encuentran en un medio que presenta alguna característica muy desfavorable, como poco oxígeno, mucho CO<sub>2</sub>, temperatura alta, etc. En estos casos, las semillas pueden caer en un estado de latencia secundaria en el que ya no pueden germinar a pesar de continuar vivas. En algunos casos este tipo de latencia puede romperse por medio de un estímulo hormonal.

3) Latencia impuesta o exógena. Esta latencia se presenta en la naturaleza en semillas aptas para germinar, incluso en condiciones adecuadas de humedad y temperatura media, pero que continúan latentes por falta de luz, termoperíodo adecuado, oxígeno o de algún otro factor. Esta es la latencia que generalmente presentan las semillas que se encuentran en el suelo y que germinan después de una perturbación que modifique el régimen lumínico o el contenido de oxígeno (Roberts, 1972). Un tipo diferente de latencia impuesta es el que presentan las semillas almacenadas en condiciones artificiales.

Según Harper et al (1970) el significado ecológico de

la latencia es: "The special advantages of dormancy are that it enables members of a population to remain insulated from recurrent or sporadic environmental hazards and so ensures the continuation of the population through seasons unfavorable for growth or environmental catastrophes to which the growing plant is not adapted". As a dormant unit the seed makes negligible demands on environmental resources". It is commonly desiccated and therefore of low weight". The common association of the dispersal phase with dormancy is therefore expected amongst land plants though not necessarily in water plants".

En el caso de la sucesión secundaria, es posible añadir a las estaciones desfavorables y catástrofes ambientales mencionadas por Harper et al (loc. cit.) que la latencia de las semillas permite además en las especies sobrevivir a las fases sucesionales inadecuadas para su establecimiento y crecimiento y, por lo tanto, es de esperarse que las condiciones especiales de cada habitat a través de la sucesión, hayan conducido a una cierta selección de las plantas con el tipo de latencia más adecuado para una rápida respuesta a los cambios del medio ambiente.

La conservación de semillas viables en el suelo es un problema de extraordinaria complejidad, ya que está relacionado con muchos factores físicoquímicos y bióticos que interactúan entre sí (Roberts, 1972), por lo que el estudio de la relación entre microclima, latencia y germinación que se aborda en este trabajo, ayudará sólo parcialmente a la comprensión de los mecanismos de supervivencia de las semillas en el suelo y su papel en la sucesión.

### Temperatura

Como los cambios que ocurren en las semillas que germinan comprenden procesos metabólicos que se producen en estrecha relación con la temperatura, su efecto se expresa finalmente en el porcentaje o en la velocidad de germinación (Lang, 1965); sin embargo, las temperaturas óptima, máxima y mínima y el intervalo térmico en el que las semillas pueden germinar son características sujetas a selección natural, por lo que con frecuencia se presentan como adaptaciones muy claras a los habitats en los que las plantas se desarrollan.

Las temperaturas que regulan la germinación de las plantas varían en relación con la distribución geográfica, incluso en especies cercanas o dentro de una misma especie (Thompson, 1968, 1970b, 1972). En zonas templadas o frías, en muchos casos se ha visto que las semillas sólo germinan en los intervalos de temperaturas que caracterizan precisamente a las épocas del año más favorables o adecuadas para el establecimiento de las plantas; por ejemplo, en muchas de las especies estudiadas por el grupo de C.C. Baskin y J. M. Baskin et al (1969a, 1969b, 1970, 1971a, 1971b, 1972) en las ciénagas de Tennessee.

Muchos fisiólogos han considerado que las temperaturas cardinales (máxima, mínima y óptima) son parámetros fisiológicos muy útiles en el estudio de la germinación (Lang, 1965); sin embargo, presenta dificultades el tratar de fijar en forma precisa las temperaturas cardinales de una especie, ya que con frecuencia estas varían en relación con el estado de maduración de las semillas (Lang,

1965; Stokes, 1965; Thompson, 1970c) o son difíciles de detectar debido a la lentitud de la germinación a ciertas temperaturas. En algunas plantas como Jussiaea suffruticosa existen además respuestas bimodales en relación con la temperatura (Wulff et al, 1972). Normalmente la búsqueda de las temperaturas cardinales de las especies, se ha realizado utilizando estufas o cámaras a temperatura constante. El uso de una placa de gradiente térmico puede ser también muy útil para ese propósito, así como para conocer el intervalo térmico de germinación. Utilizando un dispositivo de ese tipo, Wagner (1967) encontró, en 4 especies de Plantago del estado de New York, que el intervalo térmico de cada especie correspondía claramente a las temperaturas medias de las épocas de establecimiento de las especies; dos de ellas en verano a temperatura alta y dos en otoño a baja temperatura.

En las zonas de selva tropical húmeda, el estudio de las temperaturas cardinales o del intervalo térmico de germinación no puede tener el mismo sentido que en las zonas en las que existe una fluctuación estacional muy marcada de la temperatura. En regiones tropicales de baja altitud cubiertas por vegetación densa perennifolia, el suelo es prácticamente isotermal a lo largo del año, en tanto que las temperaturas de los suelos desnudos de vegetación presentan una fluctuación diaria muy marcada en la capa superficial durante los días despejados (Guevara y Gómez-Pompa, 1972). Seguramente en esos medios ambientes las temperaturas cardinales y el intervalo térmico de germinación no están sujetos al mismo tipo de presiones de selección que se han observado en regiones templadas o

frías, o sea, en relación con la estacionalidad de la temperatura, sino más bien con las condiciones microclimáticas propicias para el establecimiento de las plantas. Obviamente, este tipo de selección también es posible en cualquier otro clima.

### Termoperíodo

En condiciones naturales las semillas rara vez se encuentran continuamente a una misma temperatura durante largos períodos de tiempo. Muchos fisiólogos han experimentado con termoperíodos en pruebas de germinación y en muchas especies se ha observado que una o varias alternancias de temperatura pueden favorecer o disparar la germinación (Harrington, 1923; Morinaga, 1926; Davis, 1939; Thompson, 1970d). En ocasiones el proceso fisiológico que induce la germinación puede ser complementario al requerimiento de luz y la germinación total sólo se obtiene cuando fotoperíodo y termoperíodo actúan simultáneamente o, al menos, en forma combinada (Toole et al., 1955; Susuki, 1969; Thompson, 1970d). En otros casos como en Poa pratensis pueden provocar la germinación, en obscuridad, de semillas fotoblásticas (Toole y Borthwick, 1971) y en otras plantas como en Cynodon dactylon y Typha latifolia, el efecto de la alternancia de temperatura parece tener relación con la hidratación de las semillas, pues la escarificación de éstas es suficiente para permitir la germinación a temperatura constante (Morinaga 1926).

Los cambios físicoquímicos producidos por el termoperíodo y que conducen a la desaparición de la latencia, seguramente pueden ser de muy diversa naturaleza según la especie y, por lo general

se conocen mal, por lo que la interpretación dada por Cohen (1958) al fenómeno, como conclusión a un trabajo sobre semillas de lechuga, posiblemente continúa siendo válida para muchas especies. Este autor dice que "In lettuce seeds there is an organized structure or a complex macromolecular arrangement that prevents germination in a fraction of the seeds". "This structure is destroyed rapidly by elevating the temperature. The destruction is an irreversible one, or allows an irreversible process to take over and initiate the germination". "The nature of this structure is unknown, it may be an inactive precursor of an enzyme that liberates the enzyme following the temperature rise". "Alternatively, the structure may be a membrane separating certain reactants within the seed". "Destruction of the membrane or a change in its permeability following the temperature change allows the reactants to mix and germination can be initiated".

Los datos aportados por Harrington (1923), Benedict y Robinson (1946), Koller et al. (1962), Thompson (1970d), Lindawer y Quinn (1972), etc., permiten suponer que en condiciones naturales los termoperíodos que se producen en la superficie del suelo, tienen influencia en la germinación de ciertas semillas en condiciones naturales y que existen especies que a través del termoperíodo regulan su germinación; por otra parte, los resultados obtenidos por Ellern y Tandnor (1967) para semillas de especies de pastizales, parecen demostrar que la estimulación por termoperíodo no es siempre necesaria para la germinación, aun cuando pertenezcan a comunidades en las que regularmente existe un marcado termoperíodo a nivel del suelo.

En algunos casos, el ácido giberélico puede inducir la germinación de semillas que normalmente requieren de alternancia de temperatura (Tager, 1961).

### Fuego

El fuego es un factor ambiental que ha sido introducido por el hombre en las regiones de selva tropical húmeda, pues al parecer los fuegos naturales son muy poco frecuentes o no existen en estas comunidades (Budowski, 1959); sin embargo, actualmente el fuego ha actuado y está actuando cada vez en mayor escala sobre el medio ambiente tropical húmedo, debido a las prácticas agrícolas características de la agricultura nómada y a que los incendios forman parte de las operaciones de mantenimiento de pastizales y campos de cultivo colindantes con las selvas (Bartlett, 1956; Batchelder y Hirt, 1966; Batchelder, 1967).

Se ha observado que diversas especies vegetales poseen semillas capaces de tolerar altas temperaturas y aumentar su germinación bajo el efecto de éstas. Especies con estas características son frecuentes en comunidades tales como sabanas tropicales y los pastizales templados (Daubemire, 1971), en ciertos bosques de coníferas (Ahlgren y Ahlgren, 1960; Cushwa et al, 1963) y en otras zonas en las que los fuegos son frecuentes y en las que la existencia de incendios periódicos ha sido un importante factor de selección sobre ciertas características anatómicas y fisiológicas de plantas que contribuyen en gran medida, a la estabilidad y mantenimiento de este tipo de comunidades que Muntch (1970) ha denominado

"pirófilas".

Cierto número de experimentos realizados en condiciones controladas por muchos investigadores; entre otros, Wright (1931), Stone, y Juhren (1951), Went et al (1952), Capon y Van Ashdall (1967), Cushwa et al (1968), Chawan (1971), han demostrado que las temperaturas altas inician la germinación de ciertas semillas; tal es el caso, por ejemplo, en Rhus ovata de los chaparrales de California, en Cassia nictitans, según Stone y Juhren (1951) de los pinares del sureste de Estados Unidos (Cushwa et al, 1968) y en varias especies de Sida en la India (Chawan 1971). Por el contrario, en los experimentos de González (1967) con trece especies de las sabanas venezolanas, en las que los incendios son frecuentes, no se detectó ningún efecto benéfico de las altas temperaturas sobre la germinación, a pesar de que en esos pastizales naturales de las zonas tropicales húmedas, el fuego parece tener gran importancia en el proceso de formación y mantenimiento (Budowski, 1956, Vareschi, 1962, Blydenstein, 1968 ; Daubenmire, 1972) y en algunas sabanas antiguas como las del centro de Venezuela, muchas plantas presentan profundas modificaciones anatómicas que les permiten sobrevivir a los incendios (Tamayo, 1962).

En la selva tropical húmeda no existen noticias de la existencia de especies con semillas capaces de sobrevivir y germinar después de haber sido expuestas a altas temperaturas. Por el contrario, los experimentos de Brinckman y Vieira (1971), indican que las especies de la selva primaria de Costa Rica cuyas semillas se utilizaron para conocer el efecto del fuego sobre su viabilidad,

resultaron ser muy susceptibles a las temperaturas altas.

No se dispone de información acerca del efecto de la temperatura alta entre las especies de la vegetación secundaria. Es muy probable que la existencia de fuegos más o menos frecuentes en las zonas forestales del trópico húmedo, haya favorecido a ciertas plantas o permitido la migración hacia esas zonas, de especies provenientes de comunidades pirófilas tropicales o templadas y que estas plantas actualmente formen parte de la vegetación secundaria de áreas quemadas.

Es muy probable que todas las semillas resistentes al calor presenten latencias de tipo tegumentario producida ya sea por la presencia de un tegumento impermeable al agua (Barton, 1965b) o, en otros casos por la de un tegumento que impide el paso del oxígeno hacia el embrión (Côme, 1968b). La estructura del tegumento cambia con el calentamiento húmedo o seco a temperaturas variables según la especie, lo cual permite la entrada del agua al interior de la semilla (Barton, 1965b). Este tipo de latencia es particularmente frecuente entre las leguminosas (Fordham, 1965).

La latencia de inducción tegumentaria puede cesar también por medio de escarificación mecánica del tegumento o por el tratamiento con ácidos que, en condiciones naturales, pueden ser producidos por la acción de los animales dispersores o durante el período en que las semillas permanecen latentes en el suelo. Una ventaja importante que la latencia tegumentaria confiere a las semillas frente a las temperaturas altas consiste en que los compues

tos más lábiles al calentamiento que contienen las células, como por ejemplo ciertas enzimas y nucleoproteínas, se encuentran casi deshidratadas antes y durante el calentamiento y esto aumenta grandemente su resistencia a la desnaturalización, ya que la imbibición de la semilla comienza después de la escarificación térmica.

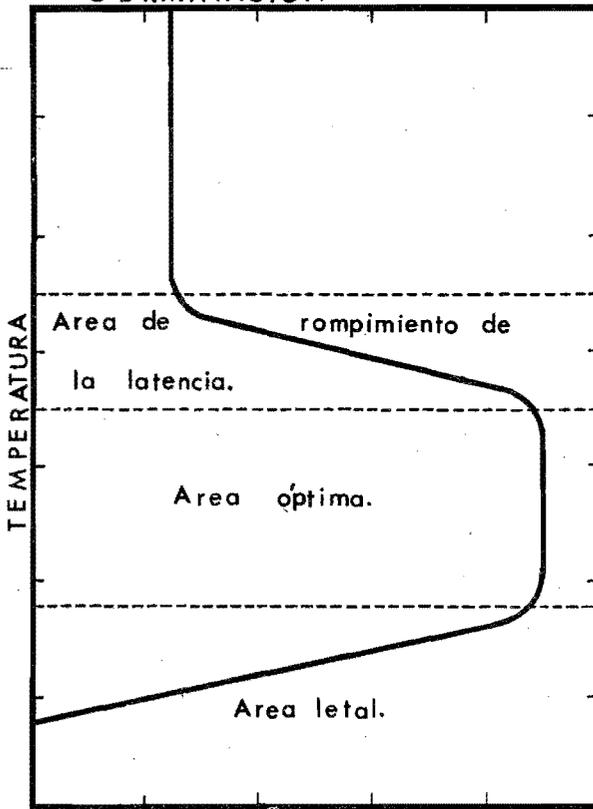
El diagrama propuesto por Martín y Cushwa (1966) que se presenta en la figura 1, esquematiza el efecto del calentamiento sobre las semillas, utilizando los parámetros temperatura de calentamiento y porcentaje de germinación y es aplicable a semillas con latencia tegumentaria, por lo que puede ser usado como modelo para el diseño de experimentos de laboratorio.

### Luz

El estudio del efecto de la luz sobre la germinación, se ha mantenido en el primer plano del interés de los fisiólogos durante mucho tiempo. La cantidad de información disponible en este campo es actualmente muy grande, como puede constatarse en los trabajos de recopilación y síntesis de conocimientos realizados por autores como: Evenari (1965), Borthwich (1965), Black (1969), Mancinelli (1969) y Toole (1973). La fotoinducción o fotoinhibición de la germinación es uno de los casos más claros de control de un proceso fisiológico por un factor ambiental.

No se sabe cuántas especies de plantas superiores presentan semillas fotoblásticas, ya que la fisiología de las semillas de la gran mayoría de las plantas no ha sido investigada; sin embargo, existen evidencias que indican que el porcentaje de espe-

FIGURA 1. RELACION: CALOR/GERMINACION  
GERMINACION



cies con semillas fotoblásticas es particularmente alto entre las plantas anuales; por ejemplo, el 70% de las 964 especies estudiadas por Kinsel en 1927 en Alemania y el 64% de las 116 estudiadas por Kosahara en 1940 en Japón, requirieron de luz para germinar (Isikawa, 1962). Según Come (1970) el 70% de las especies cuyas semillas se han investigado, tienen fotosensibilidad positiva (son estimuladas por la luz blanca), el 25% de las especies tienen fotosensibilidad negativa (son inhibidas por la luz blanca), y solo el 5% son indiferentes. Estos valores seguramente cambiarán al aumentar los datos disponibles, pues se desconoce la fotosensibilidad de la mayor parte de las especies, principalmente las de porte arbóreo, de semillas grandes o medianas entre las que seguramente se encuentran la mayor parte de las indiferentes a la luz. En ciertas familias, como la de las leguminosas y muchas gramíneas, hay un alto porcentaje de especies con semillas indiferentes a la luz, según Chouard (en Come, 1970, p. 80).

Los trabajos realizados por Akkermans y van Roodenburg (1968) con plantas herbáceas de Venezuela, indican también un alto porcentaje de especies con semillas fotoblásticas.

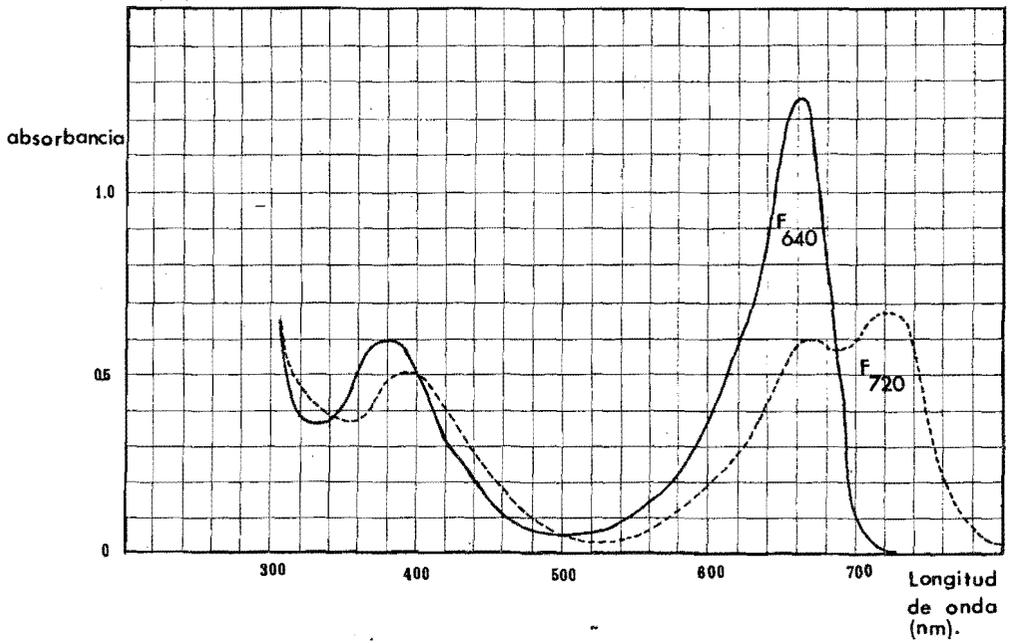
Otro aspecto de gran interés con relación al fotoblastismo de las semillas, es que los experimentos de Wesson y Wareing (1969b) han demostrado que muchas especies con semillas aparentemente no fotoblásticas, cuando éstas se encuentran en muestras de suelo colectado en el campo, pueden presentar un fotoblastismo muy marcado, lo cual indica que esta condición se puede desarrollar después de que las semillas han permanecido por un tiempo latentes

en el suelo.

Sólo tres regiones del espectro luminoso tienen acción sobre la germinación; corresponden exactamente a la franja de 640 nanómetros (rojo), 720 nanómetros (rojo lejano) y también se han registrado algunos efectos mucho menos claros, producidos por la luz comprendida entre 400 y 500 nanómetros (Jacques, 1968). Tanto el rojo como el rojo lejano son absorbidos por un compuesto denominado fitocromo que es una cromoproteína aparentemente localizada principalmente en el condrioma (Côme, 1970) y que en su forma activa interviene en procesos respiratorios (Rollin, 1970). La conversión del fitocromo inactivo (P640) a fitocromo activo (P720) se lleva a cabo por lo general bajo el efecto de la luz roja y la reacción opuesta bajo el efecto del rojo lejano, lo que corresponde exactamente al espectro de absorción de esta sustancia en cada una de sus formas (ver la figura 2). Esta reacción de conversión en ambos sentidos está relacionada y puede ser modificada o controlada por otros factores ambientales como temperatura, termoperíodo, intensidad de luz, fotoperíodo, y cantidad de rojo en relación con el rojo lejano presente, o sea lo que se ha denominado relación  $R/RL$ . De la cantidad de fitocromo activo presente en una semilla en el momento de su liberación depende si ésta puede germinar en la obscuridad o requerirá de luz para iniciar el proceso (Toole, 1973).

El fitocromo interviene además en el control de muchos otros procesos fisiológicos en las plántulas o en las plantas adultas; como son el crecimiento en longitud o la floración (Rollin,

FIGURA 2. ESPECTRO DE ABSORCION DEL FITOCROMO  
(SEGUN TOOLE 1973).



1970). Su acción se realiza en la germinación probablemente por alguno de tres mecanismos diferentes: la activación de ciertos genes, la inducción de la síntesis de ácido giberélico o el cambio en la permeabilidad en ciertas células (Black 1972).

Normalmente la conversión del fitocromo se realiza a muy bajas intensidades de luz en semillas pequeñas; sin embargo, el fotoperíodo y la temperatura tienen influencia directa en el resultado final del proceso, expresado en porcentaje y velocidad de germinación. En zonas templadas se ha visto que las semillas de muchas especies responden al fotoperíodo, encontrándose casos en los que germinan mejor o sólo en días cortos o en fotoperíodos especiales (Evenari, 1965). Prácticamente no existe información para zonas tropicales al respecto.

Existen muy pocos trabajos realizados con el objeto de interpretar el significado ecológico de la germinación fotoinducida. Cuming (1963) en su amplio estudio sobre la germinación en Chenopodium, en relación con la luz y la temperatura concluye: "Changes in the ratio of red to far red spectral energies that occur under natural conditions may have an important ecological significance". "Since the ratio of red to far red radiation in sun light is lowered by transmittance through green vegetation, it is postulated that, because of this, germination in areas shaded by green plants can be more restricted than in a normal daylight".

Los experimentos realizados por Taylorson y Borthwick (1969) utilizando luz filtrada a través de hojas frescas de diversas especies de plantas, mostraron que el espectro característico

de ese tipo de luz no favorece la germinación de varias especies de hierbas y que puede inhibir la germinación de semillas previamente estimuladas con luz blanca. Black (1969) utilizando hojas de Tilia europea como filtros biológicos de luz, obtiene también inhibición de la germinación de semillas de lechuga de la variedad Grand Rapids. Este autor encontró que la máxima transmisión de luz a través de esas hojas se encuentra a 730 nanómetros de longitud de onda. En otra publicación posterior Black (1972) afirma: "Phytochrome can be used by the seeds to measure the light quality of its surroundings. "In some environments the light is rich in far red wavelengths". "Most light requiring seeds, at least those needing a fairly high level of P720, will not germinate in light of this quality". "It seems likely that this control mechanism is partially or completely responsible for the regulation of germination in forest or amongst vegetation". "It probably accounts for the carpet that quickly appears after a wood has been felled or severely thinned, allowing the red wavelengths of sunlight to enter".

De lo anterior se deduce que la calidad de luz puede ser uno de los factores ambientales más efectivos en el control de la germinación de semillas de plantas colonizadoras o de la vegetación secundaria.

Otro factor que puede conducir a la germinación masiva de semillas fotoblásticas presentes en el suelo, es el disturbio o modificación de la estructura del suelo que provoque la exposición de las semillas a la acción de la luz (Sauer y Struik, 1964). Estos cambios pueden estar relacionados con la destrucción o lavado

de la cubierta orgánica del suelo o con diversas prácticas agrícolas. Su efecto sobre la germinación seguramente tiene gran importancia durante las primeras etapas de la sucesión.

### Viabilidad

Las semillas pueden mantenerse viables por períodos muy variables de tiempo dependiendo de la especie o de las condiciones de almacenamiento. Este aspecto de la fisiología de las semillas tiene gran importancia para el manejo adecuado de los recursos vegetales y por ese motivo, han sido publicados numerosos trabajos sobre el tema; sin embargo aun se desconocen muchos de los aspectos más importantes de la viabilidad de las semillas, como por ejemplo, los factores que influyen sobre la duración de la viabilidad en el suelo.

Las semillas de más larga viabilidad conocida son las de Lupinus articus que germinaron después de miles de años de almacenamiento natural (Porsild y Harrington, 1967).

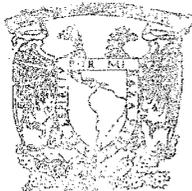
Se han realizado varias investigaciones a largo plazo con semillas de muy diversos orígenes, con el objeto de conocer en forma precisa y con un control adecuado de las condiciones de almacenamiento, la duración de la viabilidad registrando regularmente los cambios en la capacidad de germinación mediante muestreos escalonados. Entre los experimentos a largo plazo montados en condiciones absolutamente artificiales, destaca el de Went y Munz (1949) (Went, 1969) que utilizaron inicialmente semillas de 113 especies, la mayoría de ellas provenientes de los desiertos de Cali-

fornia. El experimento duró 20 años y la condición más adecuada para el mantenimiento de un mayor número de semillas viables fue el almacenamiento en seco al vacío. Otro famoso experimento de viabilidad realizado en condiciones más naturales de almacenamiento, fue el de Beal que tuvo una duración de 90 años y fue realizado con semillas de 23 especies de plantas de Michigan. Las semillas se colocaron en frascos destapados que contenían arena húmeda y que fueron enterrados en un montículo arenoso al descubierto (Darlington y Steinbauer, 1961). Después de 90 años permanecía viable un 20% de las semillas de Verbascum blattaria que germinaron al ser expuestas a la luz (Kivilaan y Bandurski, 1973). Otro experimento fue el de Duvel, en Virginia, realizado en condiciones de almacenamiento prácticamente naturales pues este investigador empleó semillas de 107 especies de plantas de cultivo y las colocó en suelo estéril dentro de macetas cubiertas con tapas de barro y luego enterradas a diferentes profundidades. Después de 39 años aun germinaron semillas de 38 especies cuando se colocaron en condiciones adecuadas de luz y humedad o cuando, como en algunos casos, se escarificaron (Toole y Brown, 1946). En regiones tropicales sólo se ha realizado un experimento a largo plazo como los anteriormente citados; es el de Juliano (1940) en Filipinas, en el que se emplearon semillas de 23 especies de plantas ruderales herbáceas o arbustivas. El experimento tuvo una duración de 6 años, se montó en forma muy similar al de Beal y los frascos se enterraron destapados e invertidos en terreno descubierto. Al finalizar el experimento 11 de los frascos (1 frasco por especie) que aun quedaban enterrados,

contenían semillas viables. Entre las especies que presentaron más larga viabilidad están algunas que existen también en la estación de Biología Tropical de los Tuxtlas; estas son: Ageratum conyzoides, Mimosa pudica y Sida acuta.

Probablemente el método más adecuado para conocer la duración de la viabilidad de semillas en el suelo es el muestreo de suelos de antigüedad conocida para buscar en ellos poblaciones viables de semillas. Empleando este procedimiento Ødum (1965) en Dinamarca encontró semillas viables de Chenopodium album y de Spergula arvensis de más de 1700 años de antigüedad en suelos moderadamente húmedos y deficientes en oxígeno, bajo edificaciones antiguas.

Para las especies arbóreas de zonas templadas la información sobre viabilidad de semillas, en condiciones artificiales y controladas de almacenamiento es muy abundante, como puede verse en las recopilaciones de datos realizadas por Holmes y Buszewicz (1958), Barton (1961) y Moreno Casasola (1973), en contraste, se conoce muy poco sobre la viabilidad de esas semillas cuando se encuentran en el suelo en condiciones naturales. En cuanto a las zonas tropicales por el contrario, los datos sobre viabilidad de semillas son muy escasos para cualquier condición de almacenamiento (Moreno Casasola 1973); a pesar de ello, numerosos autores que han trabajado en selvas tropicales húmedas mencionan en sus obras, como resultado de sus observaciones de campo o repitiendo lo afirmado por autores anteriores, que las semillas de árboles de la selva lluviosa primaria se caracterizan por tener latencia muy breve



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA

y viabilidad muy corta y que germinan rápidamente al llegar al suelo aunque por lo general una gran parte de las semillas es eliminada por los depredadores (Richards, 1952; Shulz, 1960; Budowski, 1965; van der Pijl, 1969; Baur, 1968).

