

00381

lej. 85

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FISIOLOGÍA ECOLÓGICA DEL FOTOBLASTISMO EN SEMILLAS
DE CUATRO ESPECIES DEL GÉNERO PIPER L.

TESIS QUE PRESENTA
ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA
PARA OPTAR POR EL GRADO DE DOCTOR EN
CIENCIAS (BIOLOGÍA)

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

FISIOLOGIA ECOLOGICA DEL FOTOBLASTISMO EN SEMILLAS DE CUATRO ESPECIES DEL GENERO PIPER L.

Alma D. L. Grozco Segovia
Departamento de Ecología
Instituto de Biología

INTRODUCCION

La fisiología ecológica se diferencia de la fisiología pura en que su objeto no consiste en el estudio de los procesos fisiológicos per se, si no en la significación ecológica que éstos tienen en la determinación de la respuesta de un organismo como un todo, frente a la influencia del ambiente (Medina, 1977). En este contexto se inscribe el presente trabajo, pues en él se busca el hacer una contribución al estudio de uno de los muchos factores que determinan la distribución y abundancia de los organismos en las comunidades naturales: la relación que existe entre algunas de las propiedades fisiológicas de las semillas y los factores ambientales que dan lugar al desencadenamiento de todos los cambios fisiológicos que ponen fin a la latencia y disparan la germinación. En este caso particular se pretende estudiar con mayor profundidad una característica fisiológica específica: la sensibilidad a la luz, o fotoblastismo, como mecanismo regulador inicial de los procesos mencionados.

Teniendo presente que la semilla es la estructura vegetal cuya función es la diseminación en el espacio y la persistencia en el tiempo bajo condiciones desfavorables para el establecimiento, de un genoma que contiene un proyecto de individuo, en este estudio se intentará analizar con mayor detalle el papel que juega el fotoblastismo en el retardo temporal de la germinación con respecto a la diseminación. También se busca entender cómo tiene lugar el condicionamiento para que la germinación ocurra en el sitio y el momento más adecuado para el establecimiento de las plantas. Tradicionalmente el fotoblastismo ha sido relacionado con la función de propiciar la germinación de las plantas heliófilas cuando las condiciones de luz son adecuadas para el establecimiento (Frankland, 1981); sin embargo, pocos son los trabajos en los que esta presunción es puesta a prueba en condiciones naturales y tomando en cuenta algunos de los muchos factores que pueden modificar las respuestas a la luz de las semillas.

Para desarrollar esta investigación se escogieron 4 especies del mismo género, que presentan semillas fotoblásticas pero para las que posiblemente esta característica tiene un significado ecológico distinto pues presentan una distribución diferente en la comunidad vegetal de la que forman parte. Las semillas que estas especies producen, al momento de ser diseminadas tienen un requerimiento absoluto de luz para germinar (Vázquez-Yanes, 1976), lo cual las cataloga como semillas fotoblásticas positivas (Come, 1970), pero se tiene la

certeza de que este dato no es suficiente para predecir un posible comportamiento de su latencia en el espacio y en el tiempo, ya que el efecto del ambiente y de la edad de la semilla puede modular o modificar la respuesta en forma diferente en cada especie. Como cada una de las especies tiene una ubicación ecológica distinta en la comunidad, la resultante de la respuesta fotoblástica expresada en germinación, tiene una consecuencia distinta en el establecimiento.

Se diseñó una investigación destinada a definir con precisión las características iniciales de las semillas al momento de la diseminación, empleando condiciones experimentales obtenidas en el medio ambiente natural y en el laboratorio, que permiten identificar al estado y la abundancia del fitocromo, que es el pigmento responsable de la sensibilidad a la luz en las semillas. Una vez definidas estas respuestas iniciales del fotoblastismo, se sometió a las semillas a diferentes condiciones de almacenamiento que simulan una parte o todos los efectos del medio ambiente en el que normalmente se encuentran, con el objeto de detectar posteriores cambios en el comportamiento frente a los estímulos luminosos. Se espera que con la información obtenida, por primera vez en el estudio de la fisiología ecológica del fotoblastismo, sea posible discriminar diferentes posibles vías de expresión de esta peculiaridad de las semillas en el medio ambiente natural.

Los parámetros que inicialmente se consideraron en este estudio pueden dividirse en: a) características iniciales de la respuesta de las semillas a la luz; b) efecto del tiempo de exposición a la luz sobre la respuesta; c) efecto de factores relativos a la humedad y al suelo sobre la respuesta; d) interacción del tiempo de almacenamiento y dichos factores; e) efecto de algunos factores químicos que tienen efecto sobre el fotoblastismo (KNO₃, ácido giberélico) que posiblemente actúan en el medio natural, sobre la respuesta.

Todos los experimentos se realizaron simultáneamente en las cuatro especies estudiadas, pues se buscó precisar las semejanzas y diferencias en las respuestas obtenidas en cada tratamiento con el objeto de correlacionarlas con las características del ambiente en que éstas se encuentran, ya sea el interior de la selva, claros o áreas perturbadas.

De estos parámetros surgió el diseño de una serie de experimentos que consisten en:

- 1) Determinar el tiempo necesario de exposición diaria a la luz para obtener una respuesta expresada en germinación, conocer el número de días necesarios para iniciar y terminar la germinación y conocer la respuesta inicial a la calidad de luz y a la oscuridad. Este experimento permite conocer la sensibilidad del fitocromo que inicialmente contienen las semillas, así como determinar si existe una respuesta al fotoperiodo, pues existen evidencias de que las especies varían considerablemente en sus respuestas a esta característica de la luz (Baskin y Baskin, 1971, 1976; Karssen, 1980/81b; Vicente, 1972a).

2) Determinación en condiciones naturales y simuladas del efecto del clima lumínico que priva en el interior de una selva sobre la germinación, ensayándose aspectos como gradientes de luz entre una zona cubierta y una zona descubierta de vegetación y simulación de aperturas en el dosel mediante cambios de la luz filtrada de la selva a la luz difusa del exterior. Este experimento permite conocer el papel del fotoblastismo como mecanismo de regulación de la germinación en el interior de la comunidad en la que las plantas se establecen, así como de las variantes ambientales que en ella existen, con respecto a la calidad de la luz (Frankland, 1976; Gorski, 1975; Grime, 1974; King, 1975; Taylorson, 1969; Vazquez-Yanes, 1976; Washitani, 1985).

3) Ensayo de diferentes condiciones de almacenamiento sobre las semillas: almacenamiento en seco, almacenamiento en estado de saturación de humedad en la oscuridad, almacenamiento en estado de saturación de humedad dentro del clima lumínico de la superficie del suelo de la selva, almacenamiento en inmersión y almacenamiento en el interior del suelo. Estos tratamientos permiten el conocer el efecto diferencial que el paso del tiempo tiene sobre la respuesta fotoblástica, así como la interacción de este factor, con condiciones presentes en el ambiente en que transcurre la vida de las semillas (Hsiao y Vidaver, 1973; Powel, et al, 1983; Vicente, 1972b; Vidaver y Hsiao, 1972; Villers y Edgcumbe, 1975, Washitani, 1985).

