مجلة النهضة العلمية
Al-Nahda Scientific Journal
Journal homepage:https://ous.edu.ly/Journal/index.php/OUSJ

التباين الضوئي وتأثيره على السمات المورفولوجية والفسيولوجية على بعض شتلات أشجار الغابات في منطقة الجبل الأخضر.

منصور سالم برطوع [1] و مرعي عبدالونيس الخجخاج [2]
[1] قسم علم النبات، كلية العلوم، جامعة درنة، ليبيا
[2] قسم الكيمياء، كلية العلوم، جامعة درنة، ليبيا
البريد الالكتروني: Bartooh.derna@gmail.com [1] ، maraielkhjkhaj@gmail.com [2]

الملخص

يشكّل الضوء عاملاً بيئيًا حاسمًا يؤثر على النمو البنيوي والوظيفي للنباتات ، خصوصًا في مراحلها الأولى ، وتهدف الدراسة إلى تقييم تأثير التباين بين الضوء والظل على الصفات **المورفولوجية** مثل (الطول ، مساحة الأوراق ، والكتلة الجافة) والصفات **الفسيولوجية**، مثل: (كفاءة البناء الضوئي ، محتوى الكلوروفيل ، ومعدل التعرّق) لشتلات أنواع مختارة من أشجار الغابات وهي الكافور *Eucalyptus camaldulensis* والأكاسيا *Acacia cyanophylla* وكذلك شتلات أشجار الصنوبر *Pinus halepensis* وشتلات الخروب *Ceratonia siliqua* وشتلات أشجار السرو *Cupressus sempervirens* وأخيرا شتلات من أشجار السدر *Ziziphus spina- christi* ، وتم تنفيذ التجربة في بيئة خاضعة للمتابعة ، حيث جرى تعريض الشتلات لثلاثة مستويات إضاءة مختلفة (ضوء كامل ، إضاءة جزئية ، وظل تام) ، وأظهرت النتائج وجود فروق معنوية في استجابات الشتلات ، حيث تميّزت بعض الأنواع بمرونة فسيولوجية عالية مكّنتها من التكيّف تحت ظروف الإضاءة المنخفضة ، بينما تفوّقت أنواع أخرى في النمو تحت الضوء الساطع ، وتركز هذه الدراسة على أهمية اختيار الأنواع النباتية المناسبة لإعادة التحريش أو تشجير المناطق المرغوب في تشجيرها حديثاً أو المتدهورة بيئيًا ونسعى إلى تحسينها وذلك وفقًا لظروف الإضاءة المتوفرة في المنطقة، كما تقدم الدراسة مساهمة علمية في فهم ديناميكيات التفاعل بين البيئة والصفات النباتية ، مما يعزز من جهود التخطيط البيئي المستدام .

الكلمات المفتاحية: الضوء، شدة، تباين، مورفولوجية، فسيولوجية، شتلات، الجبل الأخضر.

Light contrast and its effect on morphological and physiological traits of some forest tree seedlings in the Green Mountain region.

Mansour S Bartooh [1] , Marai A.Mohamed El-Khajkhaj [2] .
[1]Department botany, College Science /University Derna, Country Libya
[2]Department chemistry, College Science /University Derna, Country Libya
E-mail: Bartooh.derna@gmail.com [1], maraielkhjkhaj@gmail.com [2]

Received 13 July 2025 - Accepted 18 September 2025

Abstract

Light is a critical environmental factor that significantly influences the structural and functional growth of plants, particularly during their early developmental stages. This study aims to evaluate the impact of light and shade variation on morphological traits such as height, leaf area, and dry mass, as well as physiological traits including photosynthetic efficiency, chlorophyll content, and transpiration rate in seedlings of selected forest tree species. These include *Eucalyptus camaldulensis (*eucalyptus), *Acacia cyanophylla* (acacia), *Pinus halepensis* (stone pine), *Ceratonia siliqua* (carob), *Cupressus sempervirens* (cypress), and *Ziziphus spina-christi* (sidr).The experiment was conducted in a controlled environment where the seedlings were exposed to three different light conditions: full light, partial shade, and complete shade. The results revealed significant differences in seedling responses, with some species exhibiting high physiological plasticity, enabling them to adapt to low-light conditions, while others showed superior growth under bright light.This study emphasizes the importance of selecting suitable plant species for afforestation or reforestation efforts in newly established or environmentally degraded areas, based on the prevailing light conditions. Furthermore, it provides a scientific contribution to understanding the dynamics of interaction between environmental factors and plant traits, thereby supporting sustainable environmental planning efforts.