Del trabajo de Dent (1948) y de la recopilación de Moreno-Casasola (1973) y sus experimentos de germinación con seis especies, se desprende que la idea generalmente aceptada de la corta viabilidad de las semillas de los árboles de las selvas tropicales húmedas primarias, parece ser estadísticamente cierta. Esto puede tener muchas implicaciones para la conservación de las selvas tropicales (Gómez-Pompa et al, 1972) y, asimismo, es fundamental para el entendimiento del proceso sucesional, ya que parece haber una diferencia estadística básica en el tipo de latencia y la duración de la viabilidad entre las especies de las primeras etapas sucesionales y las de la selva primaria.

La duración de la viabilidad, al igual que la de la latencia de las semillas, es determinante de las posibilidades de supervivencia de las especies en cierto medio ambiente; pero en algunos habitats, cierta duración de la viabilidad puede no estar sujeta a presiones de selección tan intensa como lo está en otros. Por ejemplo, para las plantas heliofilas de la vegetación secundaria, incapaces de sobrevivir en las condiciones microclimáticas y de competencia que caracterizan a la selva tropical, el poseer semillas con algún tipo de latencia y una viabilidad prolongada, permite la supervivencia de la especie como semilla, hasta que se presenta un cambio ambiental en algún lugar de su área de dispersión que les

permita establecerse y reproducirse dando origen a nuevas semillas exploradoras. En cambio, las plantas de la selva primaria, que ocupan un habitat más continuo y estable, pueden presentar una duración variable de la viabilidad de las semillas, ya que de ello no depende radicalmente la supervivencia de la especie; sin embargo, dadas las condiciones especiales de crecimiento que enfrentan las plántulas en los primeros momentos de su vida en el obscuro suelo de la selva, el poseer abundantes reservas en las semillas, les da a las plántulas la posibilidad de alcanzar cierto desarrollo que favorece su establecimiento inicial, independientemente de la disponibilidad de recursos externos. Esto podría explicar el por qué las especies con semillas más grandes, con mayor cantidad de reservas, han sido favorecidas por la selección natural entre las plantas de la selva primaria y, además, -dado que las posibilidades de depredación de semillas grandes son mayores-, el por qué las semillas tienden a germinar rápidamente dando origen a plántulas metabólicamente más activas y que, por lo tanto corren menos peligro de desaparecer a causa de la depredación.

Se puede suponer que en las condiciones de la selva tropical ha habido una cierta transferencia de funciones de la semilla a las plántulas o plantas jóvenes por lo que respecta a la conservación de poblaciones viables pero latentes de plántulas, cuyo crecimiento aparentemente puede detenerse indefinidamente o ser muy lento antes de alcanzar la madurez. De lo anterior existen evidencias aportadas por Okali (1972) y Gómez-Pompa (datos inéditos) que demuestran que en varias especies de árboles como Poulsenia armata



caena glauca, Ochroma lagopus, etc., presentan semillas viables después de más de 23 años de almacenamiento.

Las familias de plantas que se caracterizan por tener especies con semillas de muy larga viabilidad en condiciones artificiales de almacenamiento son Leguminosae, Nymphaeaceae y Malvaceae en las que generalmente la larga viabilidad está relacionada con la presencia de una testa, endocarpio o mericarpio impermeables (Dent 1942).

#### MATERIALES Y METODOS

La secuencia seguida en el transcurso de esta investigación se presenta en el diagrama de flujo de la figura 3, el cual fue diseñado para dar a la experimentación un ordenamiento lógico y obtener el máximo de información comparable de cada especie mediante un mínimo de manipulaciones experimentales.

Las peculiaridades de cada uno de los pasos de la investigación son las siguientes:

##### Recolección

Las semillas empleadas se obtuvieron principalmente en el área de la estación de Biología Tropical de los Tuxtles del Instituto de Biología de la UNAM. En algunos casos se realizaron también colectas en otras zonas de la región de los Tuxtles; por ejemplo, para algunas especies de Piper (ver las localidades de colecta en la figura 4) y para algunas plantas de Cecropia obtusifolia

FIGURA 3.- Diagrama de flujo de la investigación

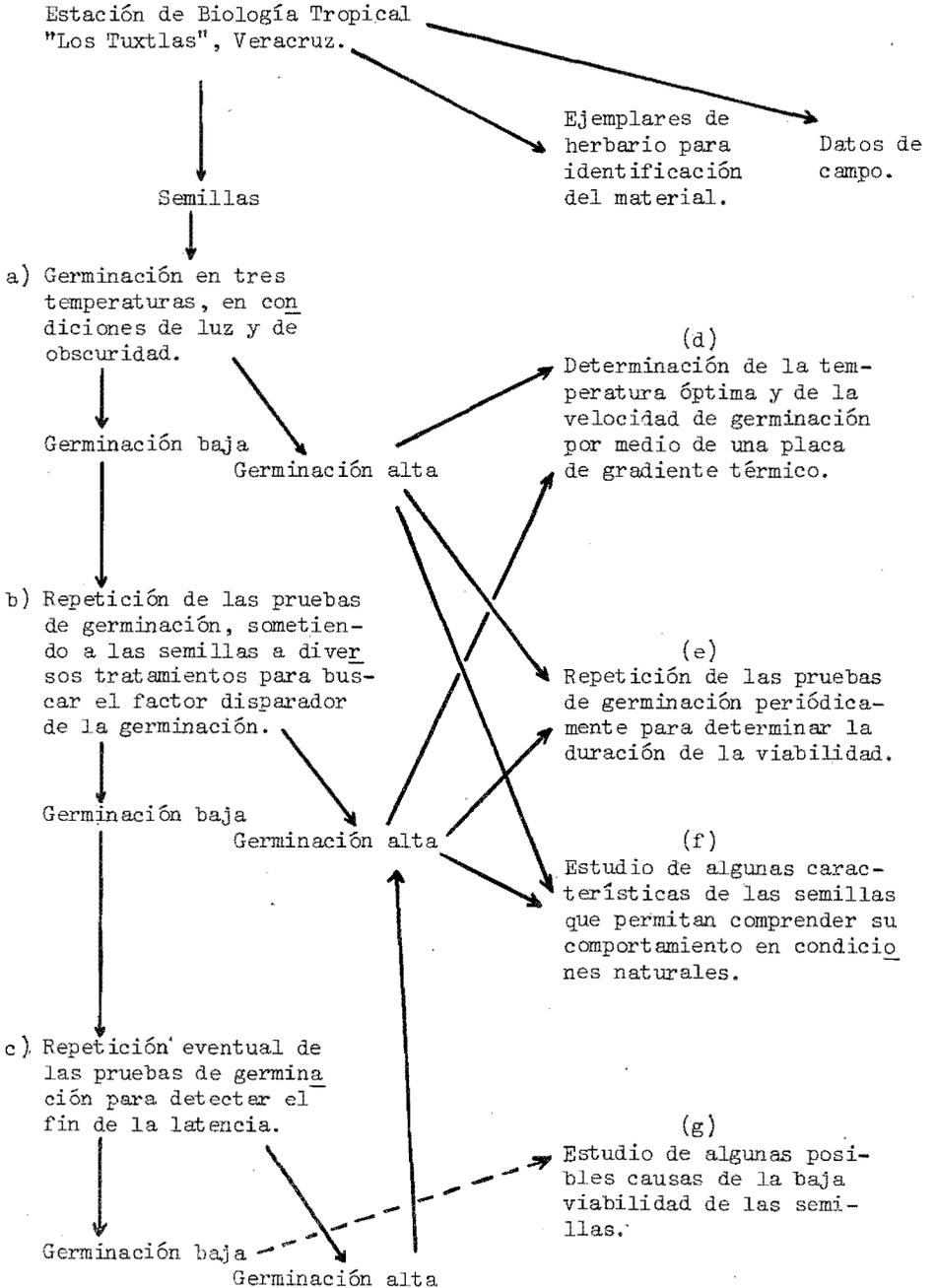
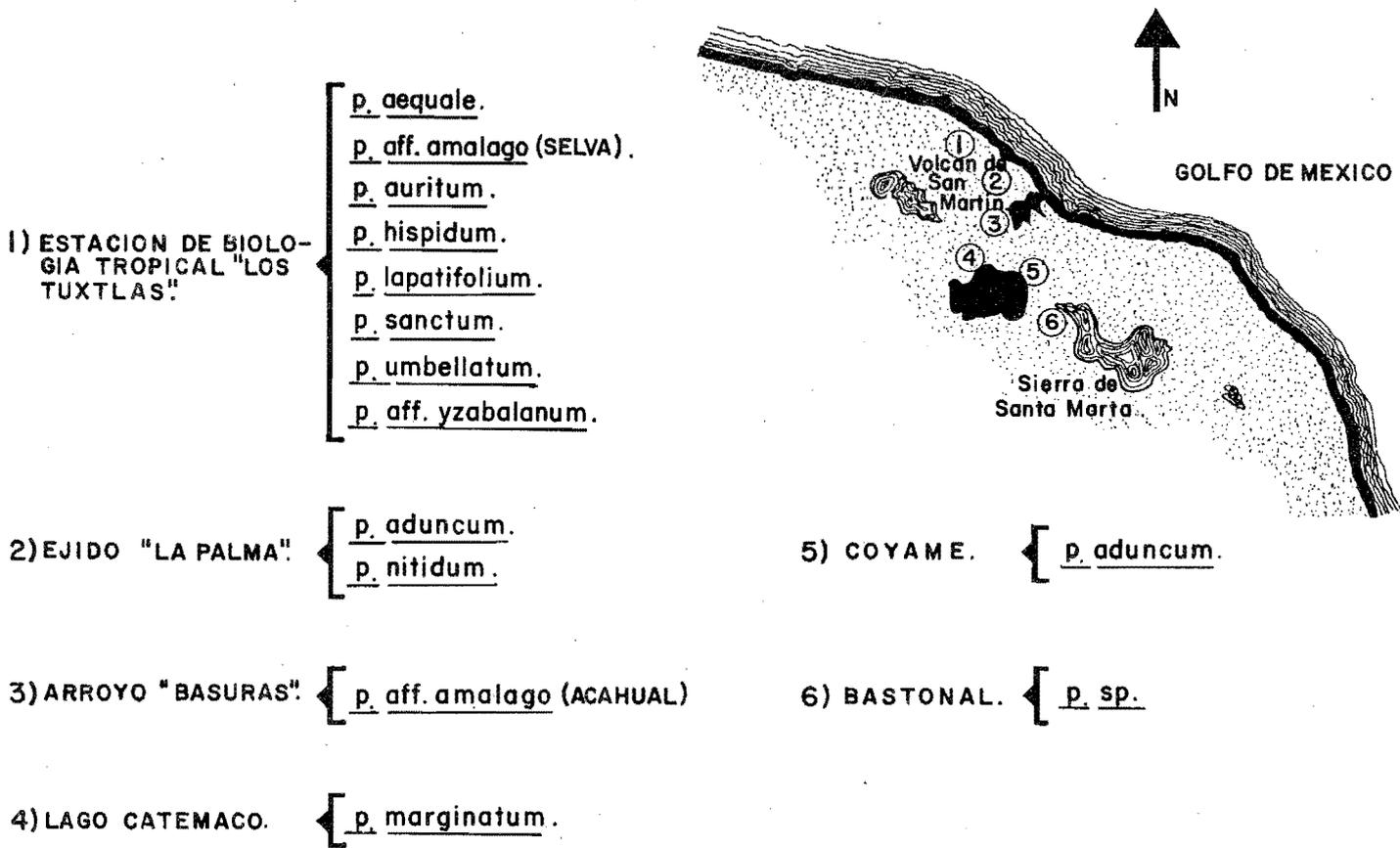


FIGURA 4.

LOCALIDADES DE COLECTA DE LAS SEMILLAS DE Piper EMPLEADAS EN LA INVESTIGACION.



(tabla 8). La selección de las especies se realizó de acuerdo con dos criterios. El primero consistió en utilizar un grupo de especies comunes y abundantes en las primeras etapas sucesionales (Flores, 1971 y Rico, 1972). El segundo consistió en utilizar varias especies del género Piper que son muy abundantes en la vegetación secundaria de la región (Gómez-Pompa, 1971).

La colecta de las semillas que las contenían se realizó durante todo el año, tomándolos en todos los casos directamente de las plantas que tenían infrutescencias o frutos maduros, ya que de esa forma se aseguraba el contar con semillas nuevas y con ejemplares de herbario para identificación y respaldo de la investigación (ver apéndice).

Con la única excepción de Piper aff. yzabalanum, las semillas de cada especie fueron colectadas en más de tres individuos diferentes dentro de una misma zona de colecta, para contar con una muestra más representativa de la población local.

Los frutos o infrutescencias carnosas fueron parcialmente desecadas a temperatura ambiente y a la sombra antes de liberar manualmente las semillas que contenían. Las semillas fueron transportadas a la ciudad de México y fueron almacenadas en bolsas de papel en los laboratorios del Jardín Botánico de la UNAM a temperatura ambiente ( $22^{\circ} \pm 3$ ) en obscuridad. Estas condiciones de almacenamiento son radicalmente diferentes de las naturales y esto probablemente tuvo efectos sobre la viabilidad.

#### Pruebas de germinación

La secuencia de pruebas de germinación efectuadas con



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

las semillas fue la siguiente:

Paso a): Antes de que transcurrieran 15 días después de la colecta, las semillas de cada especie fueron sembradas en cajas de Petri de vidrio de 10 cm de diámetro, conteniendo bacto agar Difco al 1% en agua destilada. El número de semillas en cada caja fue de 25 ó 50 dependiendo de su tamaño y el número de repeticiones por especie fue inicialmente de 3 ó de 6 cajas para cada tratamiento. Las cajas se colocaron en estufas de cultivo a tres temperaturas constantes seleccionadas arbitrariamente como temperaturas cardinales; esas temperaturas fueron  $16^{\circ} \pm 1^{\circ}$ ,  $26^{\circ} \pm 1^{\circ}$  y  $36^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$ . Las semillas sembradas en obscuridad fueron protegidas de la luz por medio de una envoltura de papel de aluminio sobre la caja de vidrio. Las que tuvieron tratamientos de luz fueron colocadas dentro de las estufas bajo una lámpara fluorescente Daylight de 6W que produce una intensidad luminosa visible de 210 luxes a nivel de las semillas. Mayores intensidades luminosas fueron empleadas posteriormente en algunas especies. Se utilizó un fotoperíodo de 12 horas regulado automáticamente en todas las pruebas. Las semillas fueron mantenidas en cada condición durante un máximo de 50 días, o hasta que resultara evidente que todas las semillas viables de cada repetición habían germinado.

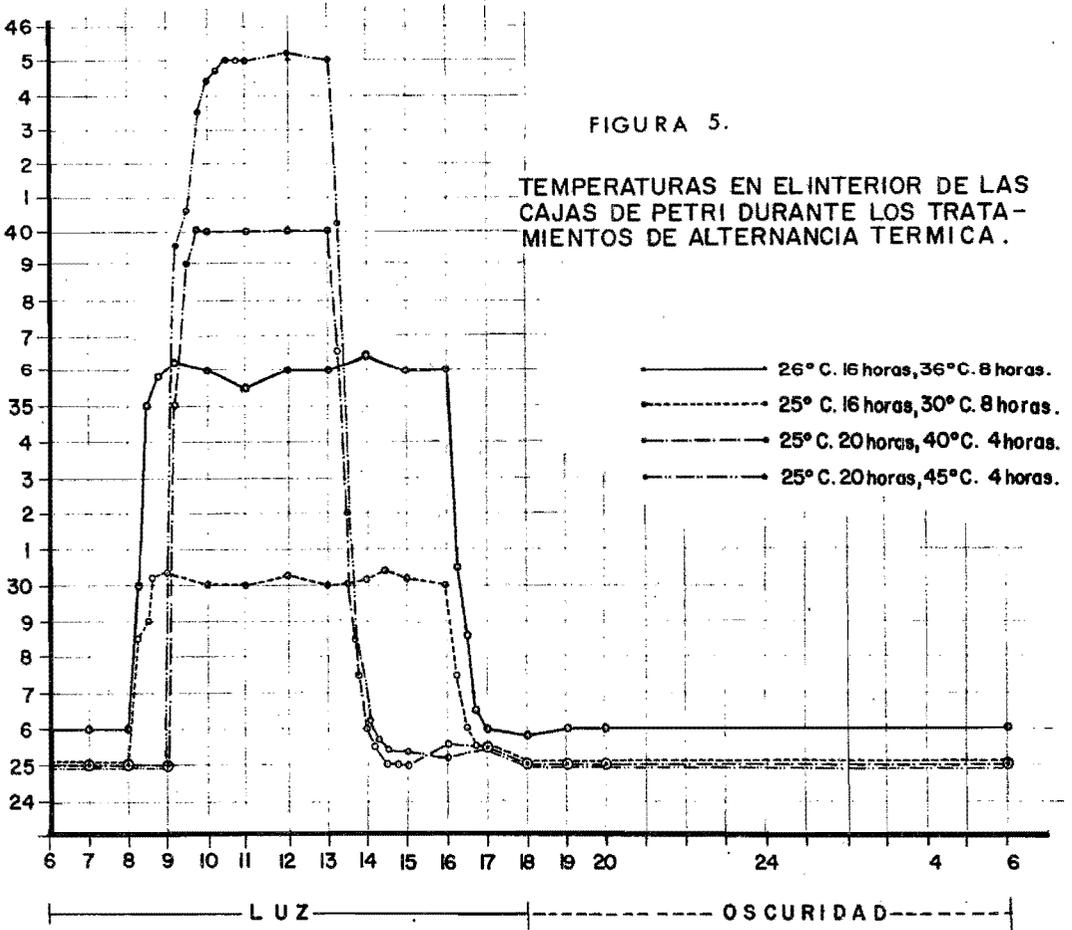
Paso b): Consistió en realizar algunos tratamientos para intentar aumentar el porcentaje de germinación o acelerar el proceso en aquellas especies que a temperaturas constantes presentaron una baja germinación. Los tratamientos consistieron en termoperíodos, calentamientos, escarificación o tratamiento con ácidos. Los termoperíodos utilizados están representados gráficamente

en la figura 5. Los valores de la gráfica fueron registrados mediante un teletermómetro Curtin cuyas terminales se introdujeron en el interior de cajas de Petri. Los termoperíodos en las cajas de Petri se obtuvieron cambiándolas regularmente entre estufas de cultivo a diferente temperatura. Existen dispositivos diseñados especialmente para obtener termoperíodos, (Overaa, 1962) pero al no contar con esos aparatos se optó por el método antes descrito, que, como puede verse en la figura 5, proporcionó condiciones experimentales adecuadas a los fines del experimento. Los termoperíodos se aplicaron bajo un fotoperíodo de 12 h., o en condiciones de obscuridad total. Para cada tratamiento se efectuaron 5 repeticiones de 50 semillas ó 10 de 25 por especie.

El tratamiento de calentamiento de las semillas previo a la siembra en cajas de Petri, se realizó en dos formas diferentes. Una de ellas consistió en colocar las semillas en tubos de ensayo y sumergir éstos en un baño de aceite mineral a temperatura constante (calor seco). El otro tratamiento de calor consistió en colocar las semillas en agua destilada a temperatura constante o en ebullición (calor húmedo).

En algunas especies las semillas fueron escarificadas practicando una incisión en el tegumento antes de la siembra o colocándolas en ácido sulfúrico a varias concentraciones.

Paso c): Cuando las semillas tenían bajos porcentajes de germinación a pesar de los tratamientos, probablemente debidos a latencias de tipo embrionario o endógeno, la repetición eventual de las pruebas de germinación permitió detectar la finalización de dicha latencia. Esas pruebas se realizaron cada 6 meses.



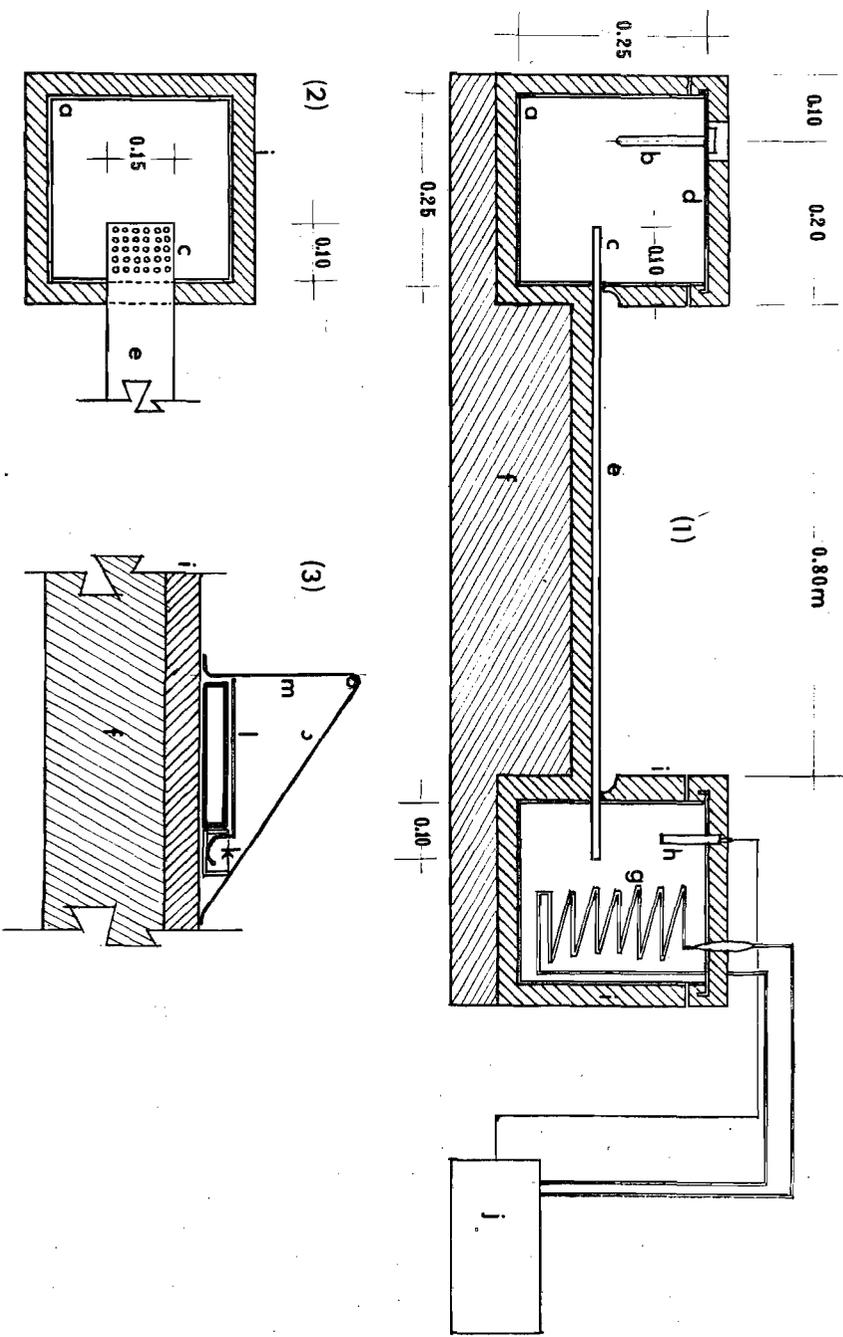
Paso d): Las placas de gradiente térmico son de gran utilidad para conocer en forma precisa la respuesta de las semillas a una serie continua de temperaturas expresada en porcentaje y velocidad de germinación (Thompson 1970a). Se han publicado varios diseños diferentes para construir placas de gradiente térmico (Larsen, 1965; Barbour y Racine, 1967; Wagner, 1967; Thompson et al, 1971) y en todos ellos se coincide en que el metal más adecuado para la placa es el aluminio por sus propiedades de transmisión del calor. En esta investigación se empleó una placa de gradiente térmico similar a la descrita por Wagner pero con importantes modificaciones en lo que respecta a tamaño y construcción. La parte metálica del dispositivo fue construida enteramente de láminas de aluminio unidas con soldadura de argón y para el aislamiento térmico se emplearon láminas de poliuretano de 5 cm de grueso. Todos los detalles relacionados con las características del aparato pueden verse en la figura 6. Las pruebas de germinación en este dispositivo consistieron en sembrar las semillas sobre pliegos de papel filtro que se mantuvieron húmedos por capilaridad. Los pliegos se extendieron en la superficie de la placa realizándose 3 repeticiones de 20 semillas sobre 12 cm<sup>2</sup> por tratamiento, con un total de 10 tratamientos por especie, considerando tratamiento diferente cada espacio de 12 cm<sup>2</sup> de la placa situado a 4 cm de distancia del anterior. En esa forma se obtuvieron resultados para 10 tratamientos entre 16° ± 1° y 35° ± 1° con dos grados de diferencia entre tratamientos, salvo en el caso de los tratamientos 20° ± 1° y 21° ± 1°, 30° ± 1° y 31° ± 1° que están separados por 1°.

FIGURA 6.- PLACA DE GRADIENTE TERMICO

Construcción:

- (1) Corte longitudinal del Aparato.
  - a) Tanque de aluminio.
  - b) Calentador con termostato.
  - c) Zona perforada de la placa de aluminio (intercambio térmico).
  - d) Tapa del tanque.
  - e) Zona útil de la placa.
  - f) Base de madera.
  - g) Serpentín refrigerante de cobre.
  - h) Interruptor térmico.
  - i) Recubrimiento aislante de espuma de poliuretano.
  - j) Unidad de refrigeración.
  
- (2) Vista Superior del Tanque de Aluminio.
  
- (3) Corte de la Placa y de los Aditamentos para la Siembra de Semillas.
  - k) Recipiente de plástico para agua destilada.
  - l) Papel filtro.
  - m) Cubierta de polietileno.

FIGURA 6. PLACA DE GRADIENTE TERMICO.



Todo esto se debió a que el gradiente formado en la placa no resultó completamente simétrico. La temperatura en 10 puntos de la placa se midió por medio de termómetros introducidos entre la parte inferior de la placa de aluminio y la lámina aislante de poliuretano. La temperatura sobre el papel filtro se registró con las terminales de un teletermómetro. Los registros de temperatura se efectuaron dos veces al día encontrándose que la fluctuación térmica de cada punto fue muy pequeña ( $\pm 0.5^\circ$ ) y muy rara vez llegó a ser de un grado. No se detectó ninguna diferencia entre la temperatura de la parte inferior de la placa y la de la superficie de papel filtro húmedo.

Diariamente se llevó un registro de semillas germinadas para trazar las gráficas de germinación siguiendo el método propuesto por Thompson (1970a) con ligeras modificaciones.

Paso e): El almacenamiento de las semillas en bolsa de papel, en condiciones de laboratorio es muy poco representativo de las condiciones en que se encuentran las semillas que permanecen viables en el suelo, pero si se comparan los resultados entre varias especies es posible encontrar relaciones interesantes.

El experimento reportado en la tabla 4 fue realizado con el objeto de conocer la duración de la latencia impuesta por la obscuridad en semillas fotoblásticas, así como la duración de la viabilidad en condiciones de temperatura y humedad adecuadas para la germinación. Las semillas se sembraron en cajas de Petri en la forma ya descrita y se guardaron a  $25^\circ$  a la obscuridad protegidas de la pérdida de humedad. Cada cierto tiempo un par de

cajas por especie, conteniendo 50 semillas cada una fueron descubiertas con el objeto de ver si habían germinado semillas y colocarlas en estufas a 26°C con un fotoperíodo de 12 horas con el objeto de inducir la germinación de las semillas aun viables.

Paso f): Esta parte de la investigación incluye todos los experimentos realizados para conocer con más precisión la relación entre medio ambiente y germinación, como son las siguientes pruebas:

1) Pruebas de germinación en condiciones microclimáticas naturales.

Estas pruebas se llevaron a cabo en cajas de Petri plásticas sembradas con semillas que se colocaron en diferentes lugares de la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas. Para los experimentos realizados con semillas de Piper se utilizaron los mismos lugares de selva primaria y acahual en los que Guevara y Gómez-Pompa (1972) realizaron los muestreos de suelos. Las cajas se colocaron en la superficie del suelo protegidas por una película de polietileno y se dejaron expuestas durante varias semanas. En cada lugar se colocaron 4 cajas de Petri con 50 semillas y una caja testigo en obscuridad por especie. Las mediciones de luz visible que se presentan en la tabla II fueron tomadas con un fotómetro metruX y son el promedio de mediciones de luz difusa efectuadas en cada lugar. El testigo del experimento (sombra profunda al descubierto) fue colocado en una construcción de madera situada fuera de la selva. La temperatura se midió mediante termómetros de máxima y mínima protegidos de la insolación directa; se encontraron diferencias

diarias de temperatura de 1 a 2°C entre el acahual y la selva prima y de menos de 1°C entre la selva y la sombra profunda al de cubierto. El experimento similar para diversas especies reportado en la tabla 7, fue realizado en condiciones similares.