4) Efecto de algunas substancias que se ha encontrado, tienen acción modificadora de las respuestas a la luz y que podrían actuar también en el suelo en forma natural. Estas substancias son los nitratos y las giberelinas, los primeros forman parte de los iones de la solución edáfica y las segundas pueden ser secretadas por algunos hongos que viven en el suelo. Ambos tipos de substancias pueden desencadenar la germinación en la oscuridad de algunas especies de semillas fotoblásticas, o reducir los tiempos de luz requerida (Bewley, 1980; Corbineau y Come, 1981; Dunlap, 1977; Engelhardt, et al, 1962; Henson, 1970; Leung y Bewley, 1981; Totterdell y Roberts, 1979; Vincent y Roberts, 1977, 1979).

5) Definición de la fotorreversibilidad del fitocromo para definir en forma más precisa los orígenes de las respuestas observadas. La fotorreversión consiste en los cambios de estado de activación del fitocromo bajo el efecto de diferentes longitudes de onda. Estos cambios determinan el desencadenamiento de la germinación o el mantenimiento de la latencia. Su cinética puede verse modificada en el tiempo y bajo diferentes condiciones ambientales (Bartley y Frankland, 1982; Borthwick, et al, 1952; Frankland, 1976; Kendrick y Spruit, 1977; Mancinelli, 1969; Satter y Galston, 1977; Smith y Kendrick, 1976;).

Los experimentos diseñados se basaron en un considerable caudal de información bibliográfica que permitió interpretar algunos de los resultados; sin embargo, puede decirse que los estudios de esta índole apenas comienzan, ya que ningún estu-

dio previo contempla simultáneamente todo el conjunto de factores tomados en consideración en los párrafos anteriores.

Se considera que es importante analizar todos los efectos descritos sobre las semillas, pues además de conocer los patrones de respuesta a la luz de la semilla recién diseminada, las cuales han concentrado la atención de todos los investigadores, se requiere investigar los efectos del tiempo y del medio ambiente en el que la semilla envejece, sobre la respuesta fotoblástica, pues de esta manera se podrá conocer cómo responde una semilla cuándo ya forma parte del banco de propágulos del suelo y que posibilidades tiene el fotoblastismo de ser un mecanismo eficiente de detección ambiental durante todo el periodo de viabilidad de la semilla.

A pesar de que existe mucha información dispersa en la literatura sobre los temas anteriores, la gran mayoría de los trabajos no pueden calificarse como estudios de fisiología ecológica, pues pocos de ellos intentan establecer el efecto del ambiente natural sobre el proceso fisiológico; sin embargo, de muchos segmentos de la información disponible se pueden extraer ideas que sirven de base para el desarrollo e interpretación de la investigación aquí planteada.

A continuación se intenta efectuar una síntesis de la información más relevante a este estudio, ordenada de manera que pudiera entenderse la fisiología de la latencia, del fotoblastismo, y los diferentes efectos de factores como el suelo, la calidad de la luz, el tiempo y la humedad. Además se describen las especies empleadas.

ANTECEDENTES

Las especies de Piper y su ecología.

El género Piper en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" es un ejemplo magnífico de la importancia que ha tenido la dinámica de los claros naturales de la selva en la evolución de diversas formas de vida entre los géneros y especies cicatrizales, pioneros y nomadas, de la selva tropical (Gómez-Pompa, 1974; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985).

Este género pantropical característico de la selva tropical húmeda, presenta un gran número de especies (más de 1500) y su taxonomía es sumamente compleja debido a su diversidad morfológica y a la reducción de sus partes florales; además de que sus especies tienen un alto grado de variación en hábitat y diferenciación (Burger, 1971a, 1974; Gómez-Pompa, 1966; Yunker, 1950). Presenta dos centros de dispersión, uno en América Latina y el otro en Malasia (Yunker, 1958).

Los diferentes criterios utilizados por Trelease (1929) y Yunker (1950), al realizar la revisión del género se refleja en el número de especies mencionadas por ellos, el primer autor menciona 290 especies para Costa Rica, mientras que el segundo menciona sólo 9 especies con un alto número de sinonimias para Panamá. En general la diversidad de criterios taxonómicos utilizados hacen que el número total de especies sea discutible (Howard, 1973).

De acuerdo con Burger (1971b) y Gómez-Pompa (1966), la especie de este género más representativa de esta problemática taxonómica es P. hispidum Sw. Tan solo para Panamá Yunker (op cit) cita 20 sinonimias para esta especie. En la Estación de "Los Tuxtlas" encontramos gran variación dentro de la especie, tanto dentro del mismo hábitat como entre los diferentes ambientes que ocupa (Vázquez-Yanes, Field y Chazdon, comunicación personal).

En la Estación y áreas cercanas el género está representado por alrededor de doce especies, entre las cuales hay especies heliófilas (P. auritum H.B.K., P. umbellatum L. y P. peltatum), umbrofilas (P. aequale Vahl y P. lapathifolium (Kunth) Steud.), especies plásticas (P. amalago L., P. hispidum y P. sanctum (Miquel) Schlecht.), especies transicionales (P. aduncum L. y P. yzabalanum C. D.C.), limitadas en su distribución a estados intermedios de sucesión secundaria y una especie acuática (P. nitidum Vahl). En la Figura 1 (tomada de Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985) se representa la distribución de estas especies en relación al tiempo, tamaño de claro y sombra vegetal, en la Estación. Esta distribución debe redefinirse a partir de estudios más finos a nivel sinecológico, de los que aún se carece.

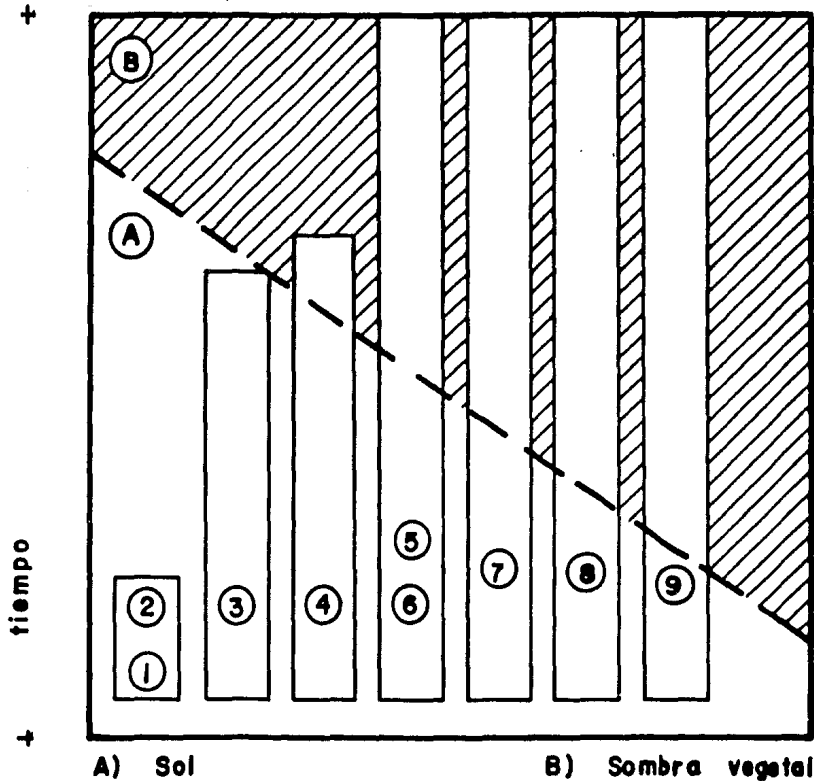
Recientemente el género Piper en "Los Tuxtlas" ha sido estudiado desde diferentes puntos de vista; Tinoco y Vázquez-Yanes (1983) estudiaron la relación de variables ambientales, bioquímicas, morfológicas y fisiológicas con el proceso de fotosíntesis de P. hispidum. Las diferencias encontra-