Keywords: Light, Intensity, Variation, Morphological, Physiological, Seedlings, Green Mountain.

المقدمة

غالبًا ما يتم تصنيف أنواع أشجار الغابات إلى مجموعتين وظيفيتين ، بناءً على متطلبات الإنبات والتأسيس (Florencia Montagnini.2005 & Whitmore. 1996) . ويمكن أن تنبت وتنمو وتعيش الأنواع التي تتحمل الظل في الإضاءة المنخفضة ، في حين تحتاج الأنواع التي تتطلب ضوءًا ، بيئة عالية الإضاءة للنمو . ويعتقد أن هاتين المجموعتين تقدمان أقصى درجات الاستجابات للضوء (Subekti Rahayu et al.2022 & Osunkoya et al.1994) . ومع ذلك ، هناك القليل من الأدلة التجريبية حول مدى تصنيف الأنواع بالفعل في تحمل الظل ونتيجة لذلك ، غالبًا ما تنقسم السلسلة إلى مجموعة متميزة تمامًا ، ومعروفة من بعض الأنواع الرائدة ، والأنواع التي تتحمل الظل ، والتي تشكل الغالبية العظمى من أنواع أشجار الغابات الاستوائية. فقد وجد أن 79٪ من الشتلات من الأنواع تتحمل الظل ، وكانت غير مبالية بالفجوات ويمكنها أن تتجدد في كل من بيئة الإضاءة العالية والمنخفضة (Welden et al.1991؛ Gerardo Avalos.2019). وفي الغابات الاستوائية المطيرة بشكل عام ، يصل فقط 1–2٪ من الإشعاع إلى قاع الغابة (Clark et al. 1996 ؛ Chazdon 1988) . ووفقًا لذلك ، فإن معدلات نمو الشتلات في الجزء السفلي منخفضة جدًا. في الغابات بكوستاريكا ، تبين أن 20٪ من الشتلات خلال فترة 4 سنوات لم تظهر أي ارتفاع أو زيادة في الطول نتيجة لقلة الضوء وعند فتح المجال لوصول الضوء لها أظهرت زيادة ملحوظة في طول الشتلات (Clark et al. 1992 ؛ Hang Chen et al. 2023) . لهذا كله يُعد الضوء من أبرز العوامل البيئية التي تؤثر على التوازن البنيوي والفسيولوجي للنباتات ، حيث يؤدي دورًا حاسمًا في عمليات التمثيل الضوئي والنمو الخضري . وتزداد أهمية هذا العامل بشكل خاص خلال مراحل النمو الأولى للنبات ، حيث يكون النبات أكثر حساسية لأي تغيير بيئي قد يطرأ. ومن هنا ، تبرز الحاجة إلى دراسة تأثير التباين في مستويات الضوء على كفاءة أداء النباتات ، خصوصًا في سياق برامج التشجير واستعادة النظام البيئي في البيئات الهشة، مثل: المناطق الجافة وشبه الجافة في ليبيا . وتركز الدراسة هنا على تقييم تأثير مستويات

الإضاءة المختلفة (ضوء كامل ، ظل جزئي ، ظل تام) على المجموعة المنتقاة من شتلات أشجار الغابات ، تشمل أنواعًا مزروعة وموجودة بشكل واسع في ليبيا (بالرغم من صعوبة الحصول عليها) فقد تمكنا من الحصول على 6 أنواع ، مثل: الكافور *Eucalyptus camaldulensis* والصنوبر الحلبي*Pinus halepensis* ، والأكاسيا *Acacia cyanophylla* ، والخروب *Ceratonia siliqua* ، بالإضافة إلى أنواع محلية ذات أهمية بيئية، مثل: السرو الليبي *Cupressus sempervirens* والسدر الصحراوي*Ziziphus spina-christi* . وقد أجريت التجربة في بيئة تم التحكم بها داخل صوبة زجاجية مصغره لضمان ثبات العوامل البيئية الأخرى وتوفير تحليل دقيق لتأثير الضوء فقط، وتهدف الدراسة لتقديم فهم أعمق لاستجابة الشتلات النباتية لهذه الظروف ، ومدى قدرتها على التكيّف في وجود ضوء كامل أو في الظل ، وهو ما يُعد حجر الأساس في التخطيط السليم لمشاريع التشجير واستصلاح الغابات المتدهورة.