2) Experimentos con dispositivos especiales.

El dispositivo utilizado para simular el efecto de un rayo de luz directa entre la vegetación, está representado con los detalles de su construcción en la figura 7. Durante el experimento efectuado con este aparato, la temperatura interior se mantuvo a  $26 \pm 1.3^\circ$ . Se emplearon tres grupos de cinco cajas de Petri cada uno por especie con 50 semillas en cada caja. El primer grupo fue el testigo de luz blanca que se mantuvo en una estufa a 26°C, el segundo fue el grupo tratado, que se conservó durante 90 días recibiendo tres tratamientos diferentes de luz de 30 días cada uno; esos tratamientos fueron en orden de aplicación, 12 horas diarias de rojo lejano, 12 horas diarias de rojo lejano más 2 horas diarias de luz blanca aplicadas simultáneamente a la mitad del fotoperíodo y 2 horas diarias de luz blanca. El tercer grupo fue el testigo en obscuridad que consistió de cajas de Petri sembradas y forradas de papel de aluminio colocadas dentro del mismo dispositivo. Las características ópticas del filtro Kodak de gelatina No. 97 pueden verse en la figura 8 tomada del catálogo de filtros Kodak. Este filtro, según sus fabricantes, presenta gran estabilidad óptica. Los resultados obtenidos en este experimento se presentan en la tabla 12.

El aparato para probar el efecto de combinaciones de ro

FIGURA 7.- SIMULADOR DE UN RAYO DE LUZ.

- (1) Vista Exterior del Dispositivo.
  - a) Caja de fibracel.
  - b) Recipiente transparente para agua (amortiguador térmico).
  - c) Filtro Kodak No. 97.
  - d) Lámpara incandescente de 150 W.
  
- (2) Corte Longitudinal.
  - e) Recubrimiento de espuma de poliuretano.
  - f) Lámpara fluorescente (daylight).
  - g) Rejilla para soportar las cajas de petri.
  - h) Recipiente con agua.
  - i) Calentador con termostato.
  - j) Orificio para el termómetro.

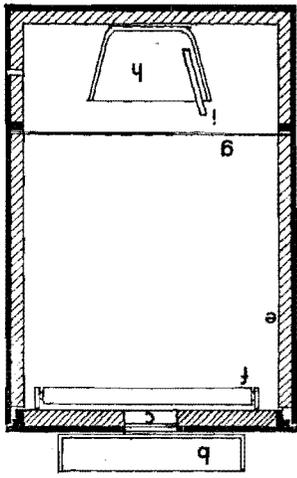
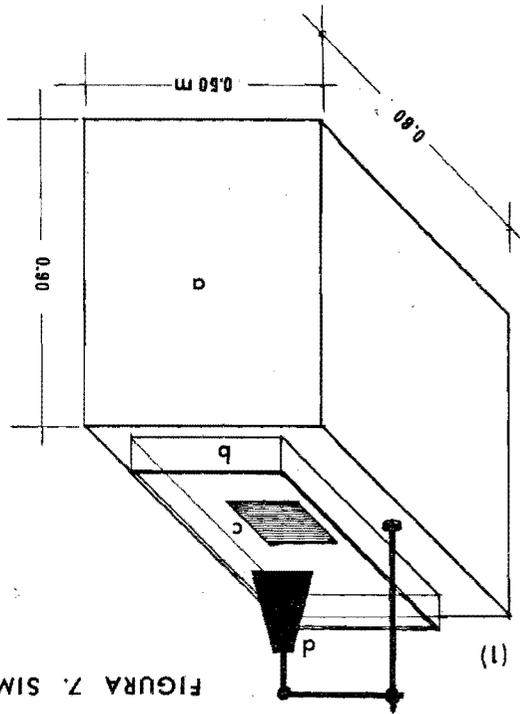
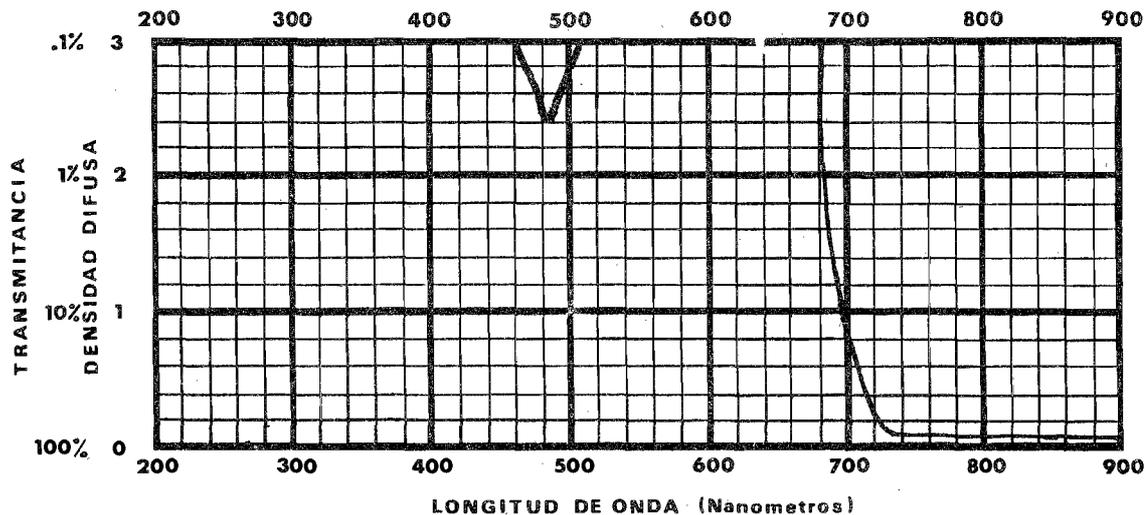


FIGURA 7. SIMULADOR DE UN RAYO DE LUZ

FIGURA 8.

CARACTERISTICAS OPTICAS DEL FILTRO "KODAK" DE GELATINA «97»



jo y rojo lejano sobre la germinación puede verse con los detalles de su construcción en la figura 9. Los filtros empleados para obtener las longitudes de onda de 640 y 720 nanómetros más puras posible, tienen las características ópticas que se presentan en la figura 10 que fue tomada del catálogo de filtros Corning. La cámara de germinación (Fig. 9), del aparato, se construyó de lámina acrílica con una doble pared para permitir la circulación continua de agua a una temperatura constante. Las intensidades de luz generadas por el aparato se regularon por medio de pequeños reóstatos incorporados y provistos de perilla y carátula graduada. Este aparato es una modificación del diseño original de la Dra. Renata Wulff y colaboradores de la Universidad Central de Venezuela (comunicación personal, 1973).

Para utilizar el aparato se sembraron las semillas en un par de cámaras de germinación con circulación de agua a 26°C. Las semillas se colocaron sobre discos de papel filtro que a su vez se encontraban sobre una película de agar al 1% en agua destilada. Una de las cámaras fue el testigo de luz blanca y la otra se introdujo en el túnel del aparato para recibir el tratamiento de la proporción R/RL escogida, con un fotoperíodo de 12 h. El tratamiento se prolongó durante todo el tiempo necesario para obtener germinación de todas las semillas viables del testigo.

Pruebas de germinación con muestras de suelo superficial.

Para conocer el efecto de las altas temperaturas sobre la germinación de las poblaciones naturales de semillas en el suelo, se tomaron muestras de suelo superficial de los primeros 5 cm del suelo

FIGURA 9.- APARATO PARA TRATAMIENTOS R/RL

- (1) Vista Exterior.
  - a) Controles de intensidad de luz.
  - b) Lámina perforada.
  - c) Túnel para introducir la cámara de germinación.
  
- (2) Corte Longitudinal.
  - d) Proyectores compuestos de: ventilador, pantalla reflejante, luz incandescente de 150 W y lentes.
  - e) Vidrio esmerilado.
  - f) Base de los proyectores.
  - g) Filtro Corning Cs- 2-78, rojo.
  - h) Filtro Corning Cs- 2-113, rojo lejano.
  
- (3) Cámara de Germinación de Acrílico.
  - i) Conexión para la circulación de agua a temperatura constante.

FIGURA 9. APARATO PARA TRATAMIENTOS R/RL .

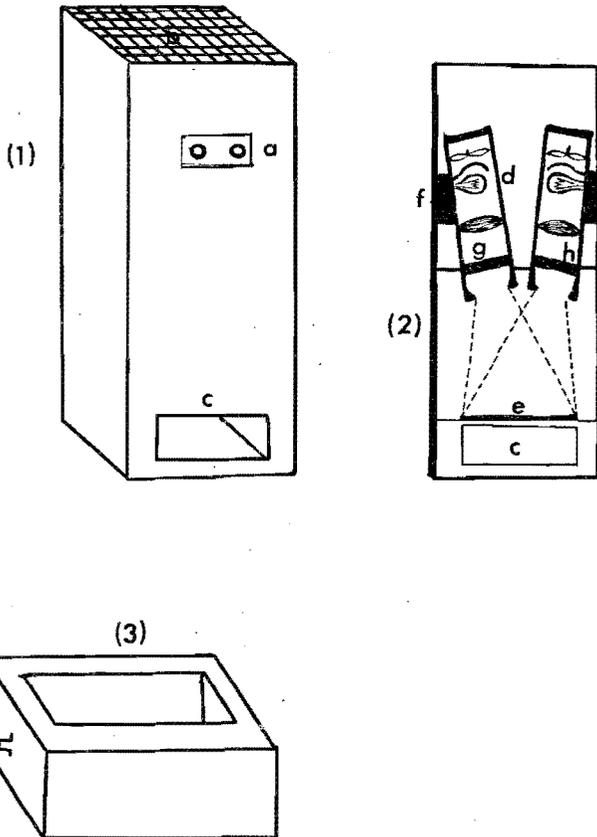
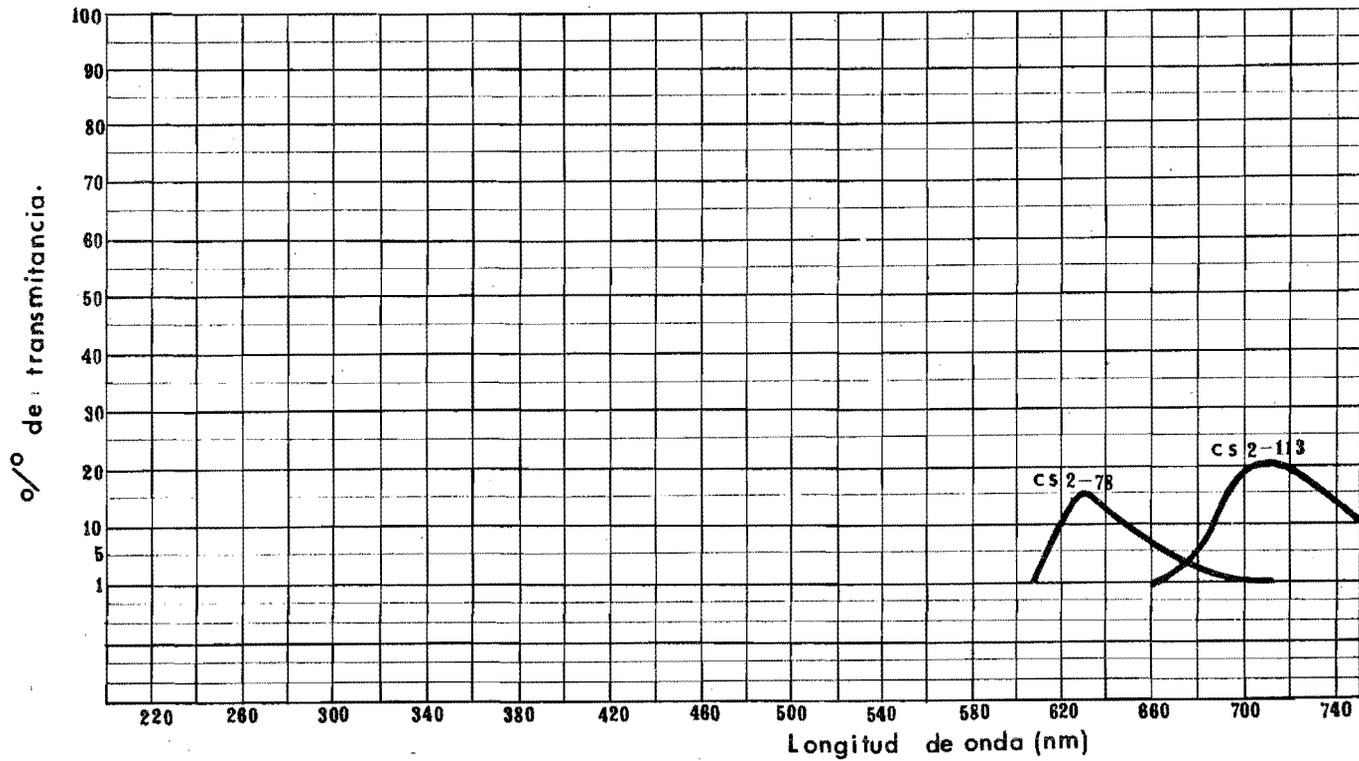


FIGURA 10. CARACTERISTICAS OPTICAS DE LOS FILTROS 'CORNING'.



de una selva secundaria de 7 años de edad formada en su mayor parte por árboles de Ochroma lagopus que se encuentra en el límite sureste de los terrenos de la Estación de los Tuxtlas. Los resultados se presentan en la tabla 9.

Las muestras de ambas repeticiones consistentes en 20 kg de suelo húmedo cada una, se mezclaron perfectamente y se dividieron en tres partes iguales. Cada parte se distribuyó en charolas. La primera parte fue regada con agua fría la primera vez y sirvió como testigo; la segunda parte fue horneada hasta que la muestra alcanzó 80°C de temperatura y se dejó enfriar antes de regarla con agua fría; la tercera parte recibió un primer riego de agua hirviendo. Las charolas de los tres tratamientos se introdujeron durante un mes en una cámara de crecimiento a 30°C y recibieron un riego diario de agua fría. El conteo de plántulas se efectuó cada 10 días.

Paso g): En algunos casos el porcentaje de germinación fue muy bajo en todos los tratamientos, no conociéndose hasta ahora la causa real de esa baja viabilidad.

La prueba del tetrazolio resultó inadecuada para las semillas estudiadas debido a que éstas por lo general son muy pequeñas y de colores oscuros además de que no se cuenta con ninguna información que permita diferenciar la tinción que adquieren las semillas viables en relación con las no viables. Para obtener esa información se requiere de una investigación muy detallada con gran número de semillas, que hasta ahora sólo se ha realizado con un número limitado de semillas de plantas de importancia

económica (ver Barton 1961).

### Análisis estadístico

Las pruebas de germinación fueron diseñadas para permitir la aplicación de pruebas de confiabilidad y análisis de varianza; sin embargo, en muchos casos se obtuvo una respuesta muy clara (de tipo si o no) entre tratamientos que hizo innecesaria la aplicación de pruebas. El análisis de varianza se utilizó cuando la diferencia entre los valores de los tratamientos de un mismo experimento no fue muy amplia. En todos los casos en que se aplicó la prueba de "t" sobre el porcentaje de germinación se señala en las tablas con un asterisco (\*) cuando el valor de  $t$  cae en el nivel 5% a 1% de la tabla; cuando el valor es superior se utiliza una cruz (+). Los resultados a 26° sirvieron de testigo. La desviación standard entre repeticiones de cada tratamiento, en todos los datos reportados es inferior a 10.

Muchos datos fueron desechados y los experimentos repetidos cuando factores externos produjeron cambios de temperatura, humedad o luz no deseados en los dispositivos experimentales o cuando los resultados hacían sospechar deficiencias en la recolección de las semillas de algunas especies; por ejemplo, recolección de semillas aun inmaduras.

Todos los experimentos de los pasos a y b fueron repetidos por lo menos en dos ocasiones por lo que los valores registrados corresponden a los promedios de ambas repeticiones.

## RESULTADOS

Los resultados obtenidos en esta investigación se presentan en dos partes; la primera parte comprende a todas las especies, salvo aquellas pertenecientes al género Piper, colectadas originalmente en el área de la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas, con la única excepción de Heliocarpus donnell-smithii que fue colectada en la zona de Sontecomapan. Debido a que el grupo de 12 especies de Piper presenta características de gran interés y fue investigado con mayor detalle, los resultados se presentan en la segunda parte de este capítulo del trabajo.

Como resultado de las manipulaciones experimentales efectuadas en los pasos a, b y c, del diagrama de flujo de la investigación (fig. 3), se obtuvieron primeramente los datos presentados en las tablas 2 y 3.

Como puede constatarse en dichas tablas, es posible formar grupos con las especies de acuerdo con su tipo de respuesta expresada en germinación. El grupo más numeroso es el que podríamos denominar de especies de germinación fotorregulada; está constituido por aquellas especies para las que, en cualquiera de los tratamientos señalados en las tablas, la luz es totalmente indispensable para disparar la germinación. Este grupo puede dividirse a su vez en dos subgrupos: el primero está formado por Cecropia obtusifolia, Clidemia deppeana, Eupatorium macrophyllum, Myriocarpa longipes, Solanum diphyllum, Trema micrantha, Urera caracasana, y Vernonia deppeana; se caracteriza porque el máximo porcentaje de germi

Especies escogidas	fructificación	dispersión	% de germinación inmediatamente después de la colecta								en semillas almacenadas	
			26°		36°		26°, 16h 36°, 8h		25°, 20h 45° 4h.		26°	
			luz	obscuridad	luz	obscuridad	luz	obscuridad	luz	obscuridad	183d.	365d.
<u>Cecropia obtusifolia</u>	todo el año	biocora	80	0	18	0	83 <sup>+</sup>	2	-	-	77/0	75/1
<u>Clidemia deppeana</u>	todo el año	biocora	77	0	0	0	-	-	-	-	21/0	0/0
<u>Eupatorium pittieri</u>	febr.-junio	anemocora	6	0	0	0	5	0	-	-	38/0*	60/0*
<u>Heliocharis appendiculata</u>	febr.-abril	anemocora	12	5	81*	71*	71*	70*	-	-	-/-	84/85*
<u>H. donnell-smithii</u>	febr.-abril	anemocora	18	11	88	72*	86*	79*	-	-	-/-	70/74*
<u>Myriocarpa longipes</u>	todo el año	anemocora	53	0	0	0	40*	0	-	-	42/0	36/0
<u>Ochroma lagopus</u>	abril-junio	anemocora	3	4	2	2	6	4	65*	63*	6/4	3/5
<u>Solanum diphyllum</u>	Principalmente sept.-enero	biocora	90	0	0	0	-	-	-	-	87/0	73/0
<u>Trema micrantha</u>	Principalmente julio-dic.	biocora	63	0	0	0	62 <sup>+</sup>	0	-	-	60/0	42/0
<u>Urera caracasana</u>	Principalmente enero-junio	biocora	97	0	0	0	-	-	-	-	90/1	91/0
<u>Verbesina greenmani</u>	febr.-mayo	anemocora	3	0	0	0	4	0	-	-	44/0*	61/0*
<u>Vernonia deppeana</u>	abril-julio	anemocora	27	1	0	0	22 <sup>+</sup>	0	-	-	24/0	22/0

TABLA 2. Resultados generales con especies de la vegetación secundaria

	Temperatura constante						Termoperíodo				Almacenamiento			
	26° C		36° C		16° C		26°(14)36°(8)		25°(20)45°(14)		135 días		365 días	
	luz	obs.	luz	obs.	luz	obs.	luz	obs.	luz	obs.	26° C	obs.	26° C	obs.
<u>Bidens pilosa</u>	68	12*	1	0	74 <sup>+</sup>	56	58	49	-	-	58	53	45	30
<u>Crusea calocephala</u>	8	1	7	0	0	0	40*	6	-	-	92*	66*	98*	88*
<u>Eupatorium macrophyllum</u>	50	0	0	0	46 <sup>+</sup>	0	45 <sup>+</sup>	0	0	0	55	0	48	0
<u>Mimosa pudica</u>	12	9	14	16	4	4	12	11	55*	56*	10	10	12	10

TABLA 4. Resultados generales en especies ruderales.

nación se obtiene inmediatamente después de la colecta de las semillas y, en pruebas posteriores, disminuye o se mantiene estable, siendo 26°C constantes una temperatura adecuada para la germinación. Puede decirse que este grupo de especies carece de una latencia endógena de trascendencia ecológica, al menos en condiciones experimentales ya que, durante la liberación de las semillas, éstas se encuentran en condiciones de germinar pero, en contraste, la latencia impuesta por la falta de luz es completa y de duración prolongada, como puede verse en el grupo de especies seleccionado para efectuar la prueba presentada en la tabla 4, en las que no hubo germinación en obscuridad, aun después de 360 días de haber sembrado las semillas en condiciones adecuadas de humedad y temperatura. En este experimento la variabilidad observada en el porcentaje de germinación de algunas de las especies, se debe a que dada la magnitud del número de semillas que debían sembrarse, las repeticiones fueron solamente de 100 semillas.

Un segundo subgrupo de especies fotoblásticas está formado por Eupatorium pittieri y Verbesina greenmani en las que la mayor germinación se obtiene después de un año de almacenar las semillas, lo que indica que en este caso existe una latencia endógena relativamente prolongada que desaparece gradualmente. En Crusea calcephala que es una especie parcialmente fotoblástica, ya que presentó una diferencia estadísticamente significativa entre el porcentaje de germinación en luz y obscuridad; la latencia desaparece casi completamente a los 6 meses de almacenamiento.

En todo el grupo de especies con germinación fotorregula

ESPECIES	22	45	90	135	180	240	300	360
<u>Clidemia deppeana</u>	80 0	78 0	84 0	75 0	68 0	63 0	71 0	81 0
<u>Eupatorium macrophyllum</u>	61 0	57 0	51 0	56 0	59 0	51 0	48 0	53 0
<u>Myriocarpa longipes</u>	56 0	55 0	49 0	32 0	45 0	41 0	53 0	42 0
<u>Solanum diphyllum</u>	88 0	86 0	78 0	86 0	85 0	84 0	77 0	82 0
<u>Piper auritum</u>	0 96	0 97	0 95	0 93	0 97	0 89	0 95	0 96
<u>Piper umbellatum</u>	0 76	0 75	0 71	0 85	0 83	0 76	0 87	0 81
<u>Urera caracasana</u>	90 0	91 0	87 0	94 0	87 0	89 0	86 0	89 0
<u>Vernonia deppeana</u>	20 0	28 0	19 0	19 0	23 0	18 0	21 0	18 0

DIAS

% DE GERMINACION  
INICIAL FRENTE AL OB-  
TENIDO A LOS 25 DIAS  
DE LA EXPOSICION DE  
LAS SEMILLAS A LA LUZ.

TABLA 4. EXPERIMENTO DE ALMACENAMIENTO.

da, con la excepción de C. calocephala, la alternancia de temperatura de 10° no incrementa significativamente el porcentaje de germinación obtenido a 26° constantes.

Un segundo grupo de especies que podría denominarse de germinación termorregulada, está constituido por Heliocarpus appendiculatus, Heliocarpus donnell-smithii, Mimosa pudica y Ochroma lagopus. Este grupo a su vez puede dividirse en dos subgrupos. El primero estaría formado por las especies de Heliocarpus que se caracterizan porque inicialmente presentan una pequeña diferencia en el porcentaje de germinación en luz y obscuridad; además, germinan mejor a temperaturas constantes altas o a termoperíodos de 10°C que a 26° constantes; pero en semillas almacenadas durante 6 meses o más, ambas características tienden a desaparecer completamente. El segundo subgrupo está formado por las otras dos especies del grupo, y se caracteriza porque presenta un bajo porcentaje de germinación en todos los tratamientos y, aun después de un tiempo considerable de almacenamiento; pero fluctuaciones de temperatura de 20°C la aumentan notablemente.

En Ochroma lagopus y Mimosa pudica la ebullición y la escarificación favorecen la imbibición de las semillas. En la primera especie la escarificación aumenta el porcentaje de germinación a cerca de un 90% en luz y obscuridad. Las semillas de balsa (Ochroma lagopus) son extremadamente resistentes a las altas temperaturas, y algunas pueden resistir hasta media hora de ebullición. Los resultados de ese tratamiento se presentan en la tabla 5. En ese experimento se observó que después de un tiempo prolongado de ebullición

Porciento de germinación

Tiempo de ebullición en segundos	Semillas nuevas	Semillas con 1 año de almacenamiento	Semillas con dos años de almacenamiento
0	2	6	3
15	84	80	67
30	82	72	64
60	85	68	63
120	78	71	64
240	60	64	56
480	57	65	56
960	25	44	38
1920	5	6	2

TABLA 5. Efecto de la ebullición sobre la germinación de Ochroma lagopus.

ción, muchas de las semillas originaban plántulas albinas o manchadas, por lo que se realizó otro experimento con un mayor número de semillas por tratamiento (500) que se presenta en la tabla 6. El número de plántulas albinas o con manchas blancas aumenta proporcionalmente en relación directa al tiempo de ebullición, lo que puede significar que la enzima que primero se desnaturaliza por el efecto del calor, tiene relación con la síntesis de clorofila.

Los calentamientos en seco también aumentan la germinación de Mimosa pudica y Ochroma lagopus, como puede verse en la gráfica de la figura 11.

Las altas temperaturas previas a la siembra también influyen en la germinación de Heliocarpus, pero en estas especies la tolerancia no es tan notable como en las anteriores. Los tratamientos con agua caliente y la ebullición estimula la germinación en semillas nuevas. Los resultados de esos tratamientos son:

Incubación a 26°C mas luz.

	<u>H. appendiculatus</u>	<u>H. donnell-smittii</u>
agua a 55°(5 min.)	82	90
agua a 75°(5 min.)	80	86
ebullición (1 min.)	65	68
ebullición (5 min.)	6	20

La germinación a baja temperatura (16°C) se retarda en la mayoría de las especies considerablemente, y en algunos casos no se produce, como puede verse en la figura 12. En algunas especies como Solanum diphyllum Verbesina greenmani y Bidens pilosa (tabla 4)

Tiempo de ebullición en minutos	T o t a l	manchadas	albinas	normales
20	a 190	39	15	136
	b 38.6	7.8	3.0	27.2
	c 100	20.5	7.8	71.5
25	a 126	28	26	72
	b 25.2	5.6	5.2	14.4
	c 100	22.2	20.6	57.1
30	a 105	17	42	46
	b 21	3.4	8.4	9.2
	c 100	16.1	40	43.8
35	a 104	16	68	20
	b 20.8	3.2	13.6	4.0
	c 100.0	15.3	65.3	19.2
40	a 77	24	50	3.
	b 15.4	4.8	10.0	0.6
	c 100.0	31.1	64.9	3.8

TABLA 6. Efecto de la ebullición en la coloración de las plántulas de Ochroma, lagopus: a) total de semillas germinadas, b)% con respecto al total (500) y c) % con respecto al total de semillas germinadas.