das entre los individuos de sol y de sombra reflejaron la importancia de la plasticidad fenotípica de una especie heliófita en la colonización de claros pequeños de la selva, donde permanece como tolerante a la sombra. Por otra parte la divergencia fisiológica del género Piper llevo a Mooney, Field y Vázquez-Yanes (1984) a considerar un nuevo enfoque para el estudio de la adaptación del aparato fotosintético a climas tropicales húmedos, encontraron que las especies heliófitas y los individuos de sol de las especies plásticas, son las que presentan valores más altos de área foliar, peso foliar específico y mayores contenidos de nitrógeno, además en cuatro de las especies (P. auritum, P. umbellatum, P. hispidum y P. amalago) la tasa de saturación de luz es relativamente baja en comparación con el alto contenido de nitrógeno foliar que presentan todas las especies. Esta baja capacidad fotosintética se atribuyó al uso del nitrógeno por las plantas en la producción de compuestos químicos de defensa y no en fotosíntesis.

Mooney, et al. (1983) encontraron que P. hispidum tiene una fuerte respuesta estomática a la humedad y que su conductancia estomática es insensible a la concentración de CO₂; la conductancia se incrementa en respuesta a la humedad, aun en la oscuridad, lo que constituye una adaptación a los eventuales rayos de luz que atraviesan el dosel, cuyo contenido energético es varios órdenes de magnitud mayor que el de la luz difusa en selva densa.

El trabajo de Vázquez-Yanes (1976a) incluye todas las especies mencionadas para "Los Tuxtlas", reporta dos grupos de especies; uno lo constituyen las especies indiferentes a la luz (P. aff. amalago y P. lapathifolium) cuya germinación se presenta en condiciones de luz blanca, luz roja lejana y oscuridad. El otro grupo lo constituyen las especies fotoblásticas positivas (P. sanctum, P. auritum, P. umbellatum). Dentro de este grupo difiere un poco P. hispidum, que presentó una germinación relativamente alta bajo sombra vegetal densa. Únicamente P. aequale presentó características intermedias entre ambos grupos. La respuesta germinativa a la luz de cada especie correspondió con su distribución dentro de la comunidad. Lopez-Quiles y Vazquez-Yanes (1976), Ludlow y Vázquez-Yanes (1976); Vázquez-Yanes, (1976b, 1980), Vázquez Yanes y Orozco-Segovia (1982, 1985), y Vázquez-Yanes y Smith (1982), llevaron a cabo trabajos más específicos con P. auritum y P. hispidum. La primera especie es marcadamente fotoblástica y su mecanismo de disparo de la germinación es un eficiente detector de las condiciones lumínicas adecuadas para la germinación y el establecimiento, mientras que P. hispidum, a pesar de ser fotoblástica positiva (no germina en la oscuridad), es una especie plástica capaz de germinar bajo sombra vegetal densa y en condiciones de claro.

En cuanto a la viabilidad de las semillas, P. aff. amalago y P. lapathifolium no germinan despues de 6 meses de almacenamiento en el laboratorio (Vázquez-Yanes, 1976a), en tanto que P. auritum, P. hispidum y P. umbellatum conservaron un



1) *Piper umbellatum* L. 2) *P. peltatum* L. 3) *P. auritum* H.B.K.
 4) *P. aduncum* L. 5,6) *P. hispidum* Swartz, *P. sanctum* (Miq) Schlecht, *P. yzabalanum* C. DC. 7) *P. amalago* L. 8) *P. ocauale* Vahl 9) *P. lapathifolium* (Kunth) Steud.

Fig. 1. Muestra la relación entre el tamaño de un claro y el establecimiento de las diferentes especies de *piper*, así como su capacidad para sobrevivir sombreadas. Las especies del 1 al 6 no pueden reproducirse dentro de la selva (Según Gómez-pompa y Vazquez-Yanes, 1985).

alto porcentaje de germinación aun después de un año de estar almacenadas imbibidas en la oscuridad, o en el caso de las dos primeras especies, aun después de un año de estar enterradas en el suelo de la selva (Vázquez-Yanes, (1980); Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1982a, 1985). Por otra parte P. auritum, P. hispidum, P. sanctum y P. umbellatum han sido detectadas viables en muestras de suelo por Guevara y Gómez-Pompa (1972) y Salmeron (1984). En cuanto a la viabilidad en semillas almacenadas en el suelo de la selva, dentro de bolsas de malla, Pérez-Nasser (1985) encontró que P. hispidum y P. auritum, aunque decrecen en potencial germinativo, conservan un considerable número de semillas viables aun después de un año de permanencia en el suelo.

En cuanto a su dispersión Estrada et al (1984), Orozco y Vázquez-Yanes (1982) y Vázquez-Yanes et al (1975) han reportado que las semillas de varias especies de Piper son dispersadas por murciélagos frugívoros (Phyllostomatidae), al igual que en Costa Rica (Fleming, 1981, 1985).

Por último Pérez-García y Vázquez-Yanes (1985) han reportado la presencia de micorrizas vesículo-arbusculares en la mayoría de las especies de "Los Tuxtlas", con excepción de P. aduncum, P. aequale, P. hispidum (sombra) y P. lapathi-folium.

Con toda la información previamente existente acerca de las especies de la Estación, fue posible elegir cuatro de ellas que presentaban semillas marcadamente fotoblásticas, pero que tenían diferente ubicación ecológica en la dinámica de la vegetación del área. Estas fueron 2 especies heliófitas, una herbácea y la otra árbol pequeño (P. umbellatum y P. auritum respectivamente); una especie plástica arbustiva (P. aff. hispidum) y una especie umbrófila arbustiva (P. aequale). En el capítulo de Materiales y Métodos se describirán las características principales de cada una de las especies utilizadas en esta investigación.

Latencia impuesta y longevidad ecológica en zonas tropicales.