المواد وطرق العمل

1. وقت وموقع الدراسة :

تم إجراء الدراسة خلال شهري أغسطس وسبتمبر من العام 2022 بمنطقة الجبل الأخضر داخل صوبات بلاستيكية أعدت لتناسب طول الشتلات وأعدادها بثلاث درجات من الشفافية حتى تسمح بتحكم في شدة الضوء الواصل للشتلات، ويسهل إزالتها لإجراء أي عمليات زراعية، وكذلك للحصول على القياسات المطلوبة ، وتم اختيار مشتل للأشجار داخل مدينة درنة ، توفرت فيه مساحة مناسبة ومكشوفة لإجراء الاختبارات فيها دون وجود أي تأثير على الضوء الواصل للشتلات .

2. اختيار الشتلات ومعاملاتها :

تم اختيار ستة أنواع شجرية شائعة في مشاريع التشجير الليبية والمتوفرة في مشاتل الأشجار بالمدينة والمناطق المجاورة لها وهي الكافور *E. camaldulensis* والصنوبر الحلبي *P. halepensis* ، والأكاسيا *A. cyanophylla*، والخروب *C. siliqua* ، بالإضافة إلى أنواع محلية ذات أهمية بيئية مثل السرو الليبي *C. sempervirens* والسدر الصحراوي *Z. spina-christi* عند أطوال 30 سم ±2سم وأحجام وأعمار متقاربة من الزراعة بدأت من 9 أشهر إلى 12 شهر تمت زراعتها مسبقاً في أكياس من البولي إثيلين ، وتحت ظروف ري وتسميد مناسبة ومتساوية لجميع الشتلات ، وتم تعريضها إلى ثلاث مستويات من شدة الضوء بحيث كانت ضوء كامل (100%) ، ظل جزئي (50%) ، ظل تام (25%) ، وذلك باستخدام غطاء من البلاستيك (شفاف) وآخر (متوسط الشفافية) والأخير (قليل الشفافية) للضوء بحيث كان لدينا ذلك التدرج في كثافة الضوء وشدته داخل كل صوبه ، وتم اختيار

التصميم كامل العشوائية 3x3 بحيث كانت ثلاث شتلات من كل نوع، وثلاث معاملات لكل الشتلات (جدول1) ، وذلك لأجراء التحليل الإحصائي للدراسة(Kitajima1996)

3. القياسات والمؤشرات :

تم أخذ القياسات بعد 8 أسابيع من بداية وضع الشتلات تحت ظروف شدة الضوء المختلفة ، وتم أخذ المؤشرات المورفولوجية من حيث الطول النهائي للنبتة (سم) ، ومساحة الورقة (سم²) ، الكتلة الجافة(جم) ، كذلك أخذت المؤشرات الفسيولوجية من حيث محتوى الكلوروفيل الكلي (باستخدام الأسيتون80%) والقياس بالمطياف الضوئي (Spectrophotometer) وتم قياس الامتصاصية عند الموجات 645 نانومتر و 663 نانومتر مليجرام/جرام مادة طازجة (Arnon, 1949) . وكذلك حساب معدل التعرق بالمعادلة = الوزن الابتدائي- الوزن النهائي ÷ عدد الساعات (مل/يوم) (Salisbury, F.B.& Ross, C.W. 1992).

جدول 1: تقسيم الشتلات إلى ثلاث مجموعات بناءً على مستويات الضوء :

المعالجة الضوئية	نسبة الضوء من الإضاءة الطبيعية	عدد شتلات/نوع
ضوء كامل	%100	3
ظل جزئي	%50	3
ظل تام	%25	3

4. التحليل الإحصائي :

تم تحليل البيانات باستخدام تطبيق برنامج Mini-tab وذلك للحصول على أقل فروق معنوية عند 0.05 ، وتطبيق تصميم قطاعات الكاملة العشوائية 3×3×6 .

النتائج :

بعد الانتهاء من جمع البيانات، وبعد ثمانية أسابيع من تعريض الشتلات لمعاملات الضوء المختلفة وذلك لتقييم تأثير شدة الإضاءة على الصفات المورفولوجية والفسيولوجية للنباتات المدروسة تم تحليلها إحصائيًا . ومن خلال النتائج