FIGURA 11

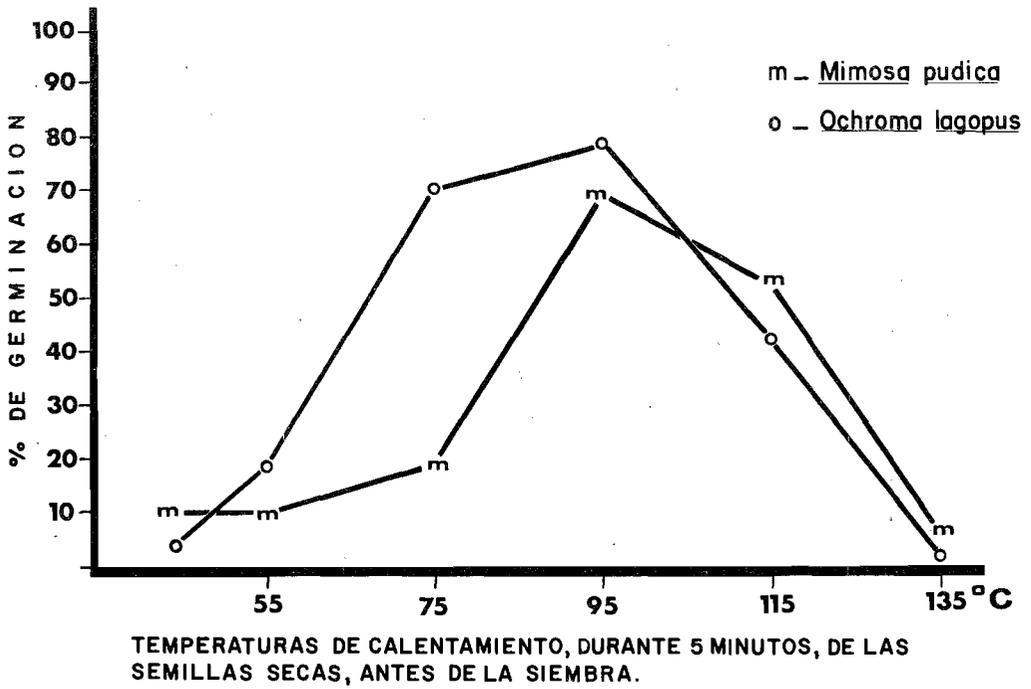
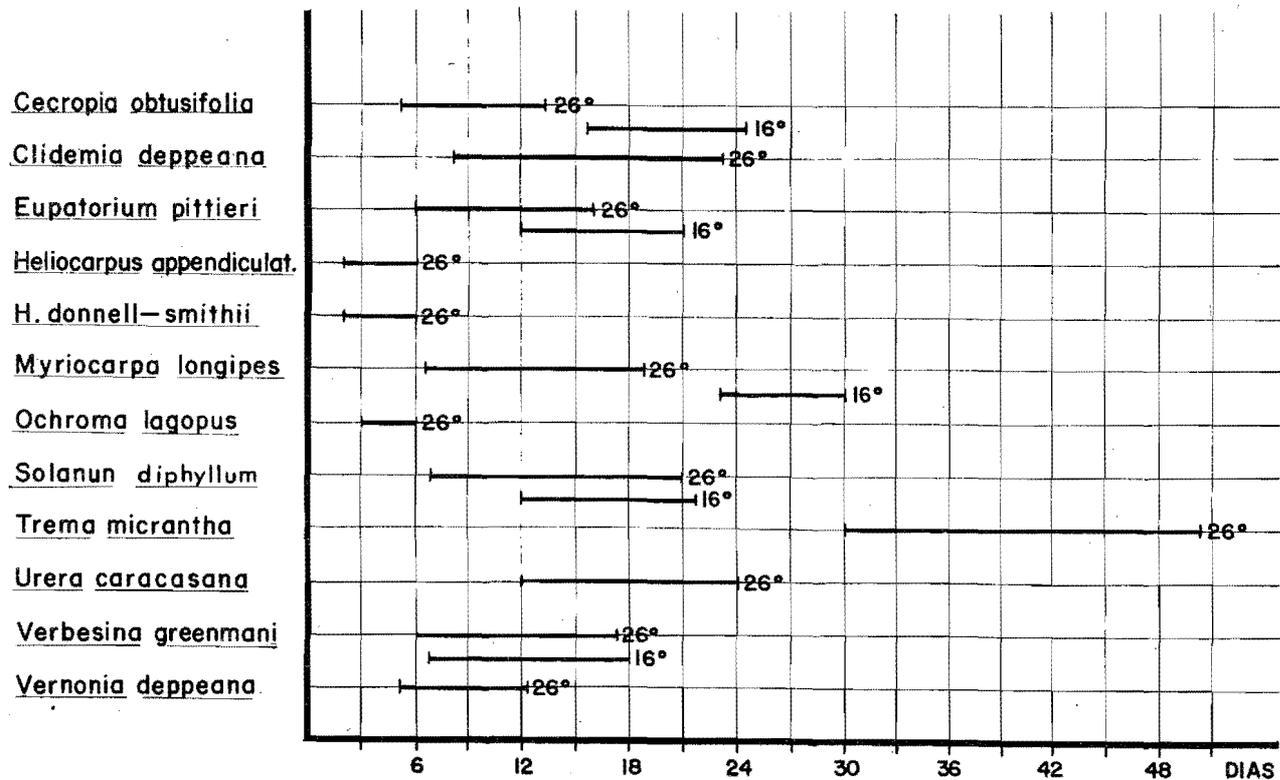


FIGURA 12 - TIEMPO DE GERMINACION



la germinación a baja temperatura se produce casi a la misma velocidad que a 26°C.

Como resultado de los experimentos, en la placa de gradiente térmico se han obtenido una serie de gráficas que corresponden al porcentaje y velocidad de germinación de semillas escogidas en condiciones óptimas para germinar. Esta selección consistió básicamente en utilizar semillas con un año de edad de ambas especies de Heliocarpus y de Verbesina greenmani, y utilizar semillas escarificadas de balsa; de esta forma se obtuvo el máximo porcentaje de germinación posible en el gradiente y se pudo conocer en forma más precisa la velocidad y el intervalo térmico de germinación.

Los resultados obtenidos en el gradiente permiten formar tres grupos de especies. El primer grupo, que comprende a Bidens pilosa (fig. 13), Solanum diphyllum (fig. 14) y Verbesina greenmani (fig. 15), se caracteriza porque la gráfica obtenida se abre finalmente hacia el lado más frío de la barra, aunque cada especie tiene sus peculiaridades. Las gráficas de las dos especies de Heliocarpus (figs. 16 y 17) se caracterizan por abrirse hacia el lado más caliente del gradiente y tener una germinación muy rápida. El tercer grupo, que está formado por Cecropia obtusifolia y Ochroma lagopus (figs. 18 y 19), la gráfica se abre finalmente en ambos extremos. Por regla general las temperaturas entre 23° y 29°C son adecuadas para la germinación de todas las especies.

Como resultado de las manipulaciones experimentales del paso (f) del diagrama de flujo, se han obtenido los siguientes resultados: Las pruebas de germinación efectuadas en el campo con al

FIGURA 13.

Bidens pilosa.

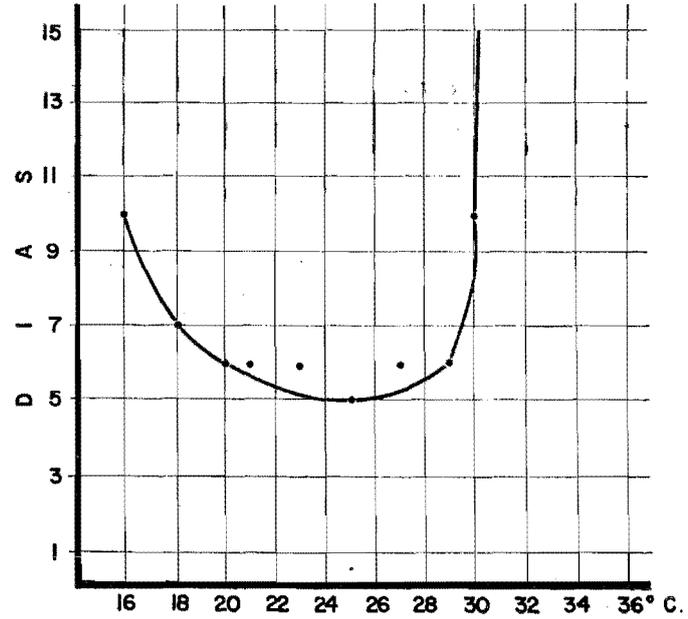
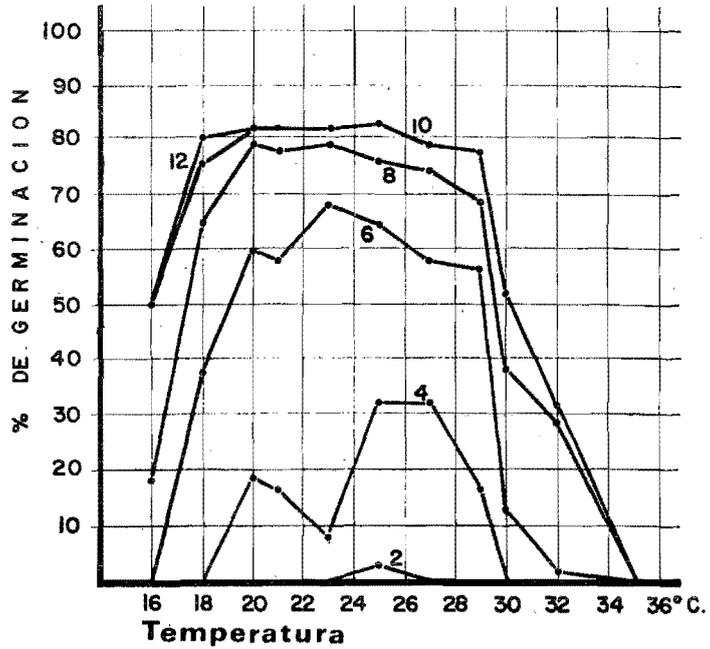


FIGURA 14.

Solanun diphyllum

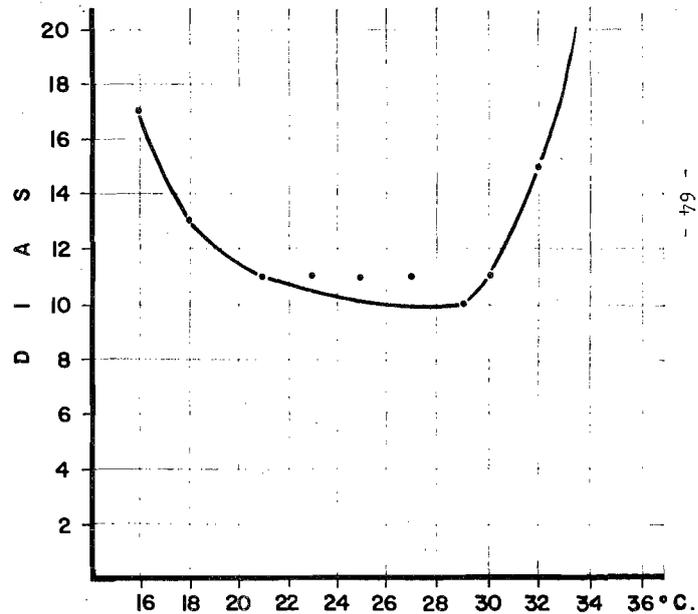
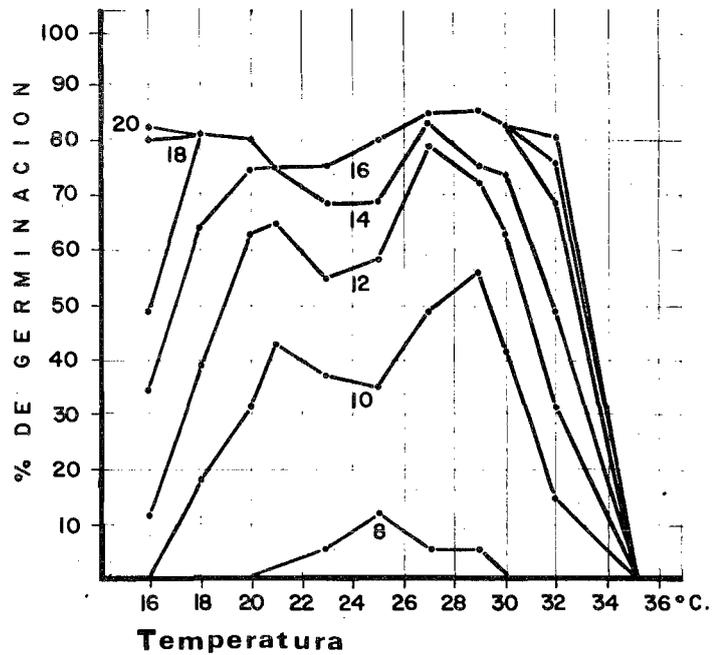


FIGURA 15.

Verbesina greenmani

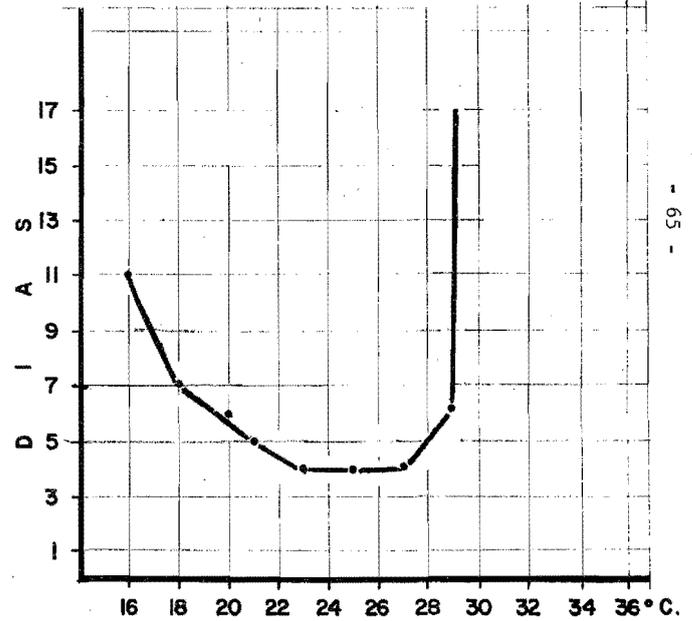
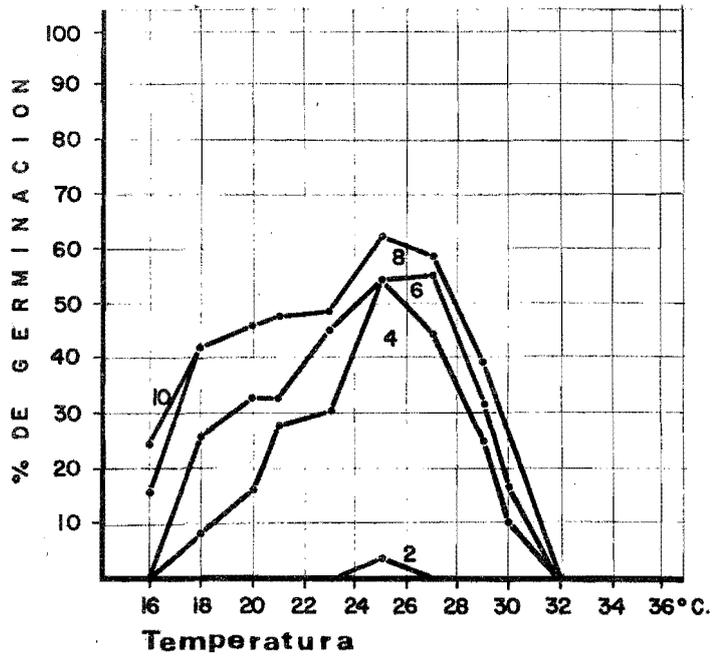


FIGURA 16.

Heliocarpus appendiculatus.  
(Semillas de año)

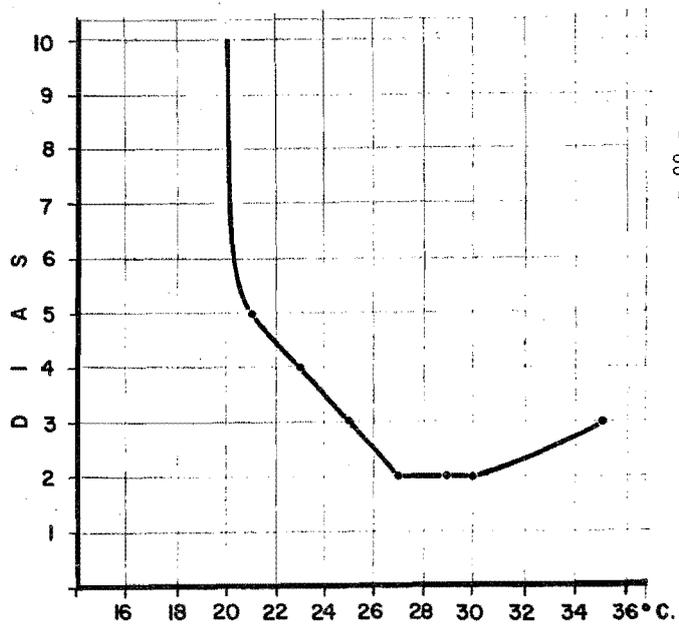
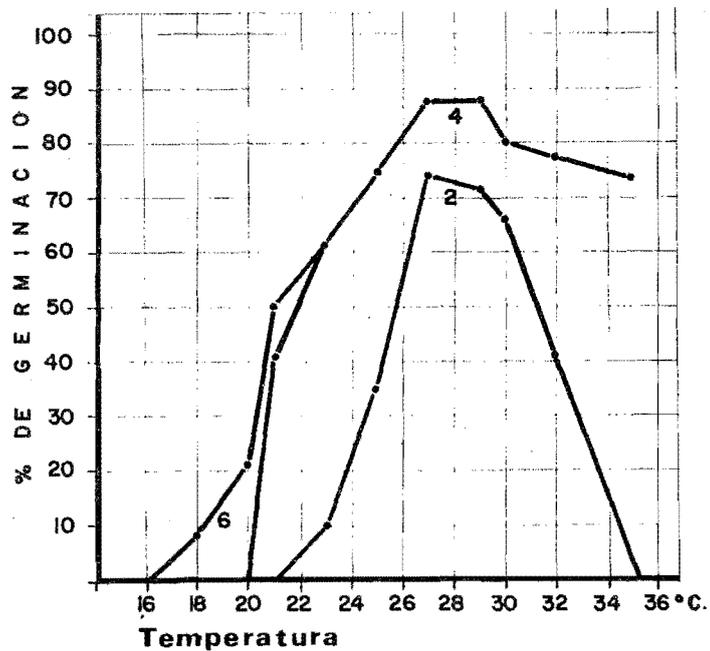


FIGURA 17.

Heliocarpus donnell-smithii.  
(semillas de laño.)

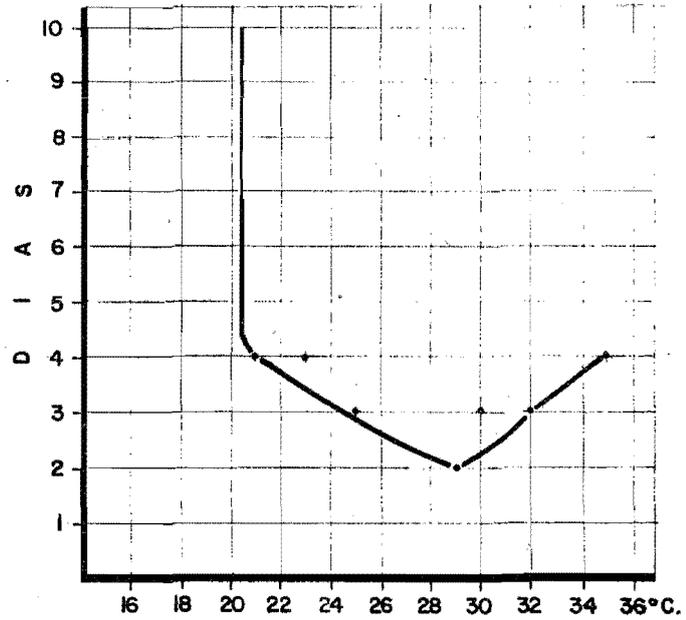
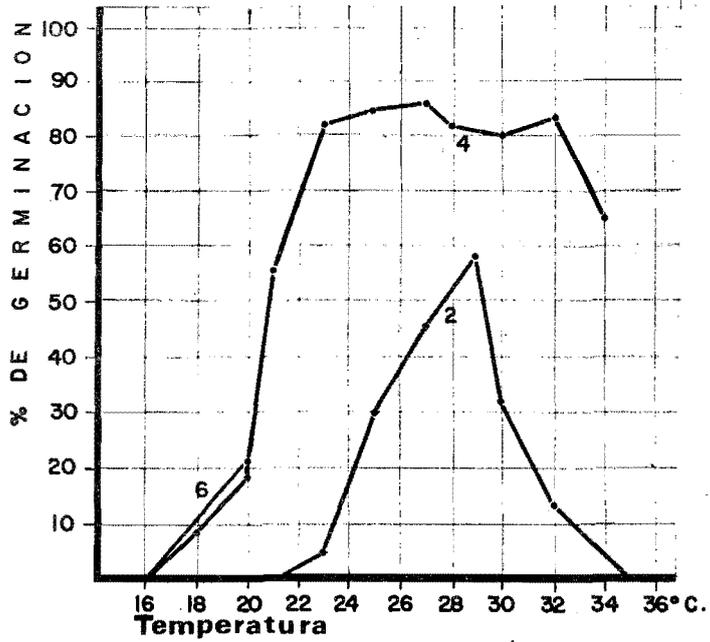


FIGURA 18.

Cecropia obtusifolia.

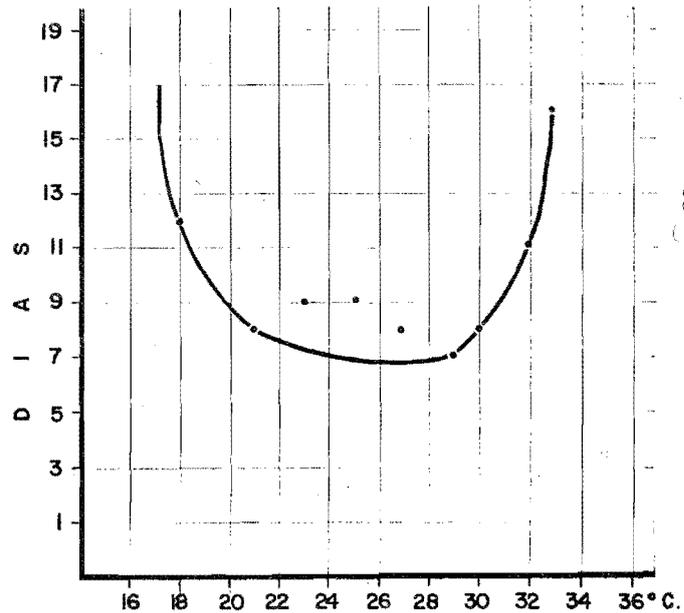
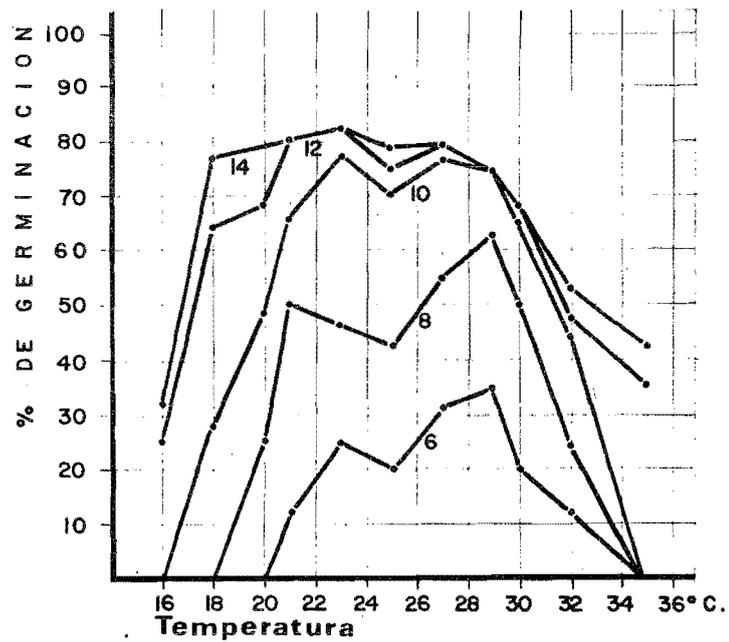
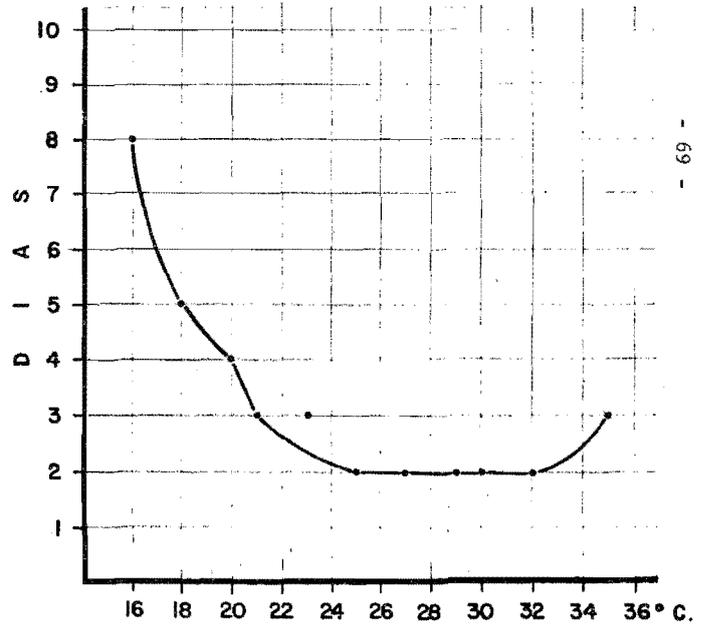
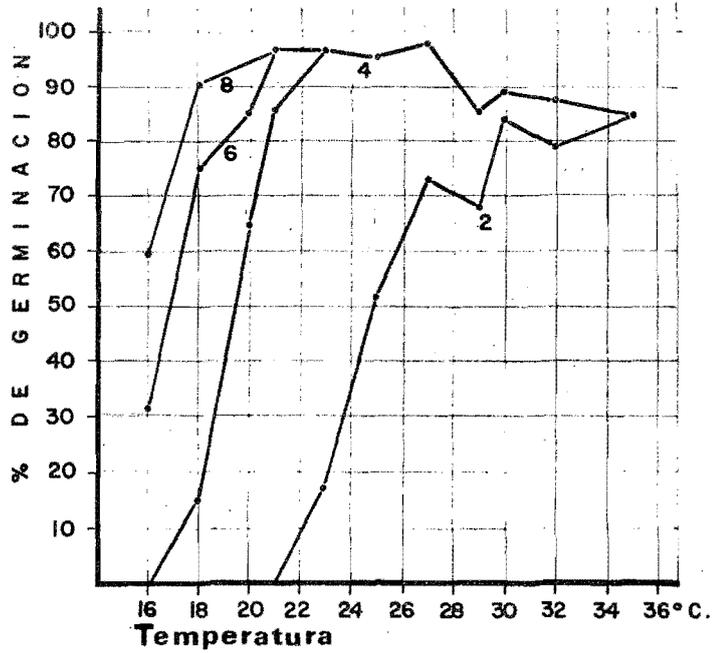


FIGURA 19.

Ochroma lagopus.  
(semillas escarificadas.)



gunas de las especies fotoblásticas, se presentan en la tabla 7; en ella se muestra que el porcentaje de germinación obtenido en zonas cubiertas de vegetación es mucho menor que el obtenido en la sombra al descubierto. Los resultados de varias de estas especies en la placa de gradiente térmico, indican que la germinación es posible y es semejante en un amplio rango de temperaturas, entre el que cabe holgadamente la pequeña diferencia observada entre las zonas de selva, acahual y sombra al descubierto, por lo que las distintas respuestas de germinación obtenidas solo pueden ser atribuidas a las diferencias en la calidad de luz existentes entre cada área.

En pruebas de germinación efectuadas con semillas de Cecropia obtusifolia de diferentes procedencias, se observó que la luz generalmente es indispensable para disparar la germinación, tal como había sido demostrada en Panamá para C. obtusifolia y otras especies de Cecropia por Blum (1968); sin embargo, en algunas de las muestras de diferentes procedencias, se obtuvo germinación en obscuridad, por lo que fue necesario coleccionar semillas de diferentes individuos en varias localidades para conocer la variación de la germinación en luz y obscuridad (tabla 8). Los resultados parecen indicar que, en ciertos individuos, la cantidad de fitocromo activo presente en algunas semillas, puede ser suficiente como para permitir germinación en obscuridad, aunque la mayoría de las plantas producen solo semillas que requieren de luz.

Las pruebas de germinación efectuadas con Heliocarpus donnell smithii, aprovechando el termoperíodo que se produce en condiciones naturales en la superficie del suelo descubierto, pa

	S1	S2	S3	S4	A1	A2	D1	D2	
<u>Cecropia obtusifolia</u>	4	1	1	3	5	4	82	78	%
<u>Solanum diphyllum</u>	70*	1	0	9	85	74	81	78	%
<u>Urera caracasana</u>	0	0	0	0	0	0	86	80	%
<u>Verbesina greenmani</u> (Semillas de 1 año)	7	7	7	4	14	7	55	51	%
<u>Vernonia deppeana</u>	2	0	0	0	8	13	26	27	%

TABLA 7. Germinación de semillas fotoblásticas de 5 especies secundarias después de 30 días en:

4 áreas diferentes de selva primaria (S)

2 áreas diferentes de selva secundaria (A)

2 áreas de sombra en decubierto (D)

Diferencia entre áreas estadísticamente significativa (\*)

Individuo	Localidad	% Luz	% Oscuridad
1	Laguna Encantada	91	0
2	Zihuanapan	85	0
3	Zihuanapan	98*	42*
4	Zihuanapan	79	0
6	Catemaco	87	0
7	Los Faisanes	16	0
8	Los Faisanes	58	0
9	Basuras	90	0
10	Basuras	79 <sup>+</sup>	74 <sup>+</sup>

Tabla 8. % de germinación en luz y oscuridad a 26°C de semillas de diferentes individuos de Cecropia obtusifolia en la región de los Tuxtlas. Diferencia estadísticamente significativa (\*).

ra comparar su efecto sobre la germinación con el de las temperaturas de los suelos cubiertos de vegetación, demuestran que la alternancia de temperaturas de los suelos desnudos incrementan notablemente el porcentaje de germinación de esa especie en obscuridad (fig. 20).