Al hablar de latencia impuesta nos referiremos a las semillas de las especies colonizadoras de claros, ya que por lo general las semillas de las especies de la selva madura presentan una latencia corta o prácticamente inexistente, aunque la excepción la constituyen las especies que poseen una testa dura (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). Las semillas de las especies pioneras tienen la potencialidad de presentar una longevidad larga en el suelo debida a mecanismos de latencia impuesta por condiciones ambientales inapropiadas para su germinación y establecimiento. Dos publicaciones recientes contienen amplias revisiones bibliográficas al respecto (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984 y Whitmore, 1983); sin embargo, la longevidad real debe verse fuertemente afectada por componentes del microsítio en el que las semillas caen y por la dinámica de las poblaciones de depredadores de semillas.

Para estas especies han sido descritas dos clases de latencia impuesta, la latencia fotoblástica y la regulada por temperatura. El primer tipo de latencia ha sido descrito en varios géneros de especies pioneras: en Cecropia (Valio y Joly, 1979; Vázquez-Yanes, 1980; Vázquez-Yanes y Smith, 1982), Chlorophora (Fandisi y Olofinbora, 1975), Macaranga (Ng, 1980), Musa (Aubreville, 1947), Trema (Vázquez-Yanes, 1977; Alexandre, 1978), Piper (Vázquez-Yanes, 1976a,b, 1980); Bidens (Fenner, 1980a,b) y en varias especies tropicales asiáticas (Aminuddin y Ng, 1982). La latencia regulada por fluctuaciones de temperatura también ha sido descrita en Didymopanax (Aubreville y Leroy, 1970), Ochroma (Vázquez-Yanes, 1976a) y Heliocharpus (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982b).

Existe una serie de trabajos que demuestran la permanencia en el suelo de semillas viables de diferentes especies, aun después de haber estado almacenadas en este medio por periodos prolongados (Schulz, 1960; Cheke, et al, 1979; Lebron, 1979; Stocker, 1981; Holhuijzen y Boerboom, 1982; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982a, 1982b). La presencia de semillas de estas especies en suelos tropicales es sin duda alguna, consecuencia de la eficiencia de estos mecanismos de latencia; sin embargo, algunos han cuestionado el papel que éstas juegan en la colonización, ya que las semillas de muchas colonizadoras de claros llegan por dispersión cuando éstos han sido abiertos.

Debido al gran número de especies colonizadoras que presentan semillas sensibles a la luz, el estudio a fondo de la ecofisiología del fotoblastismo sin duda permitirá completar una parte del conocimiento de la dinámica de semillas en el suelo.

Fotoblastismo.

El fotoblastismo involucra los fenómenos de germinación controlada por la luz. La respuesta de las semillas a las condiciones lumínicas, como cualquier otro mecanismo regulado por la luz, requiere de un pigmento que tenga una función sensitiva y que a la vez, actúe como un desencadenador o inhibidor de los procesos fisiológicos que desencadenan la respuesta germinativa. En el fotoblastismo el pigmento fotorreceptor es el fitocromo, que absorbe principalmente en la longitud de onda 600-800 nm, con picos de absorción a los 660 y 730 nm de longitud de onda.

El fitocromo es una proteína soluble en agua que tiene un peso molecular aproximadamente de 120,000 daltons, aunque este valor varía dependiendo del método usado en su determinación (Smith y Kendrick, 1976). El grupo activo de la proteína sensible a la luz es un cromóforo tetrapirrólico, formado por cuatro moléculas que pueden disponerse en forma circular o lineal dependiendo de su estado de activación, cuando el fitocromo está en su estado activo (Pfr) el cromóforo tiene un arreglo circular y absorbe principalmente la longitud

de onda 730 nm, mientras que en la forma inactiva (Pr), metabólicamente inerte, tiene un arreglo lineal y su pico de absorción se encuentra en 660 nm. Se ha propuesto que cuando el fitocromo está inactivo, se encuentra a lo largo de las membranas celulares en el citoplasma y cuando se reactiva, las moléculas de cromoproteínas se rearreglan y constituyen poros cargados. En cuanto a su funcionamiento hay dos ideas: una supone que actúa a nivel de activación de ciertos genes que se expresan a través de la síntesis de proteínas específicas, que desencadenan funciones en las plantas; la otra teoría propone que el fitocromo forma poros cargados que favorecen el flujo de sustancias por las células (Satter y Galston, 1977; Song y Chae, 1979).

El fitocromo fue descrito por Borthwick et al (1952), en un experimento realizado con semillas de lechuga de la variedad Grand Rapids, las semillas fueron irradiadas con luz roja (R) y roja lejana (RL). La última exposición determinó si iban a germinar o no, a través de estos experimentos se detectó que la luz roja (660 nm) activa el fitocromo y que la luz ultrarroja o roja lejana (730 nm) lo inactiva. Este hecho ha sido relacionado con muchos procesos de las plantas, regulados por luz, entre los más importantes el fotoblastismo.

Las semillas, cuya respuesta a la luz se conoce, se han dividido básicamente en tres grupos de semillas: fotoblásticas positivas, no germinan en la oscuridad y constituye el 70% de las especies; fotoblásticas negativas, su germinación es inhibida por la luz, son el 25% de las especies, por último las especies indiferentes a la luz constituido únicamente por el 5% de las especies (Come, 1970). En la formación de estos grupos no han sido consideradas muchas especies tropicales, sobre todo las semillas de los árboles de la selva madura cuya germinación es seguramente indiferente a la luz.

Tanto en semillas fotoblásticas positivas como en fotoblásticas negativas la luz roja estimula la germinación, mientras que la luz roja lejana la inhibe. En las fotoblásticas negativas hay una diferente reactividad del pigmento fitocromo a ambas calidades de luz, lo que provoca la inhibición de la germinación cuando se les expone simultáneamente a ambas calidades contenidas en la luz blanca (LB) (Evenari, 1965; Satter y Galston, 1977). La cantidad total de fitocromo (Pt) que una semilla contiene puede variar en la relación Pfr/Pt que ésta tenga. Los cambios de contenido pueden deberse a procesos de rehidratación del pigmento, nueva síntesis, reversión (Pfr a Pr) o reversión inversa (Pr a Pfr), que sufre el fitocromo durante el proceso de formación de la semilla o durante la vida de ésta (Smith, 1982). Un ejemplo interesante de las variaciones en la respuesta germinativa es el presentado por Rooden et al (1970), quien encuentra que en especies tropicales la respuesta de las semillas "indiferentes" también presenta inhibición de la germinación cuando son expuestas a la luz roja lejana, y que al suspenderla, puede continuar o no la inhibición, tal es el caso de Calotropis procera y Ruellia tuberosa. Lo mismo ocurre con Amaranthus

dubius, fotoblástica negativa, cuando es expuesta a RL.

La relación Pfr/Pt, o sea, la cantidad de fitocromo activo (Pfr) en relación con el contenido total de fitocromo de la semilla (Pt) se conoce como fotoequilibrio. El valor de este difiere en relación con las diferentes calidades de luz. El azul produce un fotoequilibrio de 0.35, el del rojo lejano es de 0.05 y el del rojo es de 0.8; sin embargo, el fotoequilibrio alcanzado con cada tipo de luz no determina el que una especie germine o no, esto depende de que la especie alcance su propio umbral de respuesta, ya que el nivel requerido de Pfr, en relación al Pt, varía en cada especie y depende de otras condiciones ambientales como podrían ser la temperatura y en algunos casos, la tasa de destrucción y síntesis del fitocromo que presenta la especie.