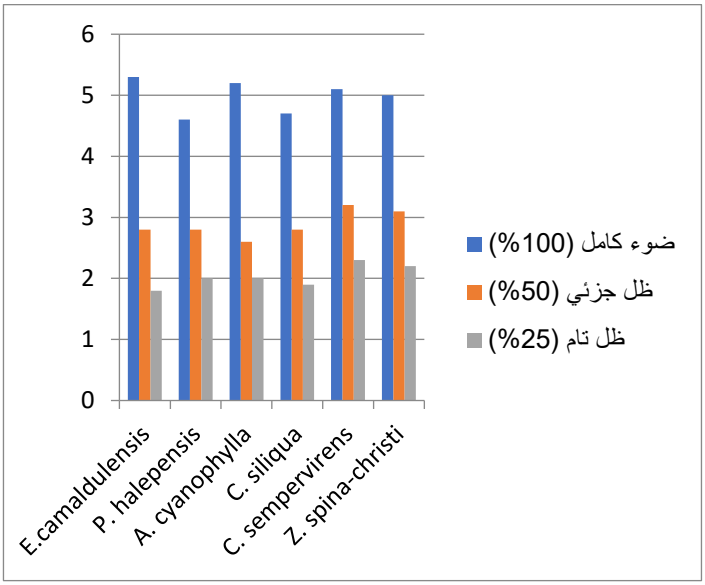
ظهر تباينًا واضحًا في الأنواع المختلفة من الأشجار بينها وبين شدة الضوء، من حيث الطول ، ومساحة الورقة والكتلة الجافة، ومحتوى الكلوروفيل الكلي ، ومعدل التعرق .

فمن خلال الجدول رقم (2) وجد أن الطول النهائي للنباتات كان أعلى بشكل واضح تحت الضوء الكامل(100%) مع اختلاف واضح بين الأنواع ، فقد سجل نوع الكافور *E. camaldulensis* أطول نمو تحت الضوء الكامل بينما انخفض نموه في الظل التام(25%) ، كما يتضح من الجدول رقم (3) أن مساحة الأوراق تأثرت بشدة بالضوء ، حيث سجلت النباتات المزروعة تحت الضوء الجزئي (50%) أعلى مساحة ورقية ، مما يشير إلى وجود آلية تعويضية .

جدول رقم 2: الطول النهائي للنبات (سم).

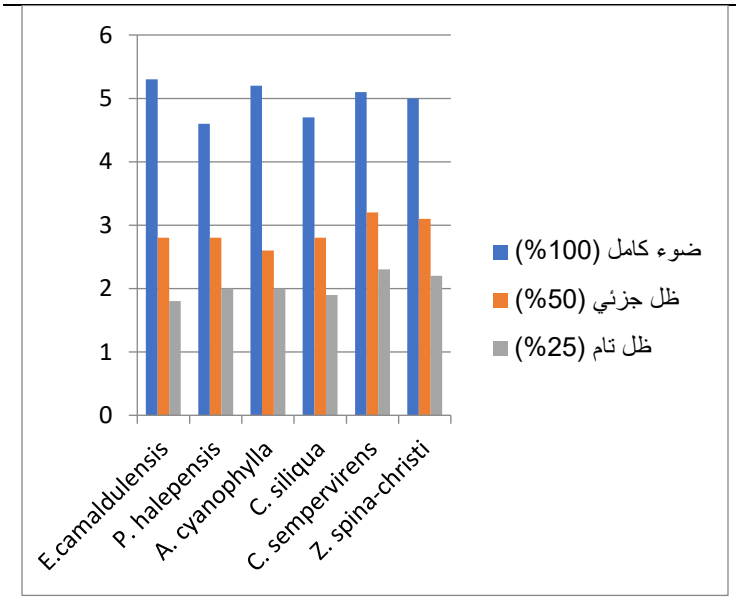
النوع النباتي	ضوء كامل (100%)	ظل جزئي (50%)	ظل تام (25%)
E.camaldulensis	39.5	35.7	20.8
P. halepensis	37.3	30.1	21.3
A. cyanophylla	33.6	30.4	22.1
C. siliqua	31.6	28.3	18.5
C. sempervirens	35.8	32.6	22.6
Z. spina-christi	37.1	30.8	24.8

L.S.D 5%= 0.032



جدول رقم 3: مساحة الورقة (سم^2) .