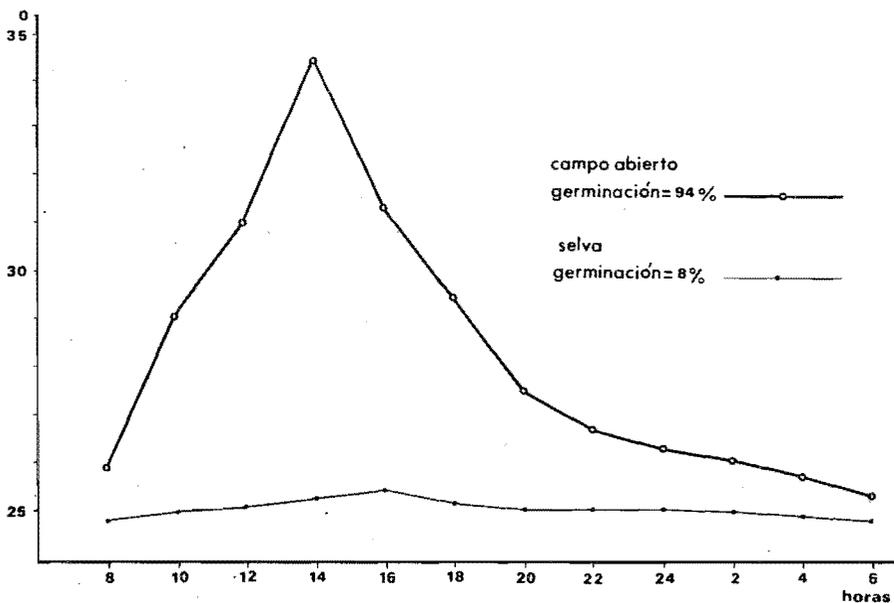
El efecto de los tratamientos de calentamiento sobre las poblaciones naturales de semillas en el suelo, se presentan en la tabla 9. En ella se demuestra que la germinación simultánea de semillas de balsa, se incrementa notablemente bajo el efecto de calentamientos energéticos, al mismo tiempo que el número de especies y cantidad de plántulas de otras especies decrece notablemente bajo el efecto de esos tratamientos térmicos.

#### Resultados en especies del género Piper

El género Piper está representado en la región de los Tuxtlas por gran número de especies, muchas de ellas predominantes en la vegetación secundaria y otras características de la vegetación primaria. Se utilizaron semillas de doce especies colectadas en diversas localidades (fig. 4). De todas esas especies únicamente P. marginatum y Piper sp no han sido aun localizadas en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas.

La distribución de las especies puede ser básicamente en la vegetación secundaria o en la primaria; en este último caso es frecuente observar un incremento en el número de individuos en zonas que pueden denominarse de transición; o sea, selvas ligeramente perturbadas, u orillas de caminos dentro de la selva. En la

FIGURA 20  
EFECTO DEL TERMOPERIODO EN LA GERMINACION DE HELIOCARPUS



		Suelo control				Suelo calentado en horno a 80° C				Suelo regado con agua caliente			
		10	20	30	total	10	20	30	total	10	20	30	total
Plántulas de <u>Ochroma</u> <u>lagopus</u>	1 rep.	23	2	0	25	60	4	1	65	66	3	0	69
	2 rep.	3	3	0	6	23	1	0	24	30	0	0	30
	total	26	5	0	*31	83	5	1	*89	96	3	0	*99
Plántulas de otras es pecies.	1 rep.	81	260	98	439	8	5	4	17	31	38	18	87
	2 rep.	31	117	72	220	2	0	1	3	25	20	11	56
	total	112	377	170	659	10	5	5	20	56	58	29	143
Número de especies diferen- tes	1 rep.	8	9	2	19	2	0	1	3	3	3	0	6
	2 rep.	5	4	1	10	2	0	0	2	2	0	1	3

Tabla 9. Efecto del calor en el número de plántulas que aparecen en muestras de suelo de una selva secundaria de balsa.

(\*). Diferencia significativa al nivel .001 (prueba de  $\chi^2$ )

figura 21, se presenta esquemáticamente y en forma cualitativa, el tamaño relativo de las poblaciones y su habitat predominante en las áreas de colecta.

En las manipulaciones experimentales realizadas con estas especies, resultó evidente que para todas las especies la condición óptima fue 26°C más luz, no habiéndose producido germinación a 36°C constantes y siendo extremadamente lenta y tardía a 16°C. Solamente P. aff.amalago presentó un porcentaje de germinación similar en luz y obscuridad. En la tabla 10 se presentan los resultados obtenidos en las pruebas de germinación en luz y obscuridad a 26°C, así como algunas otras características de las especies. Con los datos de esta tabla es posible formar varios grupos de especies. Un primer grupo estaría constituido por especies de la vegetación secundaria con semillas muy pequeñas que se producen durante todo el año y que son profundamente fotoblásticas. Estas especies son: P. auritum, P. umbellatum, P. hispidum, P. aduncum y P. marginatum. Otro grupo de especies similar al anterior pero con una producción de semillas restringida a una sola época en el año, está formado por P. sanctum y P. aff.yzabalanum. De esta última especie se conoce solamente una población muy pequeña, probablemente originada a partir de un solo individuo. P. aequale se diferencia de los anteriores en ser una especie exclusiva de la vegetación primaria, aunque produce semillas muy pequeñas y profundamente fotoblásticas. Otro grupo de especies está formado por P. lapathifolium, Piper sp. y P. nitidum; se caracterizan porque producen anualmente semillas grandes solo parcial-

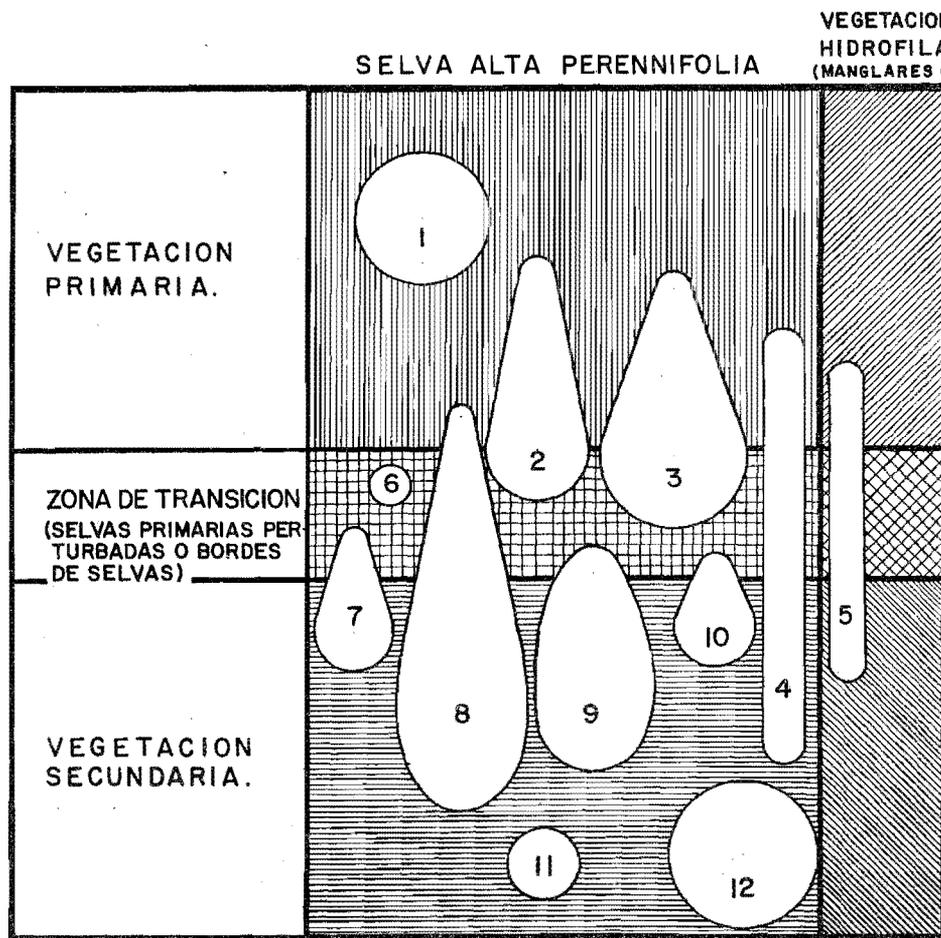


FIGURA 21. DISTRIBUCION  
DE LAS ESPECIES EN LAS  
ZONAS DE COLECTA

1. Piper aequale
2. Piper lapathifolium
3. Piper sp
4. Piper aff. amalago
5. Piper nitidum
6. Piper aff. yzabalanum
7. Piper sanctum
8. Piper hispidum
9. Piper auritum
10. Piper marginatum
11. Piper aduncum
12. Piper umbellatum

E S P E C I E S	LOCA- LIDAD.	TIPO DE VEGETACION EN EL AREA DE COLECTA.	FRECUENCIA DE LA FRUCTIFICACION.	Num. de semillas en 1 gramo	% de germinación a 26° C	
					LUZ	OSCURIDAD
<u>Piper auritum</u>	(1)	SECUNDARIA.	CONTINUA.	7,142	92	0
<u>P. umbellatum</u>	(1)	SECUNDARIA.	CONTINUA.	20,000	96	0
<u>P. hispidum</u>	(1)	SECUNDARIA.	CONTINUA.	4,347	92	4
<u>P. aduncum</u>	(5)	SECUNDARIA.	CONTINUA.	4,000	72	0
<u>P. marginatum</u>	(4)	SECUNDARIA.	CONTINUA.	5,555	83	0
<u>P. sanctum</u>	(1)	SECUNDARIA.	ANUAL.	1,220	94	0
<u>P. aff. yzabalanum</u>	(1)	SECUNDARIA.	ANUAL.	14,285	51	0
<u>P. aff. amalago</u>	(1) (3)	PRIMARIA Y SECUNDARIA.	ANUAL O CONTINUA.	588	88 + 93	90 + 90
<u>P. aequale</u>	(1)	PRIMARIA.	ANUAL.	7,692	76	0
<u>P. lapathifolium</u>	(1)	PRIMARIA.	ANUAL.	263	84 *	70 *
<u>P. sp</u>	(6)	PRIMARIA.	ANUAL.	276	76 *	44 *
<u>P. nitidum</u>	(2)	PRIMARIA Y SECUNDARIA EN ZONAS INUNDABLES.	TIENDE A SER CONTINUA.	332	47 *	28 *

TABLA 10. DATOS GENERALES DE PIPER



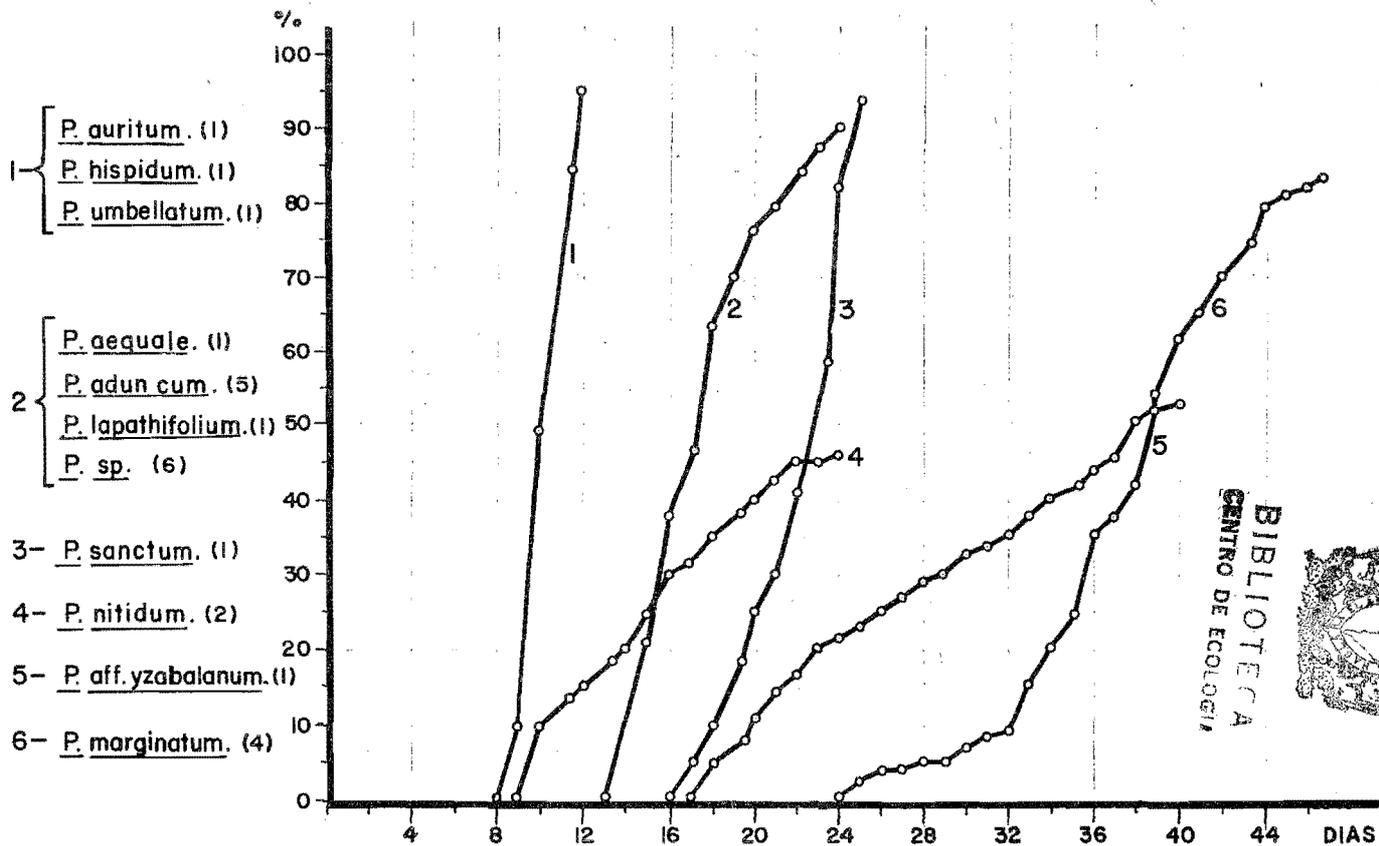
BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

mente fotoblásticas y de corta viabilidad. Las dos primeras especies de este grupo son características de la selva primaria y la última se desarrolla en suelos inundables. La especie P. aff. amalago es diferente a todas las demás por encontrarse tanto en la vegetación primaria como en la secundaria; produce semillas grandes y en la vegetación secundaria lo hace en forma casi continua. En esta especie no existe diferencia significativa entre la germinación en luz y oscuridad.

Los resultados de las pruebas de alternancia térmica, demuestran que, en todas las especies, la alternancia de 10°C [26° (16 h.)-36° (8 h.)] y [25° (16 h.)-35° (8 h.)] no modifica la respuesta de las semillas observada a 26°C. La alternancia de 20°C [25° (20 h.)-45° (4 h.)] conduce a la muerte de las semillas o, probablemente, a la inducción de una latencia secundaria, porque después de varios días de ese tratamiento, muy pocas semillas pueden aun germinar en algunas de las especies, cuando vuelven a colocarse a 26°C constantes durante un tiempo muy prolongado.

La velocidad y tiempo de germinación a 26°C de las especies de Piper se presentan en las figuras 22 y 23. En la primera de esas figuras se indican seis tipos diferentes de respuesta. El primer tipo comprende especies con una germinación rápida y prácticamente simultánea; los tipos dos y tres presentan una germinación más gradual, siendo en el dos más rápida al principio y más gradual al final que en el tres. Los tipos cuatro y cinco son más lentos que los anteriores iniciándose en diferentes tiempos y el tipo seis, es en

FIGURA 22. VELOCIDAD DE GERMINACION EN PIPER



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

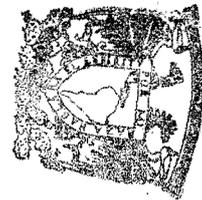
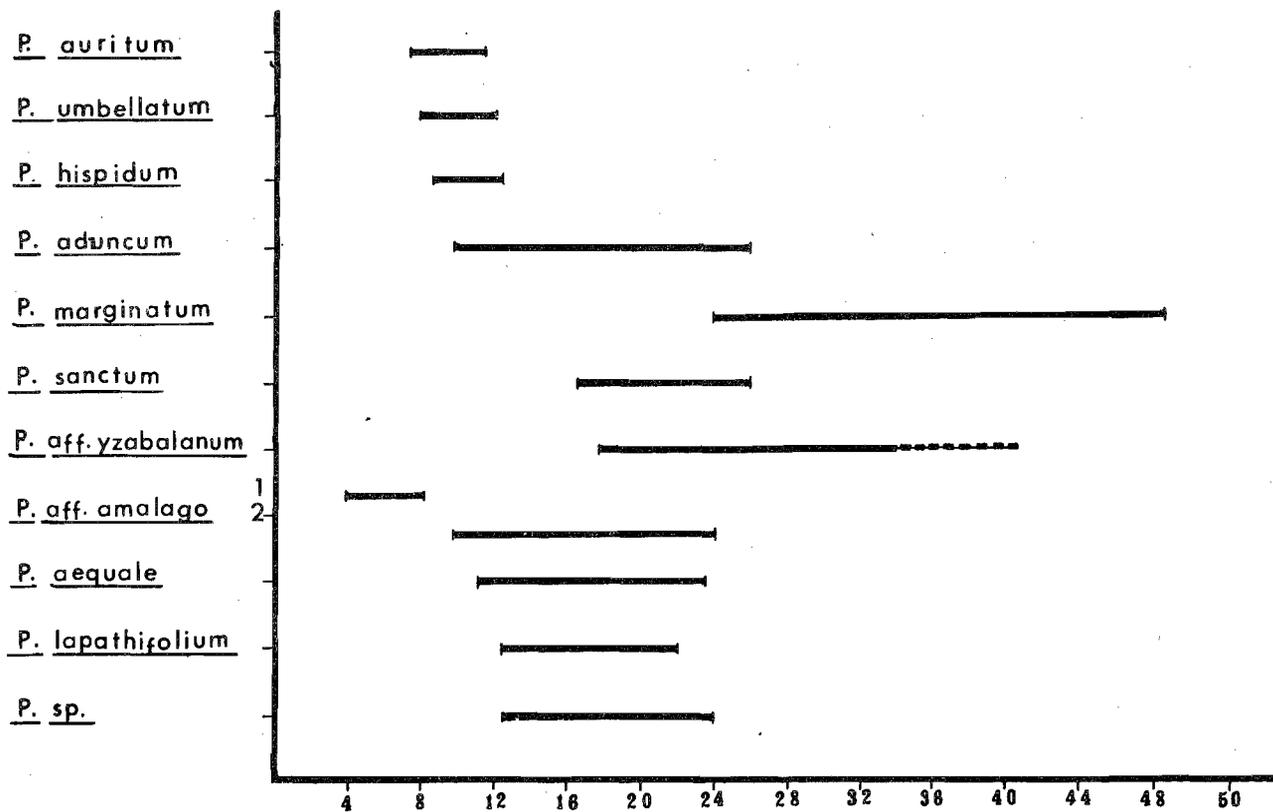


FIGURA 23. TIEMPO DE GERMINACION EN PIPER



el que la germinación total se presenta más tardía.

Para efectuar las pruebas de germinación en la placa de gradiente térmico, se seleccionaron cuatro especies (figs. 24, 25, 26 y 27) pertenecientes a diferentes grupos, por lo que respecta a su respuesta de germinación y características reproductivas. Como resultado de esas pruebas se observa que las temperaturas más adecuadas para esas especies, se encuentra entre 25° y 29°C. Ninguna de las especies germinó a la temperatura más alta y salvo en P. aff. amalago, tampoco hubo germinación a la temperatura más baja, al menos, durante el tiempo que duró el experimento. La germinación prácticamente simultánea de las semillas a las temperaturas óptimas, puede observarse claramente en las gráficas de P. auritum y P. sanctum.

Las pruebas de germinación realizadas en el paso (f) del diagrama de flujo, dieron los siguientes resultados:

Los experimentos de germinación efectuados en el campo, se presentan en la tabla 11. Con las especies incluídas en este experimento pueden formarse varios grupos de acuerdo con su respuesta. Un primer grupo formado por Piper aequale, P. auritum, P. sanctum, P. umbellatum y P. yzabalanum tienen un porcentaje de germinación muy bajo en las zonas con vegetación, en comparación con el obtenido en la sombra al descubierto. P. hispidum presenta una germinación más alta en las zonas con vegetación que las anteriores, pero aun existe una diferencia muy significativa con respecto al testigo (sombra al descubierto). Otro grupo de especies está formado por P. aff. amalago y P. lapathifolium cuya germinación es igual en los tratamientos y los testigos.

FIGURA 24.

Piper aff. amalago.

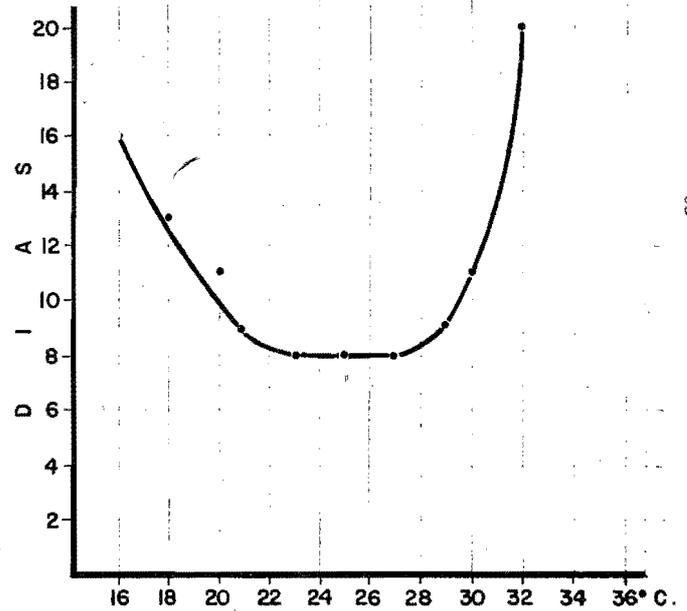
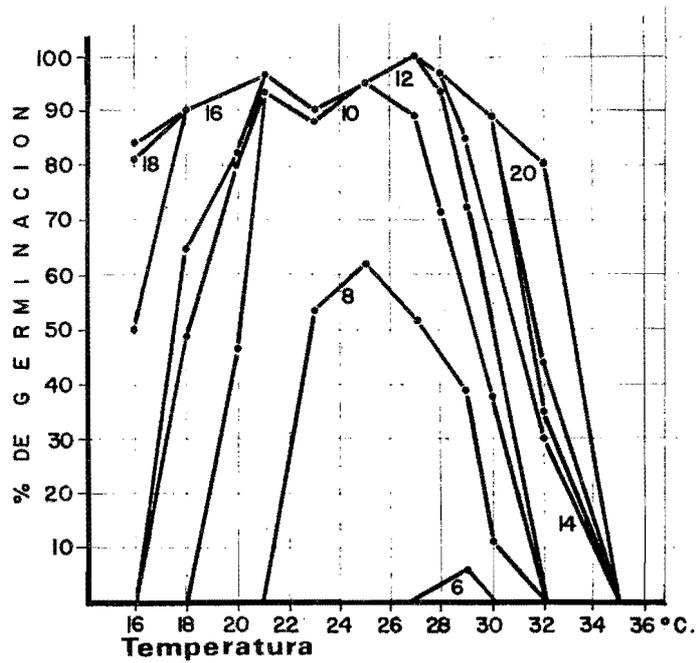


FIGURA 25.

Piper auritum.

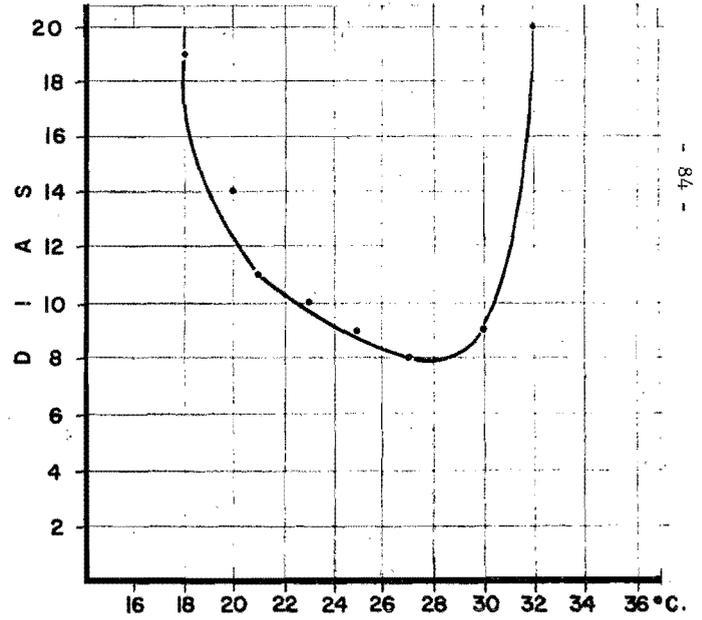
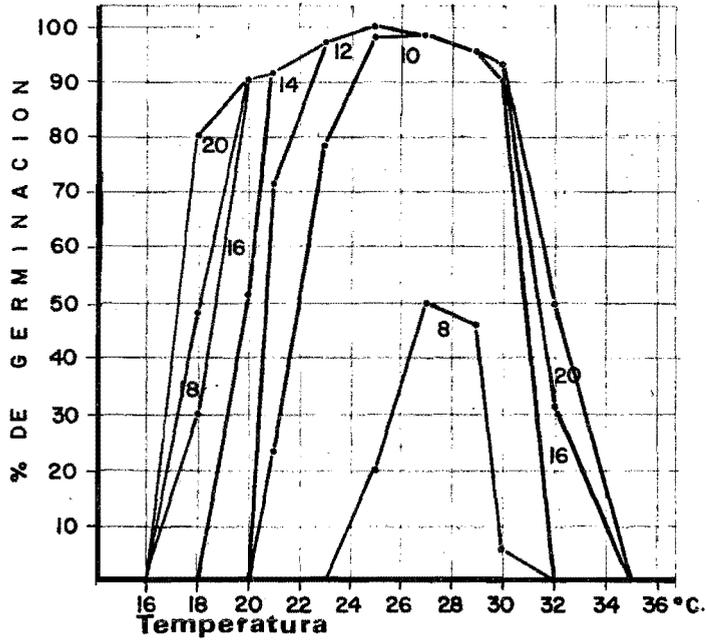


FIGURA 26.

Piper lapathifolium.