En cuanto al efecto de la luz azul es importante mencionar que se han reportado efectos antagónicos (Evenari, 1965) ya que puede inhibir o estimular la respuesta de semillas fotoblásticas positivas y negativas. En todos los casos de inhibición se ha visto que ésta es reversible con luz roja y en algunos casos el efecto de la luz azul depende de si ha sido aplicada antes o después de la luz roja. Hay algunas especies que no presentan respuesta alguna (Jacques, 1968, Small et al, 1979a).

Uno de los factores que afecta la respuesta germinativa de las especies es la influencia de las condiciones de floración y fructificación de la planta madre, así como la presencia de una investidura floral clorofilica. Diversos autores han encontrado que las condiciones de temperatura y fotoperiodo de varias especies (Anaranthus retroflexus, Chenopodium polyspermu, Portulaca olerace, Aegilops kotschi, Plantago lanceolata, Lactuca sativa y otras) durante la floración y o la maduración de los frutos, afectan la respuesta germinativa de las especies; por lo general, la mayor cantidad de luz incandescente (rica en RL) en el ambiente de la planta (en el laboratorio) durante la formación de la semilla, reduce su germinación en la oscuridad. También se ha visto que incluso los fotoperiodos previos a la floración influyen en la germinación (Guttermann, 1974; Kigel, et al, 1977, 1979; Koller, 1962; Wurzbürger y Koller, 1976; Gollterman, 1968).

Por otra parte, también la presencia de estructuras fotosintéticas en la semilla afectan su germinabilidad, ya que actúan como filtros de luz, dejando pasar mayores proporciones de RL. Este factor sumado al grado de madurez de la semilla, la época de la recolección y las condiciones de luz durante el periodo de secado en conjunto, determinan la respuesta germinativa a la luz (Cresswell y Grime, 1981).

Alexander y Wulff (1985) consideran que estos efectos llegan no sólo a afectar a las semillas en su respuesta a la luz y en el peso de ésta, si no que afectan los primeros estadios de la plántula e incluso a las semillas de la segunda generación.

Todos estos factores determinan, en parte, las posibili-

dades de las semillas de permanecer latentes en el suelo o de germinar enterradas en el, bajo un dosel vegetal más o menos denso, el cual como se verá después, tiene un efecto importante sobre la composición espectral de la luz y como consecuencia afecta directamente el fotoequilibrio. Las plántulas que han germinado bajo estas condiciones podrán o no sobrevivir en estas condiciones dependiendo de la relación que exista entre superficie foliar y energía luminica disponible y superficie radicular y la disponibilidad de nutrientes (Fenner, 1983).

Acido giberélico, etanol y otras sustancias en la respuesta fotoblástica.

En gran número de especies, o de condiciones el ácido giberélico y el fotoblastismo no están relacionados fisiológicamente y no se detectan efectos producidos por su interacción, aunque existen reportes de casos particulares en que el ácido giberélico tiene acción fisiológica en semillas fotoblásticas. Se ha reportado que su acción consiste en incrementar la sensibilidad al rojo, prevenir su decremento, o sustituir su acción de manera que ocurra la germinación en la oscuridad (Corbineau y Come, 1981; Ikuma y Thimann, 1963a; Khan, 1960; Lewak y Khan, 1977). A veces, tanto la luz roja como las giberelinas inducen el decremento en el potencial de agua del embrión, lo que da como resultado la germinación, pues el fitocromo incrementa el potencial osmótico a través de la toma de potasio y aniones orgánicos y la síntesis de ácidos orgánicos, disminuyendo de esta manera la presión que ejerce la cubierta sobre los tejidos del embrión; por otra parte, hay reportes de que el ácido giberélico causa suavizamiento de la cubierta de las semillas en la oscuridad, porque activa la formación de alfa amilasa y otras enzimas responsables de la degradación de las paredes celulares (Carpita et al, 1979a,b, Carpita et al, 1981; Nabors y Lang, 1971; Noronha et al, 1971). Como se ve, los efectos de la luz roja y de las giberelinas pueden ser equivalentes y por lo tanto, actuar indistintamente o sinérgicamente. Se han reportado también otros efectos del ácido giberélico en la fisiología de la germinación fotoblástica, al aparecer incrementa la actividad de la alfa-galactosidasa, la cual normalmente, es promovida por la acción del fitocromo, pero no se ha demostrado que sea necesario este incremento para que ocurra la germinación (Leung y Bewley, 1981).

El ácido giberélico es absorbido del medio en las primeras horas de la imbibición dando lugar a la germinación en la oscuridad. Su nivel de acción es cercano al de la luz, aunque es de acción más rápida que ésta (Lewak y Khan, 1977).

Por otra parte se ha demostrado que, en especies con fotoblastismo negativo, reduce la interferencia de la luz y la temperatura con la toma de potasio, necesaria para que ocurra la germinación (Pardi et al, 1980). Es importante mencionar que la latencia secundaria (mayor requerimiento de luz

con el tiempo), que se desarrolla en semillas imbibidas en la oscuridad, también puede ser prevenida con ácido giberélico (Rooden et al 1970). Al igual que en otras interacciones de la luz, se ha reportado el efecto inhibitorio del ácido giberélico en la germinación de semillas de Dioscorea takoro, la cual normalmente germina en la oscuridad (Okagami y Masashi, 1977). Otros autores reportan que en presencia de ácido giberélico y luz, las semillas de lechuga termolabiles rompen la latencia (inducida por RL) con la adición de etileno (Dunlap y Morgan, 1977).

Taylorson, 1979 encuentra que ciertas cantidades de metanol, acetona y otras sustancias volátiles son liberadas normalmente por las semillas durante los procesos de postmaduración. También Holm, 1972, reporta la producción de estas sustancias por la superficie de semillas estériles puestas en condiciones de anaerobiosis. Estas sustancias pueden disparar la germinación en la oscuridad de semillas cuya germinación depende del fitocromo (Taylorson y Hendricks, 1979; Peckel y Alcharchafchi, 1978). El efecto del etanol y otros anestésicos que estimulan la germinación en la oscuridad, probablemente reside en su acción anestésica sobre la membrana o en su interacción con las giberelinas y el fitocromo a este mismo nivel. También se ha mencionado que debido a su acción solvente, podrían interactuar con los lípidos de la membrana celular; sin embargo, otros solventes como el n-butanol no tienen ningún efecto. Por último, cabe mencionar que Taylorson, 1984 también encuentra que el etanol puede ser inhibidor de la acción del fitocromo.

Otras de las sustancias que pueden estar contenidas en la cubierta de la semilla y ser liberadas al imbibirse, son los inhibidores respiratorios como el cianuro (un componente de algunos glucósidos tóxicos), los cuales eliminan el efecto inhibitorio de la luz azul y la roja lejana (Tanno, 1984).