النوع النباتي	ضوء كامل (100%)	ظل جزئي (50%)	ظل تام (25%)
E.camaldulensis	23.8	33.4	19.6
P. halepensis	20.8	29.8	18.6
A. cyanophylla	22.8	30.6	20.9
C. siliqua	19.4	27.6	17.1
C. sempervirens	23.2	32.6	22.6



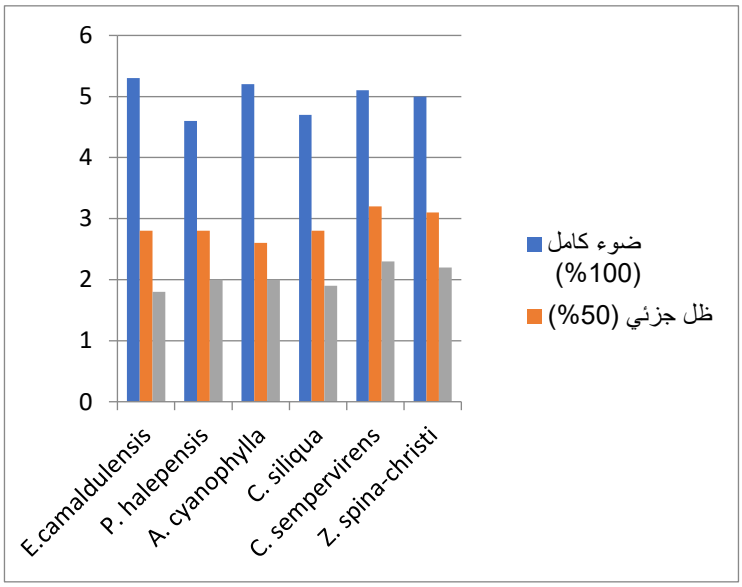
Z. spina-christi	20.3	31.8	23.1

L.S.D 5%= 0.028

وأظهرت الكتل الجافة لشتلات الأشجار المدروسة من الجدول رقم (4) زيادة في الوزن كلما زادت شدة الضوء وسجلت القيم الأعلى تحت الضوء الكامل وانخفضت تدريجيًا مع انخفاض شدة الإضاءة ، وقد أظهرت شتلات أشجار السدر

الصحراوي *Z. spina-christi* قدرته على الحفاظ على كتلة جافة مرتفعة نسبيًا حتى تحت الظل الجزئي .

جدول رقم 4 : الكتلة الجافة للنبات (جم) .

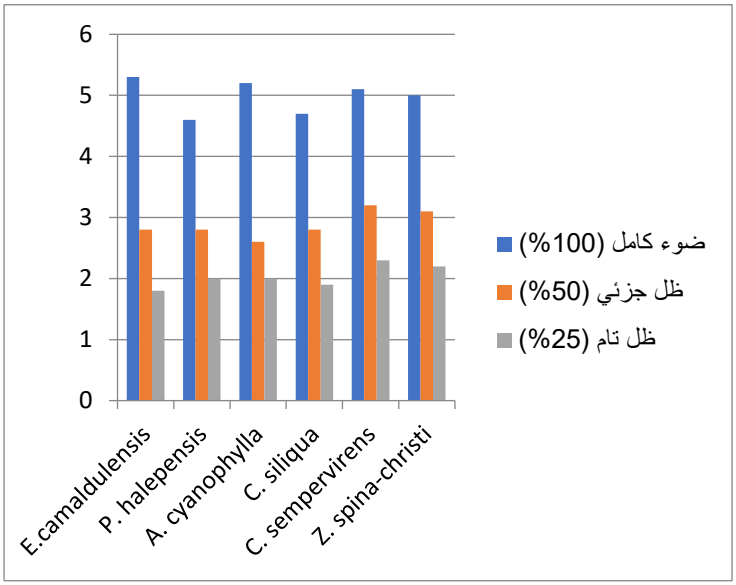


النوع النباتي	ضوء كامل (100%)	ظل جزئي (50%)	ظل تام (25%)
E.camaldulensi	14.6	8.9	5.4
P. halepensis	12.8	7.2	4.9
A. cyanophylla	11.8	7.9	5.0
C. siliqua	12.3	6.9	5.4
C. semperviren	10.9	8.2	6.1
Z. spina-christi	13.4	10.4	7.8