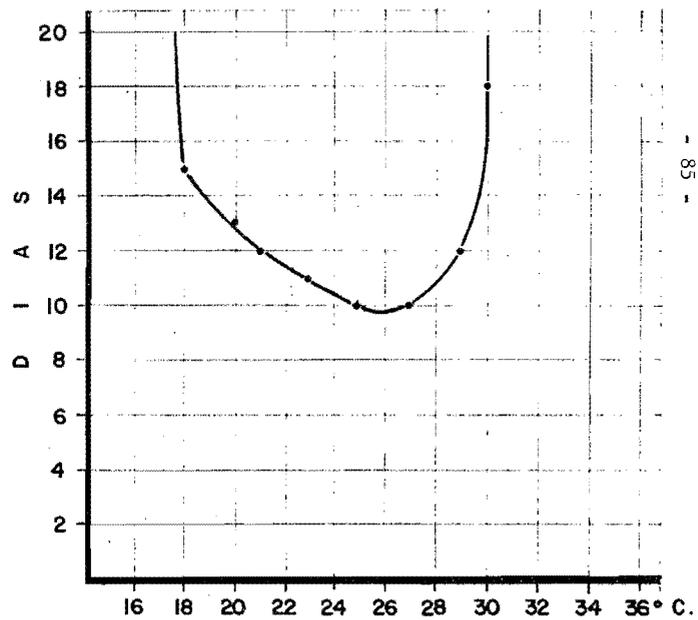
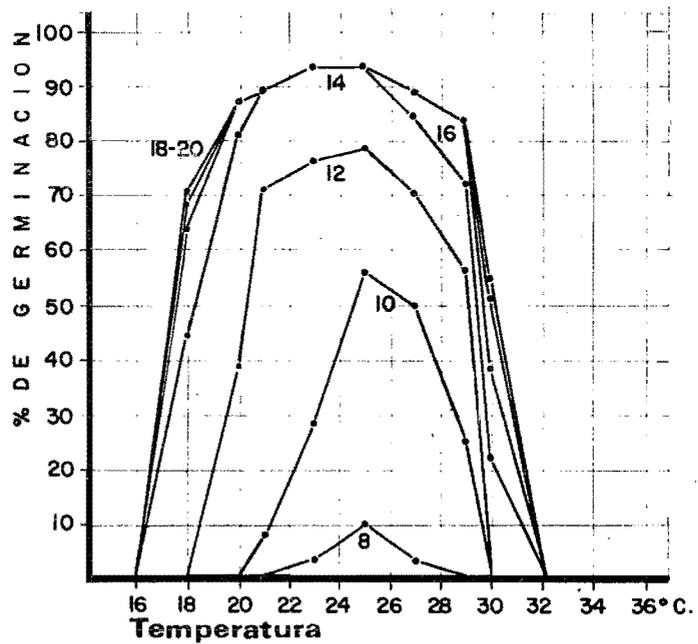
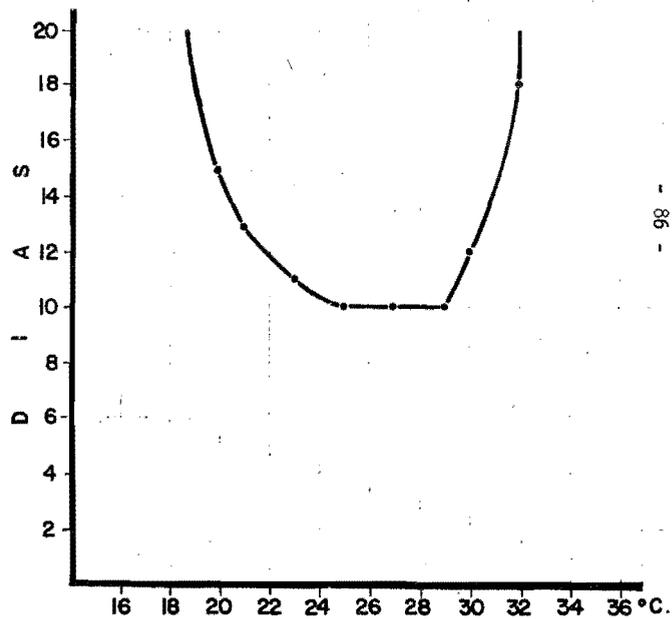
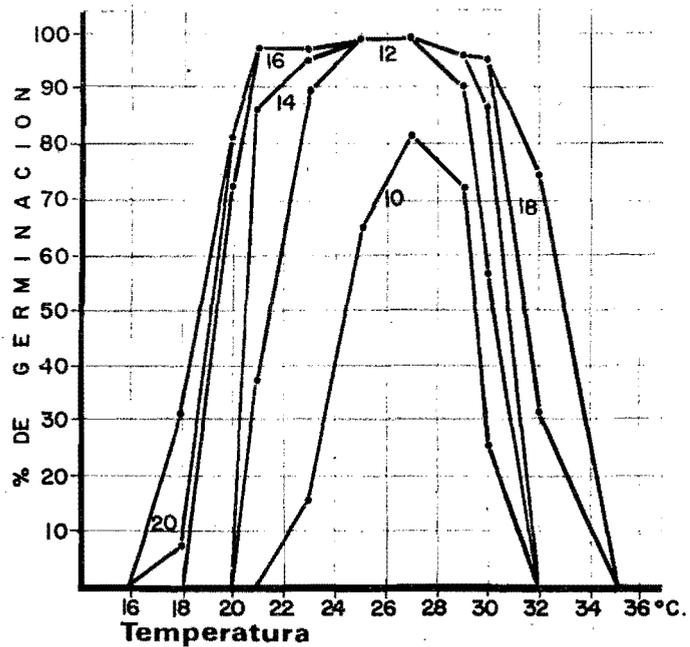


FIGURA 27.

Piper sanctum.



ESPECIES	SELVA ALTA PERENNIFOLIA									ACAHUAL DE 10 AÑOS						SOMBRA PROFUNDA AL DESCUBIERTO								
	LOCALIDAD									LOCALIDAD						LOCALIDAD								
	1			2			3			4			1			2			1			2		
	310 LUXES		260 LUXES		184 LUXES		163 LUXES		TOTAL FINAL	1050 LUXES		850 LUXES		TOTAL FINAL	200 LUXES		200 LUXES		TOTAL FINAL					
20	40	20	40	20	40	20	40	20		40	20	40	20		40	20	40							
DIAS →									%					%					%					
<i>P. aequale</i> (a) (1)	34	82	0	18	0	0	0	4	<u>26</u> *	16	22	0	24	<u>23</u>	72	90	60	84	<u>87</u> *					
<i>P. aequale</i> (b) (1)	0	6	0	0	0	0	0	0	<u>1</u>	0	0	0	0	<u>0</u>	0	70	0	70	<u>70</u>					
<i>P. aff. amalago</i> (1)	93		90		92		86		<u>90</u> <sup>+</sup>	88		86		<u>87</u> <sup>+</sup>	90		93		<u>91</u> <sup>+</sup>					
<i>P. aff. amalago</i> (2)	90		90		90		87		<u>89</u> <sup>+</sup>	86		90		<u>88</u> <sup>+</sup>	90		90		<u>90</u>					
<i>P. auritum</i> (1)	10	13	0	0	0	0	0	0	<u>4</u>	0	0	0	0	<u>0</u>	97	97	94	94	<u>95</u>					
<i>P. hispidum</i> (1)	78	78	28	38	25	37	21	26	<u>44</u> *	18	24	34	37	<u>30</u>	97	97	93	94	<u>95</u> *					
<i>P. lapathifolium</i> (2)	91		87		93		90		<u>90</u> <sup>+</sup>	85		94		<u>89</u> <sup>+</sup>	90		94		<u>92</u> <sup>+</sup>					
<i>P. sanctum</i> (1)	6	50	0	0	0	2	0	14	<u>16</u>	0	4	0	4	<u>4</u>	80	90	80	94	<u>92</u>					
<i>P. umbellatum</i> (1)	1	54	0	0	0	0	0	0	<u>13</u>	0	0	0	0	<u>0</u>	66	66	60	66	<u>65</u>					
<i>Piper aff. yzabalanum</i> (1)	0	3	0	0	0	0	0	0	<u>0</u>	0	0	0	2	<u>1</u>	10	71	11	68	<u>69</u>					

TABLA 11. GERMINACION EN CONDICIONES NATURALES DE LUZ

La especie P. aequale presenta una peculiaridad muy interesante que también se pone de manifiesto en los datos de la tabla 11. En esta planta los frutos prácticamente maduros, permanecen sobre la planta madre durante varios meses sufriendo muy pocas modificaciones; sin embargo, la respuesta de las semillas puede variar a través de ese tiempo, como puede verse en los resultados de las semillas tipo "a", que fueron colectadas en septiembre y las del tipo "b" en julio del mismo año sobre las mismas plantas.

En el experimento anterior, al igual que en el reseñado en la tabla 7 con especies de otros géneros, se planteó la interrogante de conocer el efecto sobre la germinación de los ocasionales rayos de luz solar directa que se cuelan a través del follaje. El experimento presentado en la tabla 12, muestra claramente que, en P. aequale (a, b), P. auritum, P. hispidum, P. sanctum y P. yzabalanum dos horas diarias de luz blanca no disparan la germinación cuando se aplica simultáneamente luz rica en rojo lejano. Cuando este último tratamiento deja de actuar, las dos horas de luz blanca diarias son suficientes para disparar la germinación. P. aff. amalago presenta una germinación considerable durante el primer tratamiento (rojo lejano) y P. lapathifolium durante el segundo tratamiento (rojo lejano más luz blanca).

Los resultados obtenidos con el aparato para tratamientos  $R/RL$  son los siguientes:

SIMULACION DE UN RAYO DE LUZ DIRECTA SOBRE EL SUELO DE LA SELVA  
Y SU EFECTO SOBRE LA GERMINACION DE ALGUNAS ESPECIES DE Piper.

ESPECIE	TESTIGO LUZ BLANCA (12 HORAS DIARIAS DURANTE 30 DIAS)	1er. TRATAMIENTO ROJO LEJANO (12 HORAS DIARIAS DURANTE 30 DIAS)	2º. TRATAMIENTO ROJO LEJANO (12 HORAS DIARIAS) LUZ BLANCA (2 HORAS/DIA 30 DIAS)	3er. TRATAMIENTO LUZ BLANCA (2 HORAS DIARIAS DURANTE 30 DIAS)	TESTIGO OBSCURIDAD (DURANTE 30 DIAS)
<u>P. aequale</u>	a 71	0	1	74	0
	b 90	0	0	90	0
<u>P. aff. amalago</u>	90	74 *	89 *	—	86
<u>P. auritum</u>	93	0	0	78	0
<u>P. hispidum</u>	95	0	2	94	0
<u>P. lapathifolium</u>	96	12	66 *	90 *	94
<u>P. sanctum</u>	87	0	3	80	0
<u>P. yzabalanum</u>	66	0	0	66	0

TABLA 12.

	testigo	Rojo 1/2* RL 1/2	testigo	Rojo 2/5* RL 3/5	testigo	Rojo 1/5* RL 4/5
<u>P. aequale</u>	70	73	72	65	71	20
<u>P. auritum</u>	90	89	92	79	90	15
<u>P. hispidum</u>	87	89	86	84	85	38

\* Estos valores corresponden a la carátula de los controles de intensidad de luz y no a la transmisión real de los filtros, ya que la transmitancia del filtro corning rojo lejano es menor que la del filtro rojo.

#### DISCUSION

Los resultados obtenidos no son sorprendentes en la mayoría de los casos. Son los que podría esperarse obtener para un conjunto de especies con las características que presentan las que se utilizaron en esta investigación. Salisbury (1942) había ya apuntado algunas de las diferencias principales entre los mecanismos reproductivos en relación con producción, tamaño, número y dispersabilidad de las semillas que existen entre las plantas que se establecen en habitats continuos, permanentes y estables, como la selva primaria y probablemente las etapas sucesionales más tardías y los habitats discontinuos inestables y efímeros, como son los suelos desnudos en áreas de selva primaria en este estudio. En el primer caso es de esperarse una menor producción de semillas de mayor tamaño y menor dispersabilidad en una época corta y definida de fructificación. En el segundo caso, una gran producción de se-

millas de menor tamaño y mayor capacidad de dispersión en una es-  
tación más larga o, incluso, continúa fructificación.

Con relación a la latencia, ya se había apuntado en la  
introducción que, en las plantas colonizadoras, es frecuente la  
existencia de una latencia impuesta, generalmente por luz.

Ciertas peculiaridades de la mayoría de las especies  
estudiadas, como es la falta de latencia endógena, puede conside-  
rarse como una notable adaptación a un ambiente que no presenta  
períodos prolongados estacionales de condiciones climáticas inad-  
ecuadas para el crecimiento; además de que, en este caso, la laten-  
cia endógena podría ser un obstáculo para el establecimiento de  
las especies en el momento propicio, al impedirles responder a un  
cambio del medio ambiente. En los casos en los que existe laten-  
cia endógena, como en Verbesina greenmani y Eupatorium pittieri,  
existe también fotoblastismo que puede mantener latentes a las se-  
millas al terminar el impedimento de la latencia endógena.

#### Latencia fotorregulada

La mayoría de las especies empleadas en esta investiga-  
ción, producen semillas fotoblásticas y ésta característica puede  
ser el principal mecanismo de conservación de semillas latentes en  
el suelo (Black, 1972). Naturalmente que las semillas solamente  
se encuentran en la superficie del suelo en pequeño número o duran-  
te períodos limitados, ya que con el tiempo pueden ser arrastradas  
por el agua al interior de microcavidades oscuras en el suelo, o  
quedar cubiertas por la capa de hojarasca o, incluso, sedimentos

que se van depositando;asimismo, las semillas pequeñas pueden mezclarse con el suelo al introducirse por los poros o grietas de éste. Esto seguramente ocurre rápidamente en la mayoría de las semillas de las especies estudiadas pues, por lo general,son muy pequeñas y algunas como las de Clidemia deppeana apenas son visibles a simple vista.

En las microcavidades del suelo la latencia impuesta puede persistir durante toda la vida de la semilla, impidiendo su germinación. La duración de este tipo de latencia puede ser muy larga, como lo fue en el caso de Verbascum blattaria del experimento de Beal (Kivilaan y Bandurski, 1973). En esta investigación se ha probado que la latencia impuesta por luz puede durar al menos un año en ocho de las especies, aun cuando se coloquen en condiciones adecuadas de humedad y temperatura. En condiciones naturales, probablemente la duración de esta latencia es mucho más larga, asegurando la persistencia de un potencial florístico de especies de la vegetación secundaria en el suelo de la selva, formado por el aporte anual de semillas que llegan dispersadas de áreas con vegetación secundaria y, en algunos casos, también, por semillas de estadíos sucesionales anteriores. Este aporte puede ser pequeño pero, con el tiempo, puede acumularse en el suelo gran cantidad de semillas que están listas para germinar al existir las condiciones propicias.

La perturbación consistente en la destrucción de la vegetación, causa también la modificación de la estructura superficial del suelo, la desaparición de la cubierta de materia orgáni-

ca por la acción del viento, el fuego y el agua; todo ello conduce al afloramiento de semillas que llegan a niveles en los que existe una suficiente cantidad de luz como para disparar la germinación; asimismo, es importante hacer notar que la intensidad de la luz directa es muchas veces mayor que la de la luz difusa (Evans, 1956; Whitmore y Wong, 1959) en zonas de selvas húmedas y, por lo tanto, su poder de penetración en el suelo es superior. El suelo puede transmitir cierta cantidad de luz hasta una profundidad variable según la naturaleza cristalina de las partículas que lo forman.

Otro aspecto de gran interés en la germinación de las semillas fotoblásticas, es la gran diferencia que existe en la composición espectral de la luz difusa en relación con la luz solar directa, en el interior de las zonas con vegetación densa. Esta diferencia consiste, entre otras cosas, en el cambio de la relación rojo/rojo lejano (Smith, 1972). La composición espectral de la luz difusa en zonas con vegetación está dada por las propiedades de transmisión y refracción características de las hojas verdes que, aunque pueden variar ligeramente entre las especies, caen dentro de un mismo patrón general, como puede constatarse en las mediciones de Billings y Morris (1951) sobre la refracción de la luz por diferentes tipos de hojas.

La composición espectral de la luz dentro de diversos tipos de zonas cubiertas con vegetación, ha sido medida por varios autores; entre ellos Carter (1934) Coombe (1957), Evans (1966) y Brickmann (1971). En las mediciones efectuadas, puede

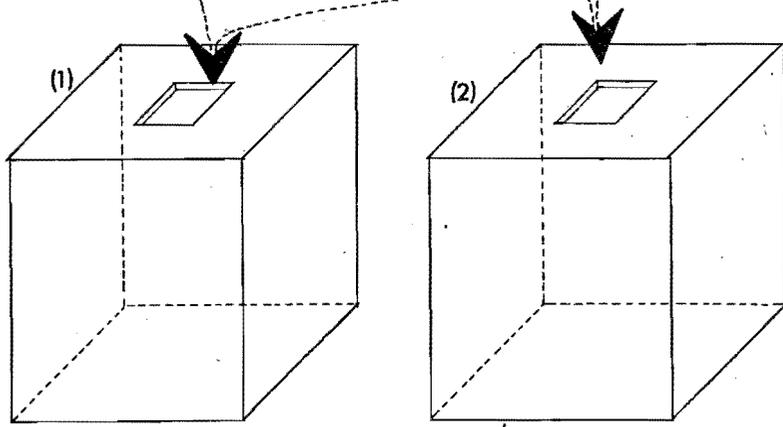
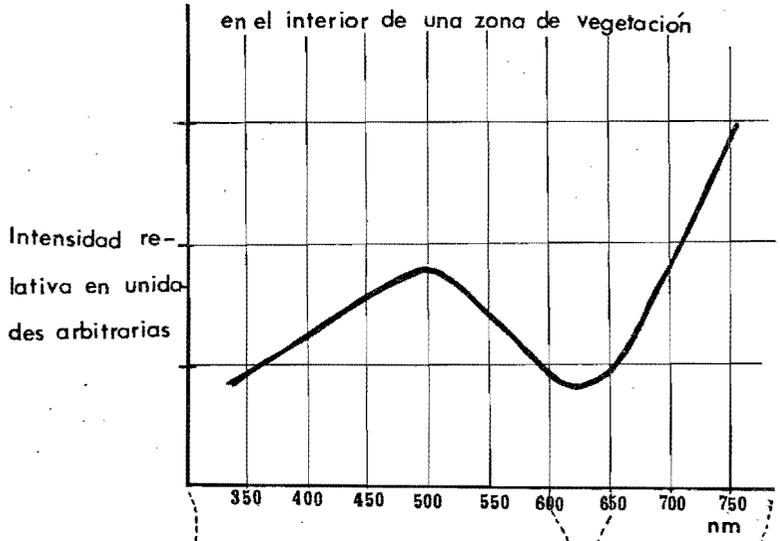
verse que la composición espectral es más rica en la zona inhibidora de la germinación (720 nm) que en la zona estimulante (640 nm).

En la figura 28 se presentan los resultados obtenidos en un experimento realizado por Vázquez-Yanes, et al (1973) en la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas". En este experimento se emplearon dos cajones herméticamente cerrados y forrados con papel de aluminio en el interior y en el exterior. La única entrada de luz consistió en una perforación cuadrada de 8 cm de lado en la parte superior, la que en un cajón fue cubierta con un filtro Corning rojo CS 2-78 (Fig. 10) y, en el otro, se cubrió con una película de polietileno incoloro. Como puede verse en la figura 28 el filtro rojo sólo permite la entrada al interior de la caja de una pequeña parte del espectro visible en tanto que, en la caja testigo, penetró la luz sin ninguna selección de longitudes. A pesar de la gran diferencia en intensidad de luz existente en el interior de las cajas, pues la luz apenas fue percibida por el fotómetro en el interior de la caja con el filtro, la germinación fue mayor en esa caja en un grado estadísticamente muy significativo.

Este experimento demuestra que, en semillas fotoblásticas, la relación R/RL tiene más importancia que la intensidad de la luz en la inhibición de la germinación, en zonas cubiertas de vegetación densa.

Otro aspecto de importancia en la ecología de la germinación fotorregulada, es el posible efecto de los ocasionales rayos directos que llegan al suelo de la selva cuya intensidad es muy superior a la de la luz difusa, y su relación R/RL es diferen-

FIGURA 28 CALIDAD DE LUZ Y GERMINACION  
Espectro aproximado de la luz difusa



	caja 1	caja 2
<i>Cecropia obtusifolia</i>	13	84
<i>Piper auritum</i>	0	92
<i>Solanum diphylllum</i>	0	13

te. Es posible que las plantas heliófitas de la vegetación secundaria, posean mecanismos que les impidan responder al "engaño" que los rayos directos representan, puesto que no son indicadores de las verdaderas condiciones de luz para el crecimiento, que existen en el suelo de la selva. En el experimento realizado con semillas de Piper (tabla 12), se ha probado que las semillas de especies de la vegetación secundaria no responden a fotoperíodos cortos de luz blanca, cuando simultáneamente se están aplicando fotoperíodos largos de luz rica en rojo lejano. Uno de los experimentos clásicos de fisiología de la germinación (Toole et al 1953), mostró que en semillas de lechuga expuestas alternativamente durante periodos breves de tiempo a luz roja o rojo lejano, el último tratamiento aplicado era el determinante de la germinación (rojo) o no germinación (rojo lejano) de las semillas. Este mecanismo probablemente existe también en las semillas fotoblásticas de especies secundarias, por lo que la activación del fitocromo producida por los ocasionales rayos de luz directa, termina al volver a establecerse la proporción normal R/RL característica de la luz difusa.

En mediciones de luz visible realizadas cada media hora durante 12 horas de un día soleado, en 65 puntos en el suelo de la selva en la Estación de los Tuxtles, utilizando un fotómetro MetruX (para luz visible), se ha encontrado que la ocasional incidencia de luz directa en cada punto es breve y azarosa y varía grandemente en puntos cercanos. A conclusiones similares han llegado diversos autores que han trabajado en selvas tropicales (Whitmore y Wong, 1959; Evans et al, 1960).

Latencia termorregulada

En realidad es difícil saber si una semilla que no es fotoblástica en las pruebas de germinación en el laboratorio, continúa no siéndolo después de un tiempo de estar en el suelo, así que, en este caso, no tenemos más bases para discusión que los resultados obtenidos en el laboratorio. Con base en ellos se puede decir que las especies de Heliocarpus, las cuales durante los primeros meses después de la recolección germinan mucho mejor a temperaturas altas o bajo un termoperíodo de 10°C, antes de un año de almacenamiento pierden esa característica y pueden germinar en un amplio rango de temperaturas prácticamente constantes (figs. 16 y 17); si esto ocurre también en condiciones naturales, la única posibilidad para estas especies de mantener una población más o menos numerosa de semillas en el suelo, es a través de latencias impuestas por otras causas, como sería un bajo nivel de oxígeno a cierta profundidad en el suelo o la presencia de inhibidores de la germinación (Roberts, 1972). Las semillas de Heliocarpus son liberadas dentro de un fruto indehiscente que puede persistir mucho tiempo recubriendo a las semillas cuando éstas se encuentran en el suelo. En pruebas de germinación realizadas con frutos completos de un año de edad, no se encontró gran diferencia en el porcentaje de germinación con respecto a las semillas ya descubiertas. Esto puede indicar que el fruto, en este caso, no juega un papel importante en el control de la germinación.

Los resultados obtenidos con Ochroma lagopus, sugieren

fuertemente que las características de las semillas y la fisiología de la germinación de la balsa, pueden considerarse como adaptaciones al fuego. En ambientes sin fuego, la latencia de estas semillas puede romperse gradualmente por la acción de diferentes factores bióticos y abióticos. En el primer caso, se incluyen la acción de microorganismos sobre los tegumentos de las semillas y en el segundo, la acción de fuertes alternancias de temperatura que se producen durante el día y la noche en los suelos desnudos y, también, la reducción mecánica de los tegumentos. En experimentos de laboratorio se ha podido inducir la germinación de estas semillas por medio de escarificación y alternancias de temperatura de 20°C, así como por medio de tratamientos térmicos consistentes en fuertes calentamientos previos a la siembra de las semillas. Todos estos tratamientos tienen el efecto de permitir la hidratación haciendo permeable el tegumento, por lo que la latencia de las semillas de Ochroma lagopus, puede considerarse como una típica latencia impuesta por una cubierta impermeable (Barton, 1965b). El experimento llevado a cabo con muestras de suelo de una selva de balsa (tabla 9), nos permite suponer que en condiciones normales las altas temperaturas producidas por el fuego pueden actuar como un estimulante para la germinación rápida y simultánea de semillas latentes, presentes en el suelo, que se han acumulado gradualmente a lo largo del tiempo. El fuego en este caso no solo dispararía la germinación de la balsa, sino que también reduciría fuertemente el número de semillas de otras especies capaces de germinar, lo que indudablemente disminuye la competencia entre plántulas durante los primeros momentos del establecimiento de

una vegetación secundaria pionera. En el experimento, el número de plántulas de otras especies se redujo en más de un 80% en los tratamientos de calentamiento. Las semillas que germinaron en los suelos tratados, indudablemente también muestran cierta tolerancia a las altas temperaturas.

Las prácticas de desmonte y quema previa a la utilización agrícola de la tierra, generan temperaturas muy altas a nivel del suelo. La profundidad que pueden alcanzar las altas temperaturas depende de la humedad y de la textura del suelo; así como de la cantidad de material combustible acumulado sobre éste (Batchelder, 1967). En el caso de las selvas tropicales la acumulación de material combustible producido por el desmonte es muy grande, y los datos disponibles indican que las temperaturas superiores a 80°C pueden alcanzar varios centímetros de profundidad durante las quemas (Masson, 1949; Brinkmann y Vieira, 1971; Zinke et al, 1970). Por lo tanto, el fuego puede ser un factor determinante en el establecimiento o la eliminación de especies secundarias pioneras, confiriendo a la vegetación secundaria pionera una composición característica, si el suelo no es utilizado para la agricultura después de la quema, tal como ocurrió en el área de selva secundaria de ocho años formada predominantemente por árboles de balsa, que se encuentra al sureste de la Estación de los Tuxtlas, en las orillas del camino a Sontecomapan.

#### Velocidad de germinación

La velocidad o tiempo de germinación, es otra forma de

adaptación de ese proceso fisiológico a determinadas condiciones ambientales de establecimiento. Esta característica de la fisiología de las semillas puede definirse como el intervalo de tiempo que transcurre desde el momento en que se inicia la germinación en una muestra de semillas, hasta que la última semilla viable ha germinado.

Salisbury (1929) menciona cuatro estrategias diferentes en la velocidad de germinación:

- 1) Germinación casi simultánea o abrupta, es la que se produce cuando todas las semillas viables de una muestra tienden a germinar en un período corto de tiempo, que puede ser de pocos días.
- 2) Germinación continua, es la que se produce ininterrumpidamente en un período de semanas o meses.
- 3) Germinación intermitente, es la que se produce irregularmente en intervalos de días o semanas.
- 4) Germinación periódica, en la que la germinación de una parte de las semillas se presenta regularmente en ciertas épocas de un período largo de tiempo, y estos picos de germinación coinciden generalmente con períodos favorables.

En las semillas de la vegetación secundaria empleadas en esta investigación, el tipo más frecuente de respuesta es la germinación casi simultánea o abrupta, como puede verse en los casos de Piper auritum (fig. 25), Ochroma lagopus (fig. 19), y ambas especies de Heliocarpus (figs. 16 y 17). En estas plantas, cuando se encuen-

tran en condiciones ambientales adecuadas, la germinación se completa en un período de 2 a 3 días. Otras especies como Piper marginatum y Trema micrantha, presentan en condiciones experimentales germinación continua que toma varias semanas.

La tendencia general es presentar una germinación rápida que se completa en breve tiempo, lo cual puede interpretarse como una característica favorable para el establecimiento en habitats que están accesibles para el establecimiento durante cortos períodos de tiempo.

#### Mecanismos de germinación en Piper

A pesar de la gran complejidad y estado actual de desorganización taxonómica en que se encuentra el género Piper (Burger, 1971), los resultados obtenidos en el grupo de especies estudiadas resultan de utilidad para realizar algunas elucubraciones sobre las adaptaciones del proceso de germinación en la flora secundaria.

Casi todas las especies estudiadas son características de la selva alta perennifolia o de sus diferentes etapas sucesionales. Sólo P. nitidum ocupa un habitat diferente en suelos inundables donde probablemente otros factores distintos a los que hemos analizado pueden tener más importancia en el control de la germinación. Un grupo de seis especies destaca por sus claras adaptaciones a las zonas de vegetación secundaria, éstas son P. aduncum, P. auritum, P. hispidum, P. marginatum, P. sanctum y P. umbellatum. Son plantas predominantemente heliófitas que se establecen desde las primeras etapas sucesionales. Sólo una de ellas, P. hispidum,

muestra una gran plasticidad fenotípica y probablemente genotípica (Gómez-Pompa, 1971) pudiendo encontrarse también en la vegetación primaria. Los resultados demuestran que tiene mayores posibilidades de germinar en las proporciones R/RL que caracterizan a las áreas con vegetación densa. Esta especie es probablemente muy plástica en relación con su capacidad para tolerar condiciones de iluminación muy variables y, al igual que ha sido observado en otros casos, su aparato fotosintetizador puede adaptarse a esas condiciones (Björkman y Holmgren, 1963; Björkman, 1966; Koyama y Kawano, 1973), pudiendo no solamente formar poblaciones muy numerosas en la vegetación secundaria sino que, también, sobrevive y se reproduce exitosamente en la vegetación primaria más o menos perturbada y en sus etapas sucesionales tardías.