Siendo el suelo un medio ambiente tan complejo, donde existen procesos de fermentación y degradación que conducen a la formación de muchos compuestos en su mayoría desconocidos, puede suponerse que las semillas al llegar a él, comienzan a verse afectadas por la actividad fisiológica de algunos de ellos, dando lugar a alteraciones de naturaleza muy distinta a las que son posibles de determinar en los experimentos con semillas imbibidas en condiciones de laboratorio. En este campo es mucho más lo que se desconoce que lo conocido hasta el momento.

Fotoblastismo y permanencia en el suelo.

El fotoblastismo es un fenómeno claramente asociado con la permanencia de las semillas en el suelo. Entre los trabajos clásicos se encuentran los de Sauer y Struik (1964) y Feltner y Vasecky (1968), quienes señalan la importancia de la luz en el mantenimiento de semillas latentes en el suelo y los de Wesson y Wareing (1969a,b), quienes demostraron el requerimiento de luz para germinar en 23 especies presentes en

muestras de suelo así como la inducción de ese requerimiento determinada por las condiciones de enterramiento, en semillas que inicialmente no eran fotoblásticas. Los experimentos fueron realizados con muestras de suelo tomadas directamente del campo y con semillas enterradas, con el propósito de conocer la variación en su respuesta germinativa durante 50 semanas.

La mayor parte de los trabajos sobre la latencia en semillas contenidas en el suelo han sido realizados en zonas templadas (Roberts, 1972; Karssen, 1980/1981a,b). En los trópicos pocos son los trabajos que han tenido como uno de sus objetivos ver el efecto de la luz en la germinación de semillas enterradas en el suelo; sin embargo, en forma indirecta y como resultado de la metodología utilizada se puede ver que la luz es un factor importante en la germinación de las semillas contenidas en el suelo de los trópicos, tal es el caso de los trabajos de Symington (1933) y Liew (1973) en Malasia, Guevara y Gómez-Pompa (1972) en México, Cheke, et al (1979) en Tailandia, Prevost (1981) en Guyana, y Hopkins y Graham, (1983) en Australia.

En otros trabajos si se consideran diferencias entre condiciones de luz y sombra. Keay (1960), en Nigeria, puso a germinar las semillas contenidas en muestras de suelo con luz directa y bajo una sombra hecha con tiras de bambú. Las diferencias en los resultados entre una y otra condición son más atribuibles a variaciones en la temperatura que a la luz. Hall y Swaine (1980), en Ghana, pusieron a germinar muestras de suelo, con semillas, en condiciones de luz completa y sombra vegetal y encontraron claras diferencias entre ambos tratamientos; sin embargo, poco pudieron concluir sobre si el factor determinante de la diferencia fue la calidad de la luz u otros factores ambientales no controlados (temperatura y humedad).

Salmerón (1984) en México realiza un trabajo con mayor información ambiental (temperatura, humedad, etc) y también encuentra diferencias significativas en la germinación que hubo en muestras de suelo, provenientes de tres condiciones ecológicas diferentes, al ser expuestas a las condiciones de zona abierta, claro pequeño y selva primaria.

A partir de los trabajos ya citados, diseñados en principio para determinar la composición del banco de semillas o la presencia de semillas latentes en el suelo de la selva tropical, no sólo se concluye que la luz es un factor importante en la permanencia o salida de las semillas del banco de semillas del suelo, si no que la mayoría de las especies germinadas en las muestras son de especies típicas de claros, cuya participación en los procesos de regeneración y cicatrización de la selva tropical es muy importante (Martínez-Ramos, 1985). La luz es un factor determinante en este proceso, ya que su calidad es modificada por la perturbación (Whitmore, 1983, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984).

En relación a la luz y la permanencia de las semillas en el suelo hay una serie de factores importantes que conside-

rar, como la profundidad a la cual éstas se encuentran. Kellman (1978) en suelos tropicales reporta que la profundidad a la que se encuentran en mayor cantidad las semillas del suelo depende de la comunidad de la que se trate, ya que en pastizales se encontró un mayor número de especies en los primeros 30 mm, mientras que en campos de maíz muy pocas semillas se encontraron en la superficie. En zonas templadas se ha reportado que en general las semillas son más abundantes cerca de la superficie y disminuyen con la profundidad (Harper, 1977).

Woolley y Stoller (1978) y Bliss y Smith (1985) han demostrado que la luz penetra en el suelo en cantidades suficientes como para permitir la germinación de varias especies, y que el suelo constituye por si mismo un filtro de luz, ya que a través de él penetran las longitudes de onda largas. Tanto el flujo luminoso como la relación R/RL son modificadas por el suelo, en relación directa con la cantidad de agregados arcillosos y con la humedad, e inversamente proporcional con el tamaño de las partículas. Además la hojarasca de algunas especies como el encino reducen la transmitancia de luz roja y no la de luz roja lejana, mientras que la de pino es neutra (Bliss y Smith, 1985).

En experimentos hechos con arena se ha encontrado que la profundidad a la cual las semillas germinan depende de la especie, por ejemplo: Rumex obtusifolius y Cecropia obtusifolia, tienen un umbral de respuesta a 4-6 mm de profundidad, Galium aparine y Chenopodium album tienen un pico de germinación a 2 mm de profundidad, Amaranthus caudatus (fotoblastica negativa) inhibió su germinación con luz transmitida por 2 mm de arena y en Lactuca sativa (Grand Rapids) se inhibió a 2 mm (Woolley y Stoller, 1978 y Bliss y Smith, 1985), en Senecio jacobaea se inhibió la germinación a 4 mm de profundidad (Meijden y Walls-Kooi, 1979) y Sinapsis arvensis y Plantago major disminuyen su germinación con el incremento en la cubierta del suelo, en suelos bien aireados y con suficiente humedad, a todas las profundidades. Sinapsis arvensis puede germinar aun a 10 mm (Frankland, 1976, 1981). La germinación en el suelo depende también de la tasa de conversión en la oscuridad del fitocromo (Pfr a Pr), la cual es más lenta que el proceso inverso. Probablemente en algunas profundidades es lo suficientemente lenta como para permitir la germinación de las semillas en los casos en que el Pfr es alto. A 9 mm de profundidad la relación R/RL puede ser de 0.21, aunque en algunos casos la composición espectral de la luz que penetra el suelo es más inhibitoria que estimulante de la germinación, dependiendo del contenido de Pfr presente en las semillas (Woolley y Stoller, 1978). En cuanto a la intensidad luminosa que puede inducir la germinación se ha encontrado que aun 0.02 mol/m²/seg promueve la germinación de Cecropia obtusifolia (Bliss y Smith, 1985). En cuanto al tiempo de exposición necesario para germinar puede variar desde varias horas o días (Vicente, 1972; Downs, 1964) hasta sólo 1/100 de segundo (Sauer y Struick, 1964).