L.S.D 5%= 0.038

وعند الحصول على القياسات الفسيولوجية باستخدام المطياف الضوئي أظهرت النتائج من خلال الجدول رقم (5) أن أعلى محتوى للكلوروفيل الكلي كان تحت الظل الجزئي(50%) ، وخاصة في الأنواع المحلية، مثل السدر الصحراوي *Ziziphus spina-christi* والسرو الليبي *C. sempervirens*. ويُحتمل أن الظل الجزئي قد وفر ظروفًا مثالية لتركيب الكلوروفيل وتقليل التحلل الضوئي له ، فلوحظ أنه كلما قلت شدة الضوء قلَّ تحلل الكلوروفيل أو الإجهاد التأكسدي ، وفيما يتعلق بمعدل التعرق ، فقد سجلت النباتات المزروعة تحت الضوء الكامل أعلى معدل فقد للماء بينما انخفض المعدل بشكل واضح في الظل التام .وقد يشير هذا إلى تفاعل فسيولوجي للنباتات لتقليل الفقد المائي عند انخفاض الإضاءة ، فمن خلال الجدول رقم (6) سجلت النباتات المزروعة تحت ظروف الضوء الكامل (100%) أعلى معدلات تعرق ، مما يعكس زيادة فقد الماء عبر الأوراق نتيجة ارتفاع فتح الثغور لتنظيم درجة الحرارة وتمكين تبخر الماء ، أما تحت ظل تام (25%) ، فلوحظ انخفاض واضح في معدل التعرق ، وهو ما قد يعزى إلى تقليل فتح الثغور كاستجابة فسيولوجية للنباتات لتقليل فقد الماء في ظروف الإضاءة المنخفضة ، حيث يقل الطلب على تبريد النبات ، وتقل عملية البناء الضوئي نسبياً مما يؤدي إلى تقليل النشاط الاستقلابي .

جدول رقم 5: الكلوروفيل الكلي ملجم/جم مادة طازجة.

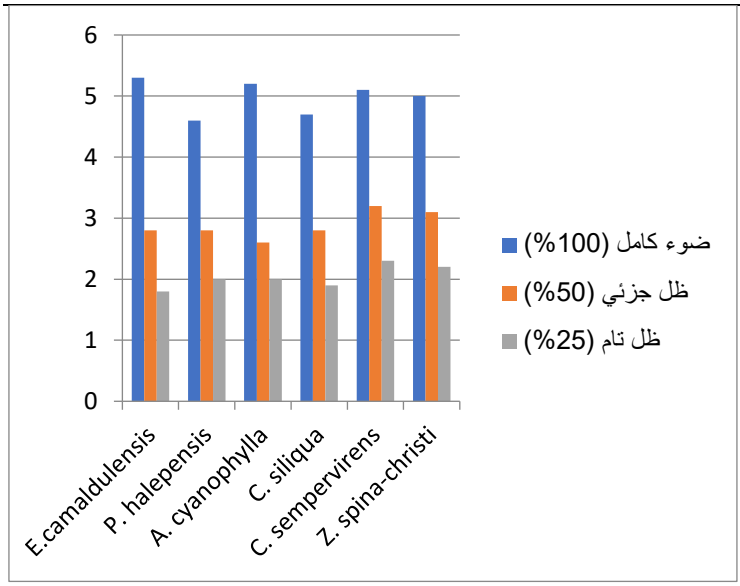


النوع النباتي	ضوء كامل (100%)	ظل جزئي (50%)	ظل تام (25%)
E.camaldulensis	1.28	2.06	1.34
P. halepensis	1.36	1.87	1.29
A. cyanophylla	1.38	1.71	1.34
C. siliqua	1.27	1.69	1.34
C.sempervirens	1.44	1.81	1.39
Z. spina-christi	1.60	1.78	1.45

L.S.D 5%= 0.041

جدول رقم 6: معدل التعرق (مل/يوم).

النوع النباتي	ضوء كامل (100%)	ظل جزئي (50%)	ظل تام (25%)



E. camaldulensi	5.3	2.8	1.8
P. halepensis	4.6	2.8	2.0
A. cyanophylla	5.2	2.6	2.0
C. siliqua	4.7	2.8	1.9
C. sempervirens	5.1	3.2	2.3
Z. spina-christi	5.0	3.1	2.2

L.S.D 5%= 0.036

وقد أظهرت نتائج تحليل الإحصائي التباين الأحادي (One-way ANOVA) باستخدام برنامج التحليل الإحصائي Mini-Tab وجود فروق معنوية بين المعاملات الضوئية عند مستوى احتمال $\alpha = 0.05$ ، أي أن الفرق بين متوسطين إذا تجاوز هذه القيمة يُعد معنويًا، مما يدل على تأثير واضح لشدة الضوء على كل من الخصائص المورفولوجية والفسيولوجية لشتلات الأشجار المدروسة ، وهذا يعني أن التغير في شدة الإضاءة أثَّر بشكل واضح وذي دلالة إحصائية على القياسات، مثل: الطول النهائي للنبات ، مساحة الورقة ، الكتلة الجافة ، محتوى الكلوروفيل ومعدل التعرق ، مما يؤكد أن التغير في شدة الضوء يسبب تأثيرًا مهمًا على نمو ووظائف النباتات .