Un segundo grupo de especies formado por P. aff. amalago, Piper sp y P. lapathifolium, tiene características más cercanas a las de las plantas de la vegetación primaria. Son plantas umbrofilas con semillas de mayor tamaño que presentan altos porcentajes de germinación en obscuridad o en las proporciones R/RL que caracterizan a las zonas de vegetación densa; además de que su viabilidad es corta, pues en ninguno de los tres casos hubo germinación después de seis meses de almacenamiento en el laboratorio. Pero, P. aff. amalago es también una especie de la vegetación secundaria frecuente en los acahuales de la Estación de Los Tuxtlas y áreas cercanas, presentando una plasticidad similar a la de P. hispidum.

Una especie con características intermedias entre ambos grupos es P. aequale, relativamente abundante en la selva de la Es-

tación de los Tuxtlas. Esta planta es esciófila, presenta semillas pequeñas, fotoblásticas, de larga viabilidad, que solo pueden germinar en proporciones R/RL bastante altas. Probablemente las semillas que gradualmente logran germinar en el suelo de la selva primaria, son suficientes para mantener una población estable de esta especie, ya que por habitar en un ambiente estable, no sufre la presión del establecimiento rápido.

El grupo numeroso de especies de la vegetación secundaria, probablemente se originó a partir de plantas con características similares, de gran plasticidad, de la vegetación primaria.

#### Origen de la flora y de la vegetación secundaria

Los Tuxtlas es una región prácticamente aislada de selva alta perennifolia (Andrle, 1964) en la que la flora secundaria tiene diversos orígenes y las características anatómicas y fisiológicas que permiten a las plantas establecerse, desarrollarse y competir ventajosamente en áreas perturbadas, pueden ser el resultado de adaptaciones directas o indirectas a esas condiciones.

Es posible reconocer varios de los orígenes de la flora secundaria en la región. Un importante grupo de especies proveniría de la misma selva tropical, o sea, estaría formado por plantas que normalmente se establecen en áreas donde se producen perturbaciones naturales o que presentan características edáficas especiales, como los bancos de los ríos etc. (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1973). Dentro de este grupo entrarían también aquellas especies que pueden establecerse en la selva no perturbada pero que, por su mayor

plasticidad fenotípica, pueden colonizar exitosamente áreas perturbadas. Estas especies se han denominado nómadas (van Steenis, 1958) e incluyen a plantas de los géneros Cecropia, Trema, Heliconia, Piper y muchos otros.

Otro grupo de plantas secundarias estaría formada por especies de zonas templadas o de mayor altitud, que han podido invadir las zonas tropicales húmedas a través de las zonas perturbadas. Este grupo comprendería especies de la familia Compositae, Labiatae, etc.

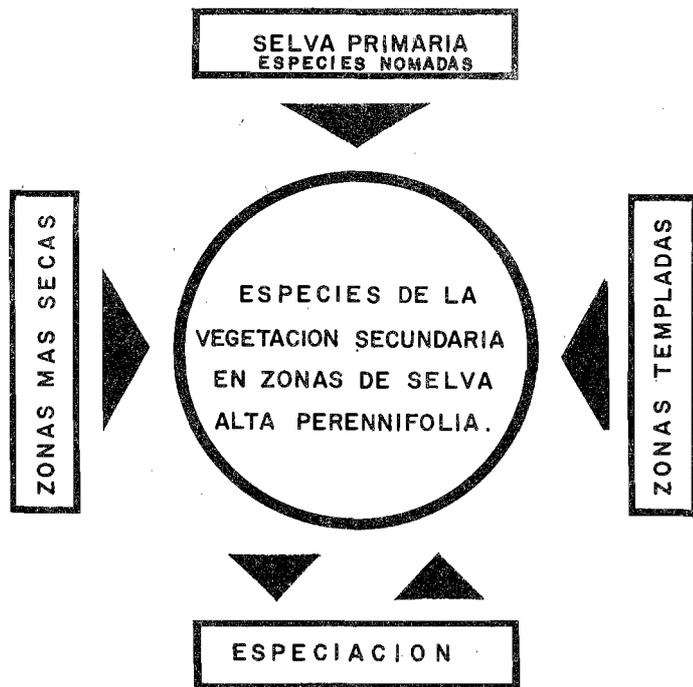
El tercer grupo de especies comprendería plantas de habitats más secos, que en otras zonas forman parte de la vegetación primaria o secundaria que han podido invadir las zonas más húmedas a través de las áreas perturbadas. Un posible ejemplo de esto sería Heliocarpus appendiculatus que existe también en regiones secas, como las selvas caducifolias del Estado de Guerrero (González Medrano, comunicación personal).

Un último grupo de especies sería aquel que ha evolucionado y se ha diversificado rápidamente en el complejo mosaico ambiental que forman las zonas perturbadas en regiones de selvas tropicales húmedas. Este grupo comprendería especies de Euphorbia, Solanum, Piper etc. (Gómez-Pompa, 1971). Además de todos los grupos mencionados, existe un conjunto numeroso de plantas ruderales cosmopolitas o pantropicales que forman parte de la vegetación secundaria en áreas de intensa perturbación; por ejemplo, especies de Bidens, Sida, Mimosa, etc.

En la figura 29 se representa a la flora secundaria como

FIGURA 29

POSIBLE ORIGEN DE LAS ESPECIES CARACTERISTICAS DE LA VEGETACION SECUNDARIA EN LOS TUXTLAS, VER.



un complejo conjunto de especies que ha recibido aportaciones de diversos orígenes y que está en pleno proceso de diversificación. Todo ello debe reflejarse en las características de la germinación, por lo que al analizar los datos obtenidos, surgen posibles explicaciones a ciertos hechos observados; por ejemplo, en Verbesina greenmani que tiene una velocidad de germinación a baja temperatura similar a la que presenta a temperaturas más altas y que, además, tiene la latencia endógena, ¿pueden estas características fisiológicas ser consideradas relictuales y tomarse como indicio de que esta planta proviene originalmente de zonas más frías?. De hecho, esta especie habita también en pinares a más de 2000 m de altitud en varios estados del país. El ejemplo anterior sugiere que es posible realizar todo un conjunto de investigaciones sobre adaptaciones climáticas de la germinación con un enfoque similar al de Thompson (1970b) en su estudio en cariofiláceas europeas.

La diferencia fundamental entre las plantas de las primeras etapas sucesionales y las de etapas posteriores o de la selva primaria, estriba en que las primeras en conjunto son plantas fundamentalmente heliófilas (tipo 2 de Grime, 1966) y las segundas son, al menos una gran parte de su vida, umbrofilas (tipo 5 de Grime). Las plantas con mayor plasticidad para adaptar su aparato fotosintetizador a diferentes condiciones de iluminación estarían mejor capacitadas para establecerse en más etapas sucesionales; por ejemplo, Piper hispidum.

La importancia de la luz en la ecología de las selvas tropicales húmedas (Walter, 1971) puede ser la explicación del importante papel que este factor físico juega en el control de la ger

minación. Probablemente en otros tipos de vegetación como las selvas caducifolias y subcaducifolias y otras comunidades más abiertas, la luz no juega un papel tan importante en el control de la germinación de las especies de la vegetación secundaria. Como ejemplo típico del grado de especialización fisiológica que pueden presentar las especies de selvas caducifolias en su adaptación a esos habitats, está el caso de la foliación en Jacquinia pungens, descrito por Jansen (1970).

En una selva alta la composición de la vegetación secundaria que se establece en un lugar, puede depender de la interacción de multitud de factores. El primero de ellos sería la composición del potencial florístico presente en el suelo, (Guevara y Gómez-Pompa, 1972) durante el abandono o al finalizar el proceso que ha destruido la vegetación del área. De la composición inicial de ese potencial florístico dependerá la composición de la vegetación durante las primeras etapas de la sucesión. La composición del potencial florístico puede variar en función de varios factores; uno de ellos sería la composición de la flora ya presente en el área; otro sería la "accesibilidad" del lugar. Heimans (1954) ha definido este término como la posibilidad de que una cierta área reciba propágulos de un variable número de especies y en mayor o menor cantidad. La accesibilidad fue inicialmente utilizada con un sentido fitogeográfico a escala continental, pero el término es también válido a pequeña escala (Kellman, 1970). La accesibilidad de un área determinada podría variar para las especies a causa de multitud de factores como topografía, proporción entre vegetación se-

cundaria, vegetación primaria, rutas de los dispersores, vientos dominantes durante las épocas de producción de semillas, etc.

Un tercer factor determinante de la composición del potencial florístico, estaría dado por las características físicas, físicoquímicas y bióticas del suelo que en cada caso podrían seleccionar las semillas que permaneciesen latentes en espera de condiciones favorables para el establecimiento, de aquellas que germinan o mueren al llegar. Cavers y Harper (1967) han demostrado que en diferentes especies de Rumex la persistencia de semillas viables en el suelo varía grandemente en áreas cercanas, pero con coberturas vegetales diferentes. Harper (1960) menciona que uno de los factores que determinan la existencia de ciertas especies en un área, es la potencialidad que sus semillas tienen para sobrevivir a los procesos de descomposición característicos de los suelos de ese lugar. Estos procesos, así como la presencia de microorganismos parásitos (Pugh, 1972) o de sustancias tóxicas, pueden variar de lugar en lugar. Es evidente que la composición del potencial florístico está sujeta al azaroso efecto de muchos factores que interaccionan entre sí.

Otro factor determinante de la composición inicial de la vegetación secundaria en un lugar, sería toda su historia previa y la naturaleza del proceso de perturbación que ha sufrido (Davis y Canthun, 1969). No cabe duda que la composición de la vegetación inicial será muy diferente en un lugar alejado de la vegetación primaria, que ha sido abandonado después de muchos años de uso agrícola, de la que existirá en otro lugar situado a la orilla

de la selva que ha sido recién desmontado, quemado y abandonado (Rico, 1972), pero acerca de esto existe muy poca información cuantitativa disponible aun.

El número y tipo de semillas que germinan en un momento dado está determinado por el tipo de latencia que las semillas presentan y las potencialidades del ambiente para proveer a las semillas con las condiciones adecuadas necesarias para la germinación. (Harper, 1960). En cada especie, variedad o ecotipo las condiciones más adecuadas pueden no ser exactamente las mismas. Por otra parte, el suelo es un medio ambiente muy complejo y heterogéneo en el que los factores físicos generales como luz y temperatura adquieren un matiz especial en relación con su estructura, la porosidad, la humedad, la textura, la microtopografía, el color (ver Harper et al, 1965, 1966) la presencia de rocas, troncos, residuos vegetales, árboles relictuales, la macrotopografía, la orientación, etc. Todo ello origina un mosaico muy complejo de microambientes para la germinación, que es prácticamente imposible de analizar en su conjunto; sin embargo, es posible que dadas determinadas condiciones ambientales y tipos de perturbación, pueda en un futuro predecirse el tipo de semillas de la flora secundaria que tendrían más posibilidades de germinar abundantemente, como se ha intentado hacer en este trabajo en el caso de Ochroma lagopus.

Todos los factores ambientales antes mencionados, hacen variar las características del microclima en lo que respecta a temperperíodo e intensidad y relación R/RL de la luz y, por lo tanto, deben tener influencia sobre la germinación e indirectamente sobre la

composición y cantidad relativa de individuos de cada especie en las primeras etapas sucesionales.

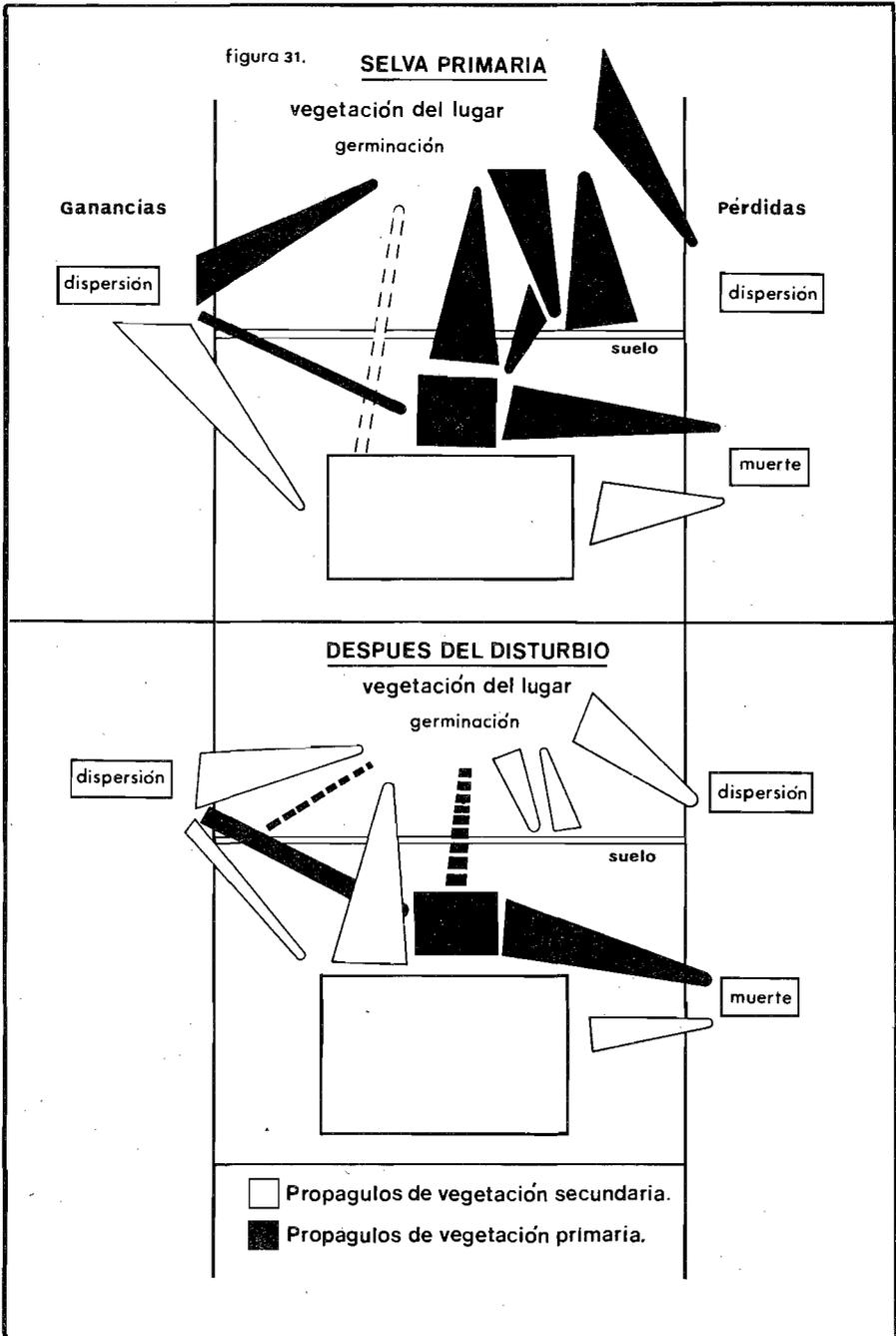
En la figura 30 (modificada a partir de la propuesta por Kellman, 1970) se representa gráficamente la relación entre perturbación de la vegetación y germinación de semillas en la selva húmeda tropical.

### Dispersión

Los mecanismos de dispersión de algunas de las plantas incluidas en esta investigación, se conocen con relativa precisión, así como algunos de los dispersores que intervienen en la diseminación de las semillas. Este aspecto de la biología reproductiva de las plantas, está directamente relacionado con la germinación, por lo que se ha considerado abordarlo brevemente en esta parte del trabajo.

#### 1) Dispersión anemócora:

La dispersión por viento generalmente requiere de estructuras especializadas que pueden ser el resultado de modificaciones anatómicas a diferentes niveles, ya sea infrutescencia, fruto o semillas (Stebbins, 1971). Una parte importante de las especies estudiadas presenta este tipo de dispersión, pero las estructuras que facilitan la diseminación son diferentes en cada caso; puede ser un fruto indehisciente completo como en Heliocarpus (fig. 31) que contiene una o dos semillas (fig. 32). También en Myriocarpa longipes la unidad de dispersión es el fruto completo que es muy pequeño y ligero (fig. 33). Se produce en infrutescencias filamentosas que



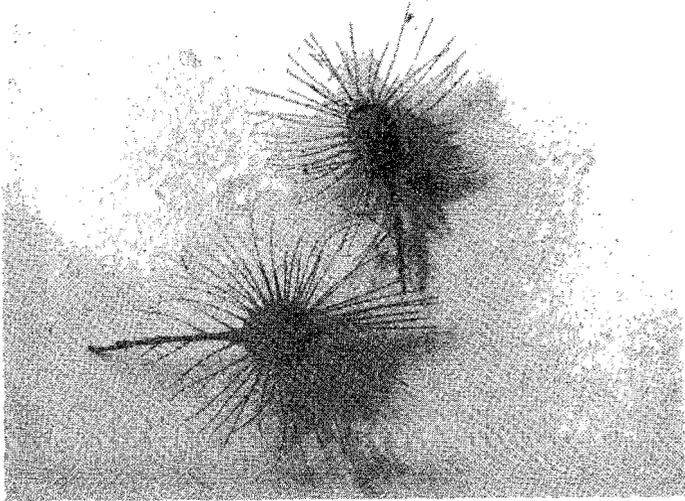


Fig. 31.- Frutos de Heliocarpus appendiculatus

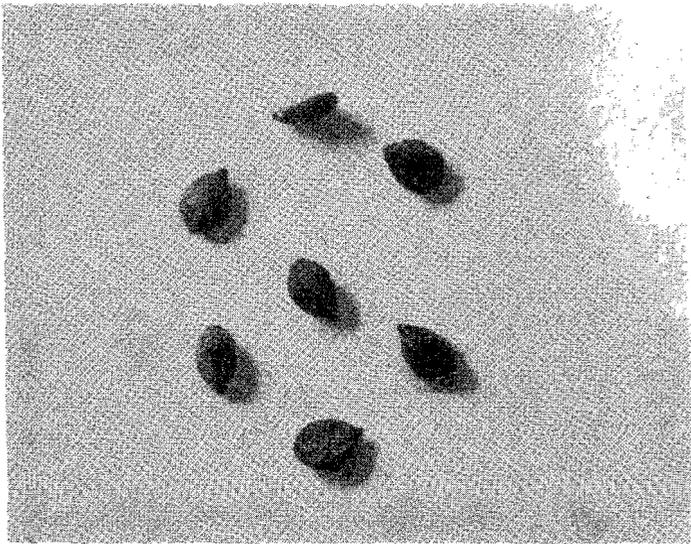


Fig. 32.- Semillas de H. appendiculatus

penden de las plantas, pudiendo ser la dispersión anemócora o hidrócora, pues durante las lluvias el agua que gotea de las infrutescencias arrastra consigo los frutos maduros. Este hecho probablemente puede explicar la abundancia de esta especie en las orillas de las corrientes de agua, por lo que recibe el nombre vulgar de "palo de agua".

En Ochroma lagopus el fruto contiene una masa algodonosa muy ligera que cubre a las semillas (fig. 34). Los frutos se encuentran sobre la copa de los árboles y se abren bruscamente cuando alcanzan cierto grado de sequedad, dejando escapar la masa algodonosa con las semillas, que pueden ser arrastradas a distancias variables dependiendo de la velocidad del viento.

En las compuestas Eupatorium y Vernonia los aquenios presentan un papus (figs. 35 y 36) y en Verbesina un ala membranosa (fig. 37).

Otra especie común en la vegetación secundaria es Beltia campbellii. Este árbol produce semillas cubiertas de pelos (fig. 38) en frutos valvados dehiscentes.

Casi todas las especies anemócoras estudiadas tienen su época de fructificación entre los meses de febrero y junio; o sea, en la época menos lluviosa del año, lo que indudablemente debe facilitar la diseminación a distancia por encontrarse más secas las estructuras de dispersión y existir un menor peligro de que los propágulos sean arrastrados por la lluvia al desprenderse.

La diseminación anemócora de las plantas de la vegetación secundaria, debido al pequeño tamaño de las semillas, se reali

Fig. 34. - Semillas de Ochroma lagopus



Fig. 33. - Frutos de Myriocarpa longipes

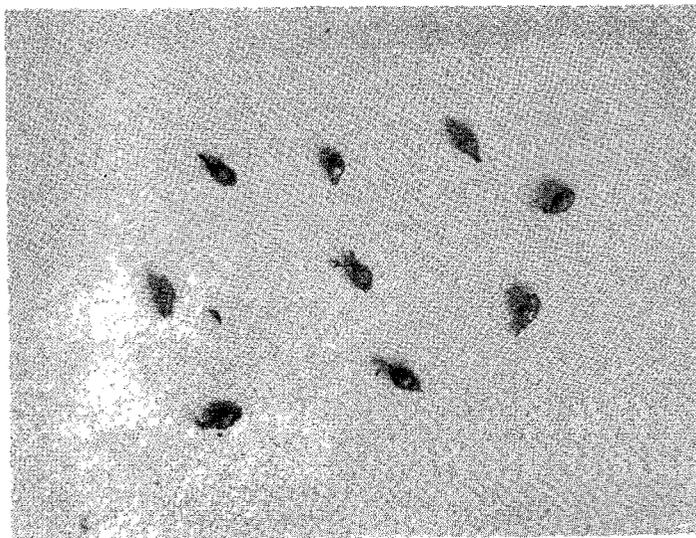


Fig. 36. - Agüenios de Vernonia deppiana

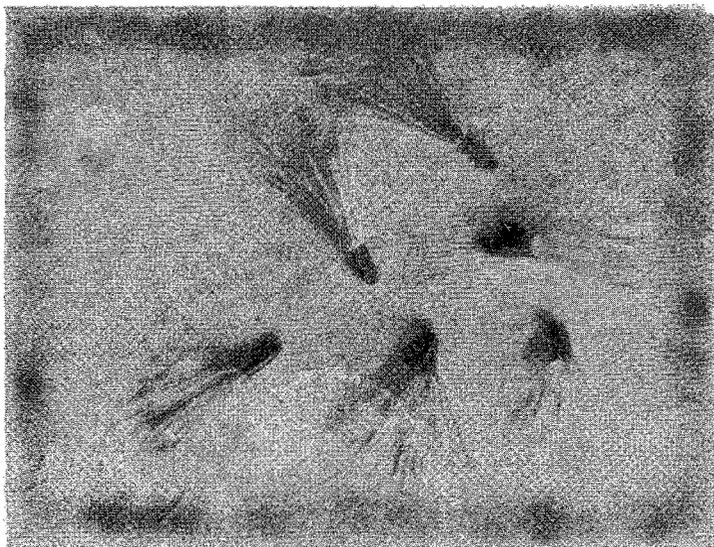


Fig. 35. - Agüenios de Eupatorium piltieri

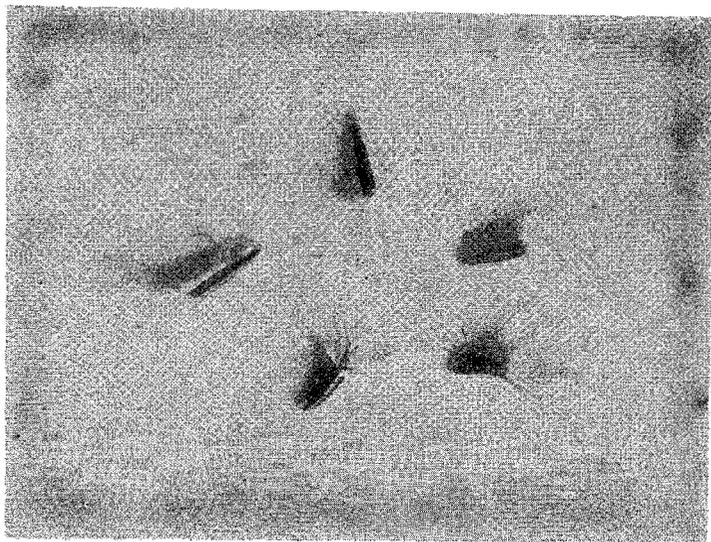


Fig. 38.- Semillas de Belotia campbellii



Fig. 37.- Aguiños de Verbesina greeffianii



za a mucho mayor distancia que la de las plantas arbóreas de la vegetación primaria que presentan este mismo tipo de dispersión; por ejemplo, Bernoullia flamea y los frutos de Pterocarpus de la selva de Los Tuxtlas son grandes y relativamente pesados, por lo que generalmente no se diseminan a más que unos cuantos metros de la planta madre. Otras especies arbóreas dispersadas por viento de las selvas primarias de Africa (Keay, 1957) y las Dipterocarpaceae de Asia (Stebbins, 1971) tienen también semillas relativamente grandes que generalmente se diseminan a corta distancia.

## 2) Dispersión zoócora.

Dentro de este tipo de dispersión existen diferentes modalidades en relación con la localización de los propágulos en el cuerpo de los animales.

La mayoría de las plantas de la vegetación secundaria parecen ser dispersadas por aves o murciélagos. Entre las especies que presentan un síndrome de dispersión endozoócora se encuentran: Cecropia obtusifolia, Clidemia deppeana, todas las especies de Piper, Solanum diphyllum, Trema micrantha y Urera caracasana; sin embargo, por lo que respecta a dispersión por aves en la región de los Tuxtlas sólo existe alguna información para Cecropia, Trema y Piper hispidum.

En investigaciones realizadas en Centroamérica por Eisenmann (1961) y Olson y Blum (1968), se ha visto que gran número de especies de aves frugívoras e incluso insectívoras se alimentan de infrutescencias de Cecropia peltata y C. obtusifolia y las semillas al ser defecadas conservan una alta viabilidad (Olson y

Blum 1968). En la región de Los Tuxtlas las observaciones realizadas por Trejo et al (1973) han mostrado que diversas especies de aves insectívoras o frugívoras, locales o migratorias pueden alimentarse de infrutescencias de C. obtusifolia y presentan semillas viables en diferentes niveles de su tracto digestivo al ser sacrificadas. Estas especies de aves son: Megarhynchus pitangua, Vireo olivaceus, Centurus aurifrons, Platypharis aglaiae, Myriozetes aurifrons e Icterus galbula.

Las drupas de Trema micrantha son apetecidas por diversas aves. En Los Tuxtlas se han encontrado semillas viables en diversos niveles del tracto digestivo de: Vireo olivaceus, Myriozetes similis, Empidonax sp., Phlogothraupis sanguinolenta y Columbina falpacoti.

Se han encontrado también semillas viables de P. hispidum en Pitangus sulphuratus.

Con frecuencia el paso de las semillas por el tracto digestivo de las aves es indispensable para inducir la germinación de semillas que presentan una testa dura ó algún inhibidor de la germinación y que son escarificadas o el inhibidor es eliminado por la acción de los jugos digestivos de las aves. Este tipo de latencia se ha observado en gran número de especies que producen drupas o bayas (Ridley, 1930; Mc Atee, 1947; Krefting y Roe, 1949); sin embargo, este no es el caso de Trema, Cecropia y Piper ya que su porcentaje de germinación es ya alto en las semillas que no han pasado por el tracto digestivo de animales y la velocidad de germinación de Trema no aumenta significativamente.

Los murciélagos también juegan un papel muy importante

en la dispersión de semillas tanto de la vegetación primaria como secundaria. En ciertos géneros como Piper las inflorescencias presentan un síndrome característico de dispersión por murciélagos (van der Pijl, 1969) ya que entre otras cosas se encuentran expuestas hacia el exterior de las plantas y cuando maduran completamente se reblandecen rápidamente hasta transformarse en una masa jugosa y dulce que desaparece muy rápidamente probablemente devorada por los murciélagos y las aves, por lo que es generalmente difícil encontrar inflorescencias completamente maduras de la mayoría de las especies de Piper.

Los murciélagos frugívoros por lo general se limitan a ingerir los jugos que contienen los frutos y escupen lo demás (van der Pijl 1957) por lo tanto, las semillas no pasan por el tracto digestivo, a no ser que por su pequeño tamaño sean ingeridas accidentalmente.

En un ejemplar adulto de Carollia perspicillata colectado en la Estación de Los Tuxtlas se encontraron 12 semillas viables de Piper hispidum y 2 de Solanum sp. en la porción terminal del tracto digestivo (Vázquez et al. 1973).