La dificultad en la interpretación de los resultados obtenidos por los diversos autores reside en el uso de lámparas fluorescentes cuya proporción luz roja lejana es más baja que la de la luz del día y en el uso de arena, cuya transmisión es muy diferente a la de las arcillas. A pesar de ello, puede considerarse que tanto semillas completamente expuestas a la luz, como las que quedan ligeramente enterradas pueden germinar después de un disturbio del dosel de vegetación, debido al drástico incremento de la intensidad de luz, que la lleva a niveles muy superiores a los requeridos para inducir la germinación.

Otro de los factores presentes en el suelo que pueden estimular la germinación de las semillas es el nitrógeno, en especial en forma de nitrato de potasio (KNO_3), que incrementa la sensibilidad de las semillas a la luz y disminuye su requerimiento de esta. Los iones más estimulantes de la germinación son los nitritos y los nitratos, las formas reducidas tienen poco efecto (Roberts, 1972). La respuesta de las semillas al KNO_3 es variable de acuerdo con las especies, la edad de la semilla (Henson, 1970), la temperatura (Popay y Roberts, 1970a Vincent y Roberts, 1977, 1979; Williams, 1983) y el tiempo de almacenamiento (Vicente, 1973). También se han reportado especies insensibles al nitrato (Totterdell y Roberts, 1979, 1980).

Aunque se considera que el KNO_3 puede disparar la germinación de semillas fotoblásticas en la oscuridad (Vicente, 1973), la mayor parte de los trabajos lo reportan sólo como un estimulante de la germinación a la luz (Roberts y Totterdell, 1981; Engelhardt et al, 1962 y Tadmor et al, 1958 -citado por Evenari, 1965-). También se ha reportado que el nitrato puede interferir con la inducción de latencia secundaria en el suelo.

En cuanto a los niveles de CO_2 en el suelo, éstos raramente exceden el 1%, aunque principalmente en los trópicos esto puede variar debido a la vecindad de la semilla con una microflora y una microfauna muy activa (). El efecto del CO_2 puede ser tanto inhibitorio (Frankland, 1976) como promotor de la germinación, ya que puede remover la latencia innata y la impuesta, y aun prevenir el desarrollo de ésta última (Roberts, 1972). En cuanto a su relación con la luz, Popay y Roberts (1970) demuestran que las presiones parciales altas de CO_2 y bajas de O_2 sólo disminuyen ligeramente la germinación en la luz, siendo ésta, por lo tanto, un factor más importante en la generación de latencias impuestas que la concentración de CO_2 por sí sola; aunque también hay reportes como el de Ikuma y Thiman (1964), de que los requerimientos de luz pueden ser removidos por anaerobiosis.

Por último, uno de los factores presentes en el suelo de suma importancia para la germinación, es la presencia de una serie de sustancias alifáticas, aromáticas y aminoácidos, cuya concentración puede llegar a niveles tóxicos, previniendo la germinación de semillas (Lynch, 1980). La relación de estas sustancias con el fotoblastismo se desconoce. También se

ha reportado la presencia de ácidos fenólicos en el suelo (Jackson y Williamsen, 1976), en ocasiones reportados como inhibidores de la germinación.

Fotoblastismo y humedad.

El contenido de humedad de la semilla es crucial para su respuesta a la luz. Kendrick et al (1969); Spruit y Mancinelli (1969), Hsiao y Vidaver (1973) y otros, reportan que la total conversión del fitocromo de Pr a Pfr no es posible en condiciones de deshidratación, pero la estabilidad del Pr termina al estar las semillas en condiciones de alta humedad. En otros trabajos se informa que el RL si tiene un efecto inhibitorio en semillas secas y que esta inhibición se revierte con luz R, esto es más claro en semillas con altos niveles artificiales de Pr/Pfr alcanzados con R. El efecto del RL en semillas secas es más notable que el del R debido a que hay formas intermedias de Pfr que revierten rápidamente en la oscuridad; en cambio, las de Pr revierten lentamente a Pfr. Esta es una de las causas por las que la latencia de semillas maduras a la luz se asegura al revertirse el Pr a Pfr en semillas hidratadas en condiciones de luz inadecuadas para la germinación (Frankland, 1976; Kendrick y Russell, 1975; McArthur, 1978 y Bartley y Frankland, 1984).

Entre diferentes lotes de lechuga de las mismas variedades se ha encontrado que la respuesta de las semillas secas presenta variaciones en su reactividad al R y RL, probablemente debido a las condiciones de producción y maduración de las semillas en la planta madre (McArthur, 1978).

En semillas de lechuga variedad Grand Rapids con 10% de humedad no hay respuesta a la radiación R; sin embargo, los estímulos dados a un 15% de humedad se conservan por lo menos un año, aun después de deshidratarlas a un 7%. Esto indica que el umbral de humedad determinante de la capacidad para percibir el estímulo luminoso se encuentra entre 10 y 15% de humedad en esta especie. Una vez imbibida la semilla el Pfr va perdiendo su fotorreversibilidad al incrementarse los periodos de oscuridad entre estímulos luminosos. Esta fotorreversibilidad aumenta con la disminución en el porcentaje de humedad de la semilla, por lo que el tiempo de escape se incrementa con el estrés de agua, entendiéndose por tiempo de escape el periodo de oscuridad y/o exposición a rojo necesario para que el RL no revierta el estímulo que desencadena la germinación (Vidaver y Hsiao, 1972).

En Pinus palustris, durante la imbibición, el fitocromo medible espectrofotométricamente se incrementa 2 minutos después de adicionar agua a las semillas, aunque los cambios fisiológicos relacionados con el fitocromo y la germinación sólo pueden ser detectados hasta 3 horas después. El tiempo que tome la hidratación es importante porque no hay síntesis de fitocromo antes de que el preexistente haya sido rehidratado. La consecuencia de esto puede ser que el periodo de hidratación del fitocromo sea determinante de la germinación o

latencia de la semilla en una circunstancia determinada (Taylorson y Hendricks, 1971, 1972; Tobin y Briggs, 1969).

El fitocromo hidratado absorbe más luz, pero el Pfr es más receptivo a RL con bajos niveles de humedad que el Pr al R; esto asegura la duración de la latencia en condiciones desfavorables (McArthur, 1980). De acuerdo con Duke (1978) lo que ocurre es que el potencial de agua afecta directamente las interacciones de Pfr con su sitio de acción primaria. Contenidos bajos de agua interfieren la interacción de Pfr con su sitio de acción, más que inhibir la reversión de Pfr a Pr.

Baskin y Baskin (1982) reportan que las semillas fotoblasticas de Cyperus inflexus después de ser expuestas a la luz y a la sequía, en la superficie del suelo, pueden llegar a germinar enterradas (en la oscuridad) si son rehidratadas. Sólo los tiempos de exposición largos, como los que se presentan en zonas abiertas, pueden dar lugar a que ocurra la fotorreversión en semillas secas, ya que, como se indicó anteriormente, esta reacción tiene lugar principalmente en semillas húmedas, debido a que normalmente el fitocromo se transforma de Pfr a Pr cuando es deshidratado (McArthur, 1978), aunque en semillas húmedas el fitocromo que se deshidrata en condiciones altas de R pasa a Pfr y puede permanecer almacenado en esta forma por meses. Esto es lo que ocurre en semillas que germinan en la oscuridad (Borthwick et al, 1954, Vidaver y Hsiao, 1972).