المناقشـــة:

يظهر التأثيرات الواضحة للتباين الضوئي على الصفات المورفولوجية والفسيولوجية لشتلات الأشجار المدروسة، وقد تم تفسير النتائج في ضوء الدراسات العلمية المشابهة التي أُجريت على أنواع نباتية أخرى تحت ظروف إضاءة متباينة .

فقد بينت النتائج أن شدة الضوء أثرت بشكل كبير على طول النبات ، وكذلك مساحة الورقة ، والوزن الجاف لشتلات المدروسة ، فقد حققت الشتلات التي نمت تحت الضوء الكامل 100 ٪ أعلى ارتفاع وزيادة في الطول ، وخاصة في شتلات اشجار *E. camaldulensis* ، وهذا ما أشار إليه كل من Poorter et al.(2006) الذين لاحظوا زيادة في نمو الساق على النباتات المختبرة تحت شدة الإضاءة العالية ، في المقابل ، انخفض النمو والزيادة في طول شتلات الأشجار المدروسة في ظروف الظل وقلة الضوء ، مما يشير إلى ضعف استجابة التمدد في الإضاءة المنخفضة .

و أظهرت الدراسة أكبر مساحة ورقية سُجلت تحت الظل الجزئي50 ٪ ، مما يدل على أن هناك آلية تعويضية لزيادة كفاءة التقاط الضوء لدى شتلات أشجار الدراسة حتى تتمكن على أكبر كمية من الضوء للقيام بعمليتها الحيوية. وهذا ما أشار إليه كل من Gommers et al.(2013) والذين لاحظوا زيادة في مساحة الأوراق في أنواع النباتات تحت الدراسة عند وضعها تحت ظروف منخفضة في الشدة الضوئية .

كذلك لوحظ من نتائج الدراسة فيما يتعلق بالكتلة الجافة ، زيادة في القيم تحت ظروف شدة الضوء الكامل وكانت أعلى القيم على شتلات أشجار *E. camaldulensis* ، وفي دراسة أكد فيها كل من Valladares & Niinemets (2008) أن زيادة شدة الضوء ترفع من معدل البناء الضوئي وتزيد من تراكم الكتلة الحيوية ، وقد أظهرت نتائج الدراسة في معاملات شتلات أشجار السدر الصحراوي *Z. spina-christi* أنها قادرة على الحفاظ على كتلة جافة مرتفعة نسبيًا حتى تحت ظروف الظل ، مما قد يظهر قدرتها على التأقلم مع الظروف البيئية منخفضة الشدة الضوئية .

ومن خلال النتائج أظهرت القياسات الفسيولوجية أن أعلى محتوى من الكلوروفيل الكلي تم تسجيله تحت الظل الجزئي 50٪ ، ووجد أن أعلى محتوى من الكلورفيل الكلي في الأنواع المحلية، مثل: السدر الصحراوي *Z. spina-christi* والسرو الليبي *C. sempervirens* ، وقد يُعزى ذلك إلى انخفاض تحلل الكلوروفيل أو الإجهاد التأكسدي تحت ظروف الظل المعتدل ، وهذا ما قد أشار إليه كل من Lichtenthaler et al. (2007) بأن التظليل المتوسط يعزز تراكم الكلوروفيل عن طريق تقليل الأضرار التأكسدية .

وفيما يتعلق بمعدل التعرق ، فقد أظهرت النتائج أن أعلى معدل للتعرق كان تحت الضوء الكامل ، وأقل معدل تعرق كان تحت الظل التام25 ٪ ، بحيث كان معدل التعرق يتناسب طردياً مع شدة الضوء ، ويعكس كل ذلك تأثير سلوك الثغور في فقد الماء ، وهذا لا يتعارض مع ما أشار إليه كل من Taiz et al. (2015) الذين لاحظوا أن زيادة الإشعاع الضوئي تؤدي إلى ارتفاع فتح الثغور وزيادة فقد الماء ، أما تحت الظل ، فإن انخفاض معدل التعرق يعد استجابة فسيولوجية لتقليل الفقد المائي في ظل انخفاض شدة الضوء وانخفاض النشاط الاستقلابي .

وأكدت نتائج تحليل التباين الأحادي (ANOVA) وجود فروق معنوية إحصائيًا بين معاملات الضوء المختلفة عند مستوى 0.05 ، مما يشير إلى أن توافر الضوء يعد عاملًا بيئيًا رئيسيًا يؤثر على نمو النباتات ووظائفها الفسيولوجية وهذه النتائج تتماشى مع ما خلص إليه Niinemets, Ü. (2010) بأن الضوء يمثل أحد أهم العوامل البيئية المؤثرة في الأداء النباتي .