En algunas cuevas cercanas a la Estación de Los Tuxtlas existen colonias bastante numerosas de murciélagos frugívoros del género Artibeus. En el guano existente en ellas se ha encontrado una gran acumulación de semillas viables de diversas especies; entre otras de la vegetación primaria: Brosimum alicastrum, Poulsenia armata, Ficus obtusifolia y Ficus sp; de la vegetación primaria y secundaria: Spondias mombin; de la vegetación secundaria: Cecropia obtusifolia, Piper hispidum, P. auritum, P. aduncum, Solanum mammosum, S.

torvun y probablemente otras especies de Solanum; otras especies de ubicación ecológica desconocida como Muntingia calabura y varias especies de Piper no identificadas. Estas semillas seguramente forman parte del último alimento que los murciélagos toman antes de regresar a la cueva al amanecer (van der Pijl, 1957). Las semillas de Brosimum alicastrum y Poulsenia armata llegan a ser muy abundantes en el guano durante las épocas de fructificación de esas especies, pero las semillas de Cecropia, Ficus, Spondias y Piper son abundantes en todas las muestras de guano tomadas durante 6 meses, de junio a diciembre de 1973, por lo que seguramente esos frutos son la dieta básica de las poblaciones de murciélagos frugívoros de esas cuevas.

La dispersión de semillas de diversas especies de Cecropia y/o Piper por los murciélagos ha sido observada por varios autores; entre otros: Huber (1909), Docteurs van Leeuwen (1935), Carvalho (1961) y Goodwin y Greenhall (1961). La formación de conglomerados de plantas con dispersión quiropterócora en un lugar, puede ser el resultado de las actividades de una colonia de murciélagos frugívoros en las cercanías (Simmonds 1959).

Como se ha visto en otras regiones (Clifford, 1956 y 1959), en las zonas más transitadas de la zona en estudio, el hombre, los vehículos motorizados y los animales domésticos seguramente son ahora importantes agentes dispersores inconscientes de semillas de especies de la vegetación secundaria.

## R E S U M E N

En esta investigación se han utilizado semillas de 28 especies de plantas, pertenecientes a 11 familias diferentes, provenientes en su mayoría de las primeras etapas sucesionales de la selva alta perennifolia de la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas", Ver., y zonas cercanas. Se realizó un conjunto de pruebas experimentales con el objeto de conocer la respuesta de las semillas, expresada en germinación, frente a diferentes tratamientos con luz y temperatura combinados con otros factores. Los resultados indican que ciertos factores físicos como: luz, calidad de luz, temperatura, termoperíodo, calentamientos energéticos, escarificación mecánica y tiempo de almacenamiento participan en mayor o menor grado en el control de la germinación. La extrapolación de los datos a las condiciones microclimáticas prevalecientes en las zonas con vegetación y las áreas perturbadas permitieron realizar interpretaciones sobre la ecología de la germinación durante las primeras etapas de la sucesión secundaria.

AGRADECIMIENTOS:

Al Dr. Arturo Gómez-Pompa por su valiosa asesoría y su constante interés en la realización de este trabajo. Al Biól. Javier Valdés G., Director del Jardín Botánico de la UNAM, por todas las facilidades proporcionadas. Al Dr. Lorin I. Nevling y a la Dra. Bernice Schubert por su hospitalidad y ayuda durante las visitas a la Universidad de Harvard. Al M. en C. Antonio Lot H., y al Biól. Víctor Toledo M., jefes de la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas" durante el período de tiempo en que se realizó este trabajo, así como a su personal, por su constante colaboración. Al Sr. Armando Butanda por su importante labor en la corrección de la bibliografía. A todos los estudiantes que colaboraron en este trabajo, por su gran estímulo, comprensión y ayuda. Finalmente a los profesores Dr. Alfredo Barrera, Dr. Teófilo Herrera, Dra. Consuelo Savin, Dr. Josué Kohashi, Dr. Ramón Riba y Nava y Dr. Ernesto Moreno, por su revisión crítica del manuscrito.

BIBLIOGRAFIA.

- AHLGREN, I. F. y C. E. AHLGREN. 1960. Ecological effects of forest fires. Bot. Rev. 26:483-533.
- AKKERMANS, L. y J. van ROODENBURG. 1968. A preliminary study of photoblastism in seeds and fruits of some tropical plants, mainly weeds. Bot. Lab. Utrecht, Univ. Central Venezuela (Maracay) 72 p.
- AMEN, R. D. 1968. A model of seed dormancy. Bot. Rev. 34:1-29.
- ANDRLE, R. F. 1964. A biogeographical investigation of the Sierra of Tuxtla in Veracruz, Mexico. Louisiana State University. Ph. D., Geography 263 p.
- BARBOUR, M. A. y C. H. RACINE. 1967. Construction and performance of a temperature gradient bar and chamber. Ecology 48:861-863.
- BARTLETT, H. H. 1956. Fire, primitive agriculture and grazing in the tropics. In: W. L. Thomas (Ed.) Mans role in changing the face of the earth. The University of Chicago Press pp. 692-720.
- BARTON, L. V. 1961. Seed Preservation and Longevity. Leonard Hill, London.
- , 1965a. Seed dormancy: General survey of dormancy types in seeds and dormancy imposed by external agents. Encycl. Plant Physiol. 15(2):699-720.
- , 1965b. Dormancy in seeds imposed by the seed coat. Ibid. 15(2):727-745.
- BASKIN, C. C. 1969a. Germination and dormancy in cedar glade plants

- IV. J. Tennessee Acad. Sci. 44:69-70.
- BASKIN, J. M. y E. QUARTERMAN. 1969b. Germination requirements of seeds of Astragalus tennesseensis. Bull. Torrey Bot. Club 96:315-321.
- y C. C. BASKIN. 1970. Germination eco-physiology of Draba verna Ibid. 97:209-216.
- . 1971a. Germination ecology of Phacelia dubia var dubia in Tennessee Glades. Amer. J. Bot. 58:98-104.
- . 1971b. Germination ecology and adaptation to habitat in Leavenworthia spp. (Cruciferae). Amer. Midl. Naturalist 85:22-35.
- . 1972. Physiological ecology of Viola rafinesquii. Amer. J. Bot. 59:981-988.
- BATCHELDER, R. B. 1967. Spatial and temporal patterns of fire in the tropical world. Proc. tall timbers fire Ecology Conference, Tallahassee Florida 6:171-206.
- y H. T. HIRT. 1966. Fire in tropical forests and grasslands. U. S. Army, Natick Lab. Techn. Report 67-41 ES, 380 p.
- BAUR, G. N. 1968. The ecological basis of rainforest management. V. C. N. Blight Government Printer, New South Wales 453 p.
- BENEDICT, H. M. y J. ROBINSON. 1946. Studies on the germination of guayule seed. Techn. Bull. U.S.D.A. 921:1-48.
- BILLINGS, W. D. y R. J. MORRIS. 1951. Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological

- groups. Amer. J. Bot. 38:327-331.
- BJORKMAN, O. 1966. Comparative studies of photosynthesis and respiration in ecological races. *Brittonia* 18:214-224.
- y P. HOLMGREN, 1963. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiol. Pl. (Copenhagen)*. 16:889-914.
- BLACK, M. 1969. Light controlled germination of seeds. In: *Dormancy and Survival*, Symp. Soc. Exp. Biol. 23:193-217.
- , 1972. Control processes in germination and dormancy. Oxford University Press, London. 16 p.
- BLUM, K. E. 1968. Contributions toward and understanding of vegetational development in the Pacific lowlands of Panama. Ph. D. thesis, Fla. State Univ., Tallahassee, Fla. 119p.
- BLYDENSTEIN, J. 1968. Burning and tropical american savannas. Proc. Tall timbers Fire Ecology Conference 8:1-14.
- BORTHWICK, H. A. 1965. Light effects with particular reference to seed germination. Proc. Int. Seed testing Assoc. 30:15-27.
- BRINKMANN, W. L. F. 1971. Light environment in a tropical rain forest of central Amazonia. *Acta Amazonica* 1:37-49.
- y A. N. VIEIRA. 1971. The effect of burning on germination of seeds at different soil depths of various tropical tree species. *Turrialba* 21:77-82.
- BUDOWSKI, G. 1956. Tropical savannas, a sequence of forest felling and repeated burnings. *Turrialba* 6:23-33.
- , 1959. The ecological status of fire in the tropical american lowlands. *Bol. Mus. Ci. Nat.* 4-5:113-127.
- , 1965. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. *Ibid.* 15:40-42.

- BULARD, C. 1968. Acquisitions recentessur la dormance embryonnaire.  
Bull. Soc. Franç Physiol. Vég. 14:11-23.
- BURGER, W. 1971. The problem with Piper. Amer. J. Bot. 58:462.
- CAPON, B. y W. van ASDALL. 1967. Heat pre-treatment as a means of  
increasing germination of desert annual seeds. Ecology  
48:305-306.
- CARTER, G. S. 1934. Reports of the Cambridge expedition to British  
Guiana, 1933. Illumination in the rain forest at ground  
level. J. Linn. Soc., Zool. 38:579-589.
- CARVALHO, C. T. 1961. Sobre os habitos alimentaires de phillostomideos  
(Mammalia, Chiroptera). Revista Biol. Trop. 9:53-60.
- CAVERS, P. B. y J. L. HARPER. 1967. Studies in the dinamics of plant  
populations. I. The fate of seed and transplants into  
various habitats. J. Ecol. 55:
- CHAWAN, D. F. 1971. Role of high temperature pretreatments on seed  
germination of desert species of Sida. Oecologia 6:343-349.
- CLIFFORD, H. T. 1956. Seed dispersal on footwear. Bot. Soc. British  
Isles Proc. 2:129-131.
- , 1959. Seed dispersal by motor vehicles. J. Ecol.  
47:311-315.
- COHEN, D. 1958. The mecanism of germination stimulation by alternaling  
temperatures. Bull. Res. Council, Israel Sect. D. Bot.  
6:111-117.
- CÔME, D. 1968a. Problemes de terminologie poses par la germination  
et ses obstacles. Bull. Soc. Franç Physiol. Vég. 14:3-9.
- , 1968b. Relations entre l'oxygene et les phenomenes de dormance

- embryonnaire et d'inhibition tegumentaire. Ibid. 14:31-45.
- COME, D. 1970. Les obstacles a la germination. Masson. et Cie editeurs,  
Paris 162p.
- COOMBE, D. E., 1957. The spectral composition of shade light in  
woodlands. J. Ecol. 45:823-830.
- CUMMING, B. C. 1963. The dependence of germination on photoperiod,  
light quality and temperature: in Chenopodium spp.  
Canadian J. Bot. 41:1211-1233.
- CUSHWA, C. T., R. E. MARTIN y R. L. MILLER. 1968. The effects of fire  
on seed germination, J. Range Managem. 21:250-254.
- DARLINGTON, H. T. y J. STEINBAUER. 1961. The eighty year period for  
Dr. Beal's seed viability experiment. Amer. J. Bot.  
48:321-325.
- DAUBENMIRE, R. 1971. Ecology of fire in grasslands. Advances in Eco-  
logical Research 5:209-257.
- , 1972. Some ecologic consequences of converting forest  
to savanna in northwestern Costa Rica. Trop. Ecol.  
13:31-51.
- DAVIS, W. E. 1939. An explanation of the advantage of alternating  
temperatures over constant temperatures in the germination  
of certain seeds. Amer. J. Bot. 26:17-18.
- DAVIS, R. M. y J. E. CANTHUN. 1969. Effect of size and area open to  
colonization on species composition in early old field  
succesion. Bull. Torrey Bot. Club 96:660-672.
- DENT, T. V. 1942. Some records of extreme longevity of seeds of indian  
forests plants. Indian Forester 68:617-631.

- DENT, T. V. 1948. The storage of seeds of Indian forest plants. Indian Forest Records, Silviculture 7:1-134.
- DOCTEURS van LEEUWEN, W. M. 1935. The dispersal of plants by fruit-eating bats. Gardens Bull. Singapore 9:58-63.
- EGLER, F. E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. Vegetatio 4:412-417.
- EINSENMANN, E. 1961. Favorite foods of neotropical birds: flying termites and Cecropia catkins. Auk 78:636-638.
- ELLERN, S. J. y N. H. TADMOR. 1967. Germination of range plant seeds at alternating temperatures. J. Range Managem. 19:72-77.
- EVANS, G. C. 1956. An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands, with particular reference to sunflecks. J. Ecol. 44:391-428.
- , 1966. Model an measurement in the study of woodland light climates. In: R. Bainbridge, G. C. Evans and O. Rackham (Eds.) Light as an ecological factor. Blackwell, Oxford pp. 53-76.
- , T. C. WHITMORE y Y. K. WONG. 1960. The distribution of light reaching the ground vegetation in a tropical rain forest. J. Ecol. 48:193-204.
- EVENARI, M. 1965. Light and seed dormancy. Encycl. Plant Physiol. 15:804-847.
- FLORES, J. S. 1971. Estudio de la vegetación del cerro "El Vigía" de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis, Fac. de Ciencias, UNAM. México, D.F. 93 p.

- FORDHAM, A. J. 1965. Germination of woody legume seed with impermeable seed coat. *Arnoldia* 25:1-8.
- GOMEZ-POMPA, A. 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotrópica* 3:125-135.
- , C. VAZQUEZ-YANES y S. GUEVARA. 1972. The tropical rain forest: A non renewable resource. *Science* 177:762-765.
- , ----- . 1973. Estudios sobre la sucesión secundaria en la selva alta perennifolia de Veracruz (manuscrito).
- GONZALEZ, V. C. 1967. Efectos del fuego sobre la reproducción de algunas plantas de los llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 11:70-103.
- GOODWIN, G. G. y A. M. GREENHALL. 1961. A review of the bats of Trinidad and Tobago. *Bull. Amer. Nat. Hist.* 122:249-262.
- GRIME, J. P. 1966. Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants. In: R. Bainbridge, G. C. Evans and O. Rackham (Eds.) *Light as an ecological factor*. Blackwell, Oxford pp. 187-207.
- GUEVARA, S. S. 1971. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial en una zona cálida húmeda del Edo. de Veracruz. Tesis, Fac. Ciencias UNAM, México, D. F. 20 p.
- y A. GOMEZ-POMPA. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, México. *J. Arnold Arbor.* 53:312-335.
- HARPER, J. L. 1959. The ecological significance of dormancy and its

- importance in weed control. Proc. Int. Congr. Crop. Protection, Hamburgo 1:415-420.
- HARPER, J. L. 1960. Factors controlling plant numbers. In: J. L. Harper (Ed.) The Biology of Weeds. Blackwell, Oxford pp. 119-132.
- , T. J. WILLIAMS y G. R. SAGAR. 1965. The behavior of seeds in the soil. I the heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seeds J. Ecol. 53:273-286.
- , ----- - -----, 1966. The behaviour of seed in the soil. II the germination of seeds on the surface of a water supplying substrate J. Ecol. 54:151-166.
- , P. H. LOVELL y K. G. MOORE. 1970. The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1:327-356.
- HARRINGTON, G. T. 1923. Use of alternating temperatures in the germination of seeds. J. Agric. Res. 23:295-332.
- HEIMANS, J. 1954. L'accessibilite, terme nouveau de phytogeographie. Vegetatio 5-6:142-146.
- HOLMES, G. D. y G. BUSZEWICZ 1958. The storage of seed of temperate forest tree species. Forestry Abstracts 19:313-322.
- HUBER, J. 1909. Mattas o madeiras amazonicas Bol. Mus. Paraense Hist. Nat. 6:91-225.
- ISIKAWA, S. 1962. Light sensitivity against germination. III Studies on various partial processes in light sensitive seeds. Japan J. Bot. 18:105-132.
- JACQUES, R. 1968. Action de la lumiere bleue sur la germination. Bull.

- Soc. Franc. Physiol. Vég. 14:65-71.
- JANZEN, D. H. 1970. Jaquinia pungens a heliophile. *Biotropica* 2:112-119.
- JULIANO, J. P. 1940. Viability of some philippine weed seeds. *Philipp. Agric.* 29:312-326.
- KEAY, R. W. J. 1957. Wind dispersed species in a Nigerian forest. *J. Ecol.* 45:471-478.
- , 1960. Seeds in forest soils. *Nigerian Forestry Inform. Bull. Lagos* 4:1-4.
- KELIMAN, M. C. 1970. The influence of accessibility on the composition of vegetation. *Profess. Geogr.* 22:1-4.
- KIVILAAN, A. y R. S. BANDURSKI. 1973. The ninety-Year period for Dr. Beal's seed viability experiment. *Amer. J. Bot.* 60:140-145.
- KOLLER, D. 1969. The physiology of dormancy and survival of plants in desert environments. In: Dormancy and Survival. Symp. Soc. Exp. Biol. 23:449-469.
- , A. M. MAYER, A. POLJAKOFF-MAYBER y S. KLEIN. 1962. Seed germination. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 13:437-464.
- KORIBA, K. 1960. On the periodicity of tree growth in the tropics. *Gardners. Bull. Singapore* 17:11-81.
- KOYAMA, H. y S. KAWANO. 1973. Biosystematic studies on Mainthemum. VII Photosynthetic behaviour of M. dilatatum under changing temperate woodland environments and its biological implications. *Bot. Mag. (Tokio)* 86:89-101.
- KREFTING, L. W. y E. ROE, 1949. The role of some birds and mammals in germination. *Ecol. Monogr.* 19:271-286.
- LANG, A. 1965. Effects of some internal and external conditions on

- seed germination. *Encycl. Plant Physiol.* 15:848-893.
- LARSEN, A. L. 1965. Use of thermogradient plate for studying temperature effects on seed germination. *Proc. Int. seed testing Assoc.* 30:861-868.
- LINDAWER, L. L. y J. A. QUINN, 1972. Germination ecology of Danthonia sericea. *Amer. J. Bot.* 59:942.
- LONGMAN, K. A. 1969. The dormancy and survival of plants in the humid tropics. In: *Dormancy and Survival*. Symp. Soc. Exp. Biol. 23:471-488.
- MANCINELLI, A. L. 1969. Phytochrome and seed germination. In: J. E. Gunkel (Ed.) *Current Topics in Plant Science*. Academic Press, New York pp. 144-151.
- MARTIN, R. E. y C. T. CUSHWA, 1966. Effects of heat and moisture on leguminous seed. *Proc. tall Timbers Fire Ecol. Conf.*, Tallahassee Fla. 5:159-175.
- MASSON, H. 1949. La temperature du sol an cours d'un feu de brousse au Senegal. *Bull. Agric. Congo Belge* 40:1933-1940.
- MC ATEE, W. L. 1947. Distribution of seeds by birds. *Amer. Midl. Naturalist* 38:214-223.
- MORENO-CASASOLA B., P. 1973. Estudios sobre viabilidad y latencia de semillas tropicales. Tesis Fac. de Ciencias, UNAM, México, D. F. 85 p.
- MORINAGA, T. 1926. Effect of alternating temperatures upon the germination of seeds. *Amer. J. Bot.* 13:141-158.
- MUTCH, R. W. 1970. Wildland fire and ecosystems, and hypothesis. *Ecology* 51:1046-1051.

- ØDUM, G., 1965. Germination of ancient seeds. Dansk. Bot. Ark.  
24(2):1-69.
- OKALI, D. V. V. 1972. Growth rates of some west african forest tree  
seedlings in shade. Ann. Bot. (London) 36:953-959.
- OLSON, S. L. y K. E. BLUM, 1968. Notes on Avian dispersal of plants  
in Panama. Ecology 49:565-566.
- OVERAA, P. 1962. A new germination apparatus designed for alternating  
temperature and light exposure. Proc. Intern. Seed  
testing Assoc. 27:742-747.
- PIJL, L. van DER. 1957. The dispersal of plants by bats (Chiroptero-  
chory). Acta Bot. Neerl. 6:291-315.
- , 1969. Principles of dispersal in higher plants.  
Springer Verlag, Berlin 161 p.
- PORSILD, A. E. y G. R. HARRINTON. 1967. Lupinus articus Wats, grown  
from seeds of pleistocene age. Science 158:113-114.
- PUGH, G. J. F. 1972. Saprophytic fungi and seeds In: W. Heydecker  
(Ed). Seed Ecology. Butterworths, London pp. 337-345.
- RICHARDS, P. W. 1952. The tropical rain forest. Cambridge Univ.  
Press. 454 p.
- RICO B, M. F. 1972. Estudio de la sucesión secundaria en la Estación  
de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Tesis. Facultad de  
Ciencias. UNAM. México, D.F. 28 p.
- RIDLEY, H. N. 1930. The dispersal of plants throughout the world:  
Dispersal by Birds. L. Reeve and Co. Ashford, England  
383-419.
- ROBERTS, E. H. 1972. Dormancy: a factor affecting seed survival in

- the soil. In: E. H. Roberts (Ed), Viability of Seeds.  
Chapman and Hall LTD, London pp. 321-359.
- ROLLIN, P. 1970. Phytochrome: photomorphogenese et photoperiodisme.  
Masson et cie Editeurs. Paris, 136 p.
- SALISBURY, E. J. 1929. The biological equipment of species in  
relation to competition. J. Ecol. 17:197-222.
- , 1942. The reproductive capacity of plants. G. Bell  
and Sons, London. 244 p.
- SAUER, J. y G. STRUIK, 1964. A possible ecological relation between  
soil disturbance, light flash and seed germination.  
Ecology 45:884-886.
- SCHULZ, J. P. 1960. Ecological studies on rain forest in northern  
Suriname. The vegetation of suriname. Verhand. Kon. Need.  
Akad. Wtensch. AFD. Natuurk. Ser. 2, 53:1-267.
- SIMMONDS, M. W. 1959. Experiments on the germination of banana seeds.  
Trop. Agric. (Trinidad) 36:259-273.
- SMITH, H. 1972. Light quality and germination: ecological implications.  
In: W. Heydecker (Ed.). Seed Ecology. Butterworths, London  
pp. 219-231.
- STEBBINS, G. L. 1971. Adaptative radiation of reproductive characte-  
ristics in angiosperms, II: seeds and seedlings. Ann. Rev.  
Ecol. Syst. 2:237-260.
- STOKES, P. 1965. Temperature and seed dormancy Encycl. Plant Physiol.  
15:748-803.
- STONE, E. G. y G. JUHREN, 1951. The effects of fire on the germination  
of seeds of Rhus ovata. Amer. J. Bot. 38:358-362.

- SUSUKI, Y. 1969. Photo and thermo-induction in seed germination of Physalis alkekengi. Plant Cell Physiol. 10:699-702.
- SYMINGTON, C. F. 1933. The study of secondary growth of rain forest sites. Malayan Forester 2:107-117.
- TAGER, J. M. 1961. Replacement of an alternating temperature requirement for germination by gibberellic acid. Nature 192-83:84.
- TAMAYO, F. 1962. Adaptaciones de la vegetación pirofila. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 23:50-58.
- TAYLORSON, R. B. y H. A. BORTHWICK. 1969. Light filtration by foliar canopies significance for light controlled weed seed germination. Weed Sci. 17:359-361.
- THOMPSON, P. A. 1968. Germination of Caryophyllaceae at low temperatures in relation to geographical distribution. Nature 217:1156-1157.
- . 1970a. Characterization of the germination reponse to temperature of species and ecotypes. Ibid. 225:827-831.
- . 1970b. Germination of species of Caryophyllaceae in relation to their geographical distribution in Europe. Ann. Bot. (London) 34:427-449.
- . 1970c. Changes in germination responses of Silene secundiflora in relation to the climate of its habitat. Physiol. Pl. (Copenhagen) 23:739-746.
- . 1970d. An Analysis of the effect of alternating temperatures on germination of Licopus europaeus L. J. Exp. Bot. 21:808-823.

- THOMPSON, P. A. 1972. Geographical adaptation of seeds. In: W. Heydecker (Ed.). Seed Ecology. Butterworths, London pp. 31-58.
- y D. J. C. FOX. 1971. A simple thermo-gradient bar designed for use in seed germination studies. Proc. Int. Seed testing Assoc. 36:255-263.
- TOOLE, E. H. 1973. Effects of light, temperature and their interactions on the germination of seeds. Seed Sci. Technol. 1:339-396.
- y E. BROWN. 1946. Final results of the Durel buried seed experiment. J. Agric. Res. 72:201-210.
- , H. A. BORTHWICK, S. B. HENDRICK y V. K. TOOLE, 1953. Physiological studies of the effects of light and temperature on seed germination. Proc. Int. Seed testing Assoc. 18:267-276.
- , V. K. TOOLE, H. A. BORTHWICK y S. B. HENDRICKS. 1955. Interaction of temperature and light in germination of seeds. Pl. Physiol. (Lancaster) 30:473-478.
- y H. A. BORTHWICK, 1971. Effect of light, temperature and their interactions on germination of seeds of Kentucky bluegrass (Poa pratensis L.). J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96:301-304.
- TREJO P., L., C. VAZQUEZ-YANES, M. E. LINARES M., A. MUELLER R., y V. PEREZ-MORALES. 1973. El papel de las aves en la dispersión de algunas especies de la vegetación secundaria en los Tuxtlas, Ver. Curso de Biología de Campo, Facultad de Ciencias. UNAM, México, D. F. (Manuscrito).

- VAN STEENIS, C. G. G. J. 1958. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types; the biological nomad theory. Proc. Kandy Symposium UNESCO 212-218.
- VARESCHI, V. 1962. La quema como factor ecológico de los llanos. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 101:9-31.
- VAZQUEZ-YANES, C., A. OROZCO S. y G. FRANCOIS L. 1973. Recurso aliméntico a lo largo de un año de una colonia de murciélagos frugívoros del género Artibeus. (manuscrito en preparación).
- , M. A. CERVANTES S., R. A. CUEVAS R., A. M. GARCIA MAYNEZ C., I QUIROGA V. 1973b. Calidad de luz y su influencia en la germinación de semillas de acahual en el suelo de la selva. Ibid.
- WAGNER, R. H. 1967. Application of a thermal gradient bar to the study of germination patterns in sucesional herbs. Amer. Midl. Naturalist 77:86-92.
- WALTER, H. 1971. Ecology of tropical and subtropical vegetation. Van Nostrand Reinhold Co., New York. 539 p.
- WAREING, P. F. 1965. Endogenous inhibitors in seed germination and dormancy. Encycl. Plant Physiol. 15(2):909-924.
- , 1966. Ecological aspects of seed dormancy and germination. In: J. G. Hawkes (Ed.) Reproductive Biology and Taxonomy of Vascular Plants. Pergamon Press. London. pp. 103-121.
- WENT, F. W. 1969. A long term test of seed longevity II. Aliso 7:1-12.
- y P. A. MUNZ. 1949. A long term test of seed longevity.

Aliso 2:63-75.

- WENT, F. W., G. JUHREN y M. C. JUHREN 1952. Fire and biotic factors affecting germination. Ecology 33:351-364.
- WESSON, G. y P. F. WAREING. 1969a. The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried seeds. J. Exp. Bot. 20:402-413.
- . 1969b. The induction of light sensitivity in weed seeds by burial. Ibid. 20:214-225.
- WHITMORE, T. C. y Y. WONG. 1959. Patterns of sunfleck and shade in tropical rain forest. Malayan Forester. 22:50-62.
- WRIGHT, E. 1931. The effect of high temperatures on seed germination J. Forest. 29:679-687.
- WULFF, R., I. ARIAS, M. PONCE y V. MUÑOZ. 1972. A bimodal temperature reponse and effect of light intensity in the photocontrol of the germination of seeds in Jussiaea suffruticosa. Planta 107:369-373.
- ZINKE, J. P., S. SABHASRI y P. KUNDSTADTER. 1970. Soil fertility of the lua forest system of shifting cultivation. Field Seminar on Shifting Cultivation and Economic Development. Chiang Mai thailand 18 p. (mimeografiado).

APENDICE

Lista de especies empleadas en la investigación  
ordenadas por familias:

		No.de ejemplar de herbario del autor:
1)	Bombacaceae	
	<u>Ochroma lagopus</u> Swartz.	426
2)	Compositae	
	<u>Bidens pilosa</u> L.	423
	<u>Eupatorium macrophyllum</u> L.	436
	<u>E. pittieri</u> Klatt	419
	<u>Verbesina greenmani</u> Urban.	405
	<u>Vernonia deppeana</u> Less.	421
3)	Leguminosae	
	<u>Mimosa pudica</u> L.	403
4)	Melastomataceae	
	<u>Clidemia deppeana</u> Steud.	440
5)	Moraceae	
	<u>Cecropia obtusifolia</u> Bertol.	437
6)	Piperaceae	
	<u>Piper aduncum</u> L.	958
	<u>P. aequale</u> Vahl.	950
	<u>P. aff amalago</u> L.	957-429