وبشكل عام، توضح هذه الدراسة دور الضوء في تنظيم النمو والأداء الفسيولوجي لشتلات الأشجار المختبرة، كذلك توضح الدراسة أن تأثير الضوء على أنواع الشتلات المدروسة تظهر درجات مختلفة لتحملها لشدة الضوء أو زيادة

الظل ، وهو ما يمكن الاستفادة منه في برامج التشجير وإعادة تأهيل الغابات والإحراج والتى قد تتباين في تلك المناطق شدة الضوء أو زيادة الظل نتيجة لظروف البيئة أو الطبيعية والتى قد تختلف من منطقة الى أخره .

المراجـــع

Al-Haddad, A., & Shabaan, M. (2021). Physiological responses of Mediterranean trees to shade gradients. Journal of Plant Research, 144(2), 211–225.

Arnon, D.I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in Beta vulgaris. Plant Physiology, 24(1), 1–15.

Chazdon, R.L. (1988). Sunflecks in the forest understory.Advances in Ecological Research 18, 1–63.

Clark, D.A. & Clark, D.B. (1992). Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. Ecological Monographs 62, 315–344.

Clark, D. B., Clark, D. A., Rich, P. M., Weiss, S., & Oberbauer, S. F. (1996). Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest

Florencia Montagnini. (2005). Classification of Tropical Forests. Chapter · January 2005
DOI: 10.1007/3-540-27244-5_3. https://www.researchgate.net/publication/319847519

Gerardo Avalos.(2019). Shade tolerance within the context of the successional process in tropical rain forests, The School for Field Studies, Center for Sustainable Development Studies, 100 Cummings Center, Suite 534-G Beverly, MA 01915-6239 USA; avalos@fieldstudies.org DOI 10.15517/RBT.V67I2SUPL.37206 Artículo.

Gommers, C. M. M., Visser, E. J. W., St Onge, K. R., Voesenek, L. A. C. J., & Pierik, R. (2013). Shade tolerance: when growing tall is not an option. Trends in Plant Science, 18(2), 65–71.
Hang Chen, Lei Wang, Si Guo, Mengqi Li, Zhifang Tian, Biao Han, Xinghao Tang, and Bo Liu . (2023). Effects of Light Intensity on Seedling Emergence and Early Growth of Liquidambar formosana Hance Forests Journal 2023, 14(5),867;

https://doi.org/10.3390/f14050867
Kitajima, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia 98, 419–428.

Kitajima, K. (1996). Ecophysiology of tropical tree seedlings.Tropical Forest Plant Ecophysiology (eds S. S. Mulkey, R.L. Chazdon & A. P. Smith), pp. 559–597. Chapman & Hall, New York.

Lichtenthaler, H. K., Langsdorf, G., Lenk, S., & Buschmann, C. (2007). Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves. Photosynthesis Research, 93, 235–244.
Niinemets, Ü. (2010). Responses of trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants.J.Forest Ecology and Management, 260(10), 1623–1639.
Osunkoya, O.O., Ash, J.E., Hopkins, M.S. & Graham, A.W. (1994). Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in Northern Queensland. Journal of Ecology 82, 149–163.
Poorter, H., Niklas, K. J., Reich, P. B., Oleksyn, J., Poot, P., & Mommer, L. (2006). Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. New Phytologist, 172(1), 30–50.

Salisbury, F.B., Ross, C.W. (1992). Plant Physiology (4th ed.). Wadsworth Publishing.

Subekti Rahayu, Sidiq Pambudi, Dikdik Permadi, Hesti L. Tata, Endri Martini , Saida Rasnovi , Hani S. Nuroniah , Roeland Kindt , Mohamad Nugraha , Sonya Dewi , Meine van Noordwijk,(2022). Functional trait profiles and diversity of trees regenerating in disturbed tropical forests and agroforests in Indonesia. Forest Ecosystems Volume 9, 2022, 100030 https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100030.

Taiz, L., Zeiger, E. (2015). Plant Physiology (5th& 6th ed.). Sinauer Associates.

Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 39, 237–257.

Welden, C.W., Hewett, S.W., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1991). Sapling survival, growth and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. Ecology 72, 35–50.
Whitmore, T.C. (1996). A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings (ed. M. D. Swaine), pp. 3–39. MAB UNESCO Series, vol.17. Parthenon, Paris.