En resumen diremos que las condiciones ambientales, las tasas de deshidratación y reversión en la oscuridad determinan la cantidad de Pfr en la semilla seca, y que durante la rehidratación parte del fitocromo almacenado como Pr puede pasar a la forma Pfr (Kendrick, 1976 y Kendrick y Spruit, 1977).

Fotoblastismo y edad de la semilla.

Junto con los cambios ocurridos en el fitocromo en presencia de humedad ocurren otros que dan como resultado la adquisición de una latencia secundaria (skotodormancy) o la pérdida de la viabilidad. Villers (1974) y Villers y Edgcumbe (1975), con base en experimentos de un año de duración, plantean que en semillas de lechuga de las variedades "Big Boston", "Arctic King" y "Grand Rapids"; la viabilidad se conserva más tiempo en condiciones de completa imbibición, que en sequedad, ya que con el incremento de humedad (de 0 a 100%), en el medio de almacenamiento, hay un incremento en el pérdida de la viabilidad y en el daño genético, pero este daño genético es reparable cuando las semillas están completamente imbibidas y en contacto con agua líquida. Powel et al (1983), usando semillas de lechuga variedad "Grand Rapids", completamente imbibidas a la oscuridad, plantean que después de una semana de almacenamiento la luz roja no promueve su germinación y la sensibilidad al ácido giberélico sólo se reduce por dos semanas más. Villers no hace mención a este he-

cho a pesar de haber utilizado semillas de lechuga de la misma variedad. Esta latencia secundaria se remueve por la aplicación de benziladenina y luz roja o por el aislamiento e incubación del embrión. Ellos sugieren que esto se debe a la presencia de un inhibidor; sin embargo otros autores como Pecket y Alcharchafchi (1978) sugieren que se debe a cambios metabólicos profundos.

Vidaver y Hsiao (1974) y Bewley (1980) obtienen con lechuga de la misma variedad los mismos resultados que Powell et al (1983), la única diferencia es que la sensibilidad al rojo se mantiene más tiempo que la sensibilidad al ácido giberélico. El experimento de Powel et al sólo duró 10 meses debido a que para este tiempo las semillas perdieron la viabilidad. Este autor explica las diferencias en las respuestas con base en las condiciones particulares de desarrollo de las semillas usadas en cada trabajo. De acuerdo con los autores anteriores en estos casos la latencia secundaria se debe a una pérdida de control del fitocromo sobre la actividad de la alfa-galactosidasa, pero en ese caso según Noronha et al (1971), la capacidad germinativa debería recuperarse con ácido giberélico, pero esto no ocurre después de transcurrido sólo un mes de almacenamiento. Es evidente que los cambios relacionados con el fitocromo son mucho mas complejos que los descritos en estos trabajos y Villiers sólo se refiere a ellos como daño genético.

Powel y Mattheus (1977) encuentran que la pérdida de la viabilidad durante el almacenamiento en seco provoca incapacidad de la semilla para volverse a imbibir a menos que la cubierta sea removida. Christensen (1978) considera que en semillas almacenadas en condiciones de alta humedad son los hongos el principal factor de deterioro y muerte de las semillas.

En pocos trabajos sobre viabilidad en semillas se reporta el efecto del almacenamiento sobre el fotoblastismo. El tiempo más largo de requerimiento de luz, en semillas de edad conocida, ha sido reportado por Kivilan y Bandurski (1973), donde reportan que Verbascum blattaria aun después de 90 años es fotosensible. Esto mismo lo reportan Baskin y Baskin (1981a, 1983) para Arabidopsis thaliana después de 1 año de enterramiento y para Verbascum blattaria y V. thapsus después de 2 años, aunque la respuesta de estas especies anuales esta muy ligada al efecto de la temperatura ambiental sobre la germinación.

En la mayoría de los casos la conservación del requerimiento de luz para la germinación se deduce del conocimiento que se tiene de la biología de las especies, ya que éste no es el objetivo de los trabajos, tal es el caso de Cecropia sciadophylla y C. obtusa que conserva su viabilidad hasta por 62 meses, germinando las semillas al ser expuestas a la luz (Holthuijzen y Boerboom, 1982).

Una de las modificaciones más frecuentes es la pérdida del requerimiento de luz después de un tiempo de almacenamiento en seco, Rooden, et al (1970) lo reporta para 7 espe-

cies (de 10) tropicales. Estas germinan a la oscuridad después de periodos máximos de 4 meses. Vicente (1972b) encuentra la misma respuesta en semillas de Solanum viarum, almacenadas hasta por 25 meses. Estas a los 18 meses ya no presentan diferencia en su respuesta a la luz y a la oscuridad. Recientemente Washitani (1985) llevó a cabo un trabajo de larga duración sobre el efecto de la luz filtrada por el dosel en Amaranthus patulus, y encuentra que después de un año, las semillas que almacenó sobre el piso de la selva permanecen viables, y aun después de 3 años un bajo porcentaje de semillas puede germinar al ser expuestas a la luz completa. En cambio, las semillas que enterró pierden su requerimiento de luz y germinan en el suelo, antes de un año. Esto se debe al efecto inhibitorio de la germinación de la luz difusa del bosque, lo cual nos lleva al siguiente punto de interés para este trabajo.

Fotoblastismo y clima lumínico.

La calidad espectral de la luz transmitida por el follaje está determinada por la absorción de la luz por las hojas, lo que es una resultante de su contenido de pigmentos, actividad fisiológica, arreglo espacial y número de capas del follaje. Los pigmentos más importantes por su abundancia en las hojas son: las clorofilas alfa y beta que tienen su pico de absorción en 430-663 y 453-465 nm de longitud de onda respectivamente, el beta caroteno que lo tiene en 465 nm, riboflavina en 440-460, luteína en 446-475, NADH (NADPH) en 340 y por último el fitocromo que absorbe en la longitud de onda 660/730 principalmente (Vicente y Cifuentes, 1981). Uno de los procesos fisiológicos que más luz absorbe es la fotosíntesis. Esta absorción diferencial de las longitudes de onda determina que la luz que atraviesa el follaje sea rica en las longitudes de onda mayores (RL) y pobre en las menores (R). En resumen, la luz solar directa o difusa tiene altos valores en la relación R/RL, en tanto que la luz filtrada o reflejada por un dosel verde tiene bajos valores en dicha relación, la luz difusa o directa del sol tiene un efecto similar al de la luz R sobre el fitocromo, en tanto que la luz filtrada lo tiene al de la luz RL (Smith, 1976, 1982).

Gaskin (1965), Vezina y Boulter (1966), Federer y Tanner (1966); Jordan (1969), Stoutjeskij (1972), entre otros, reportan que los doselos vegetales dejan pasar luz con valores bajos de R/RL. Al respecto Monteith (1976) realiza un profundo estudio sobre la transmisión de la luz por las hojas de 20 diferentes especies y encuentra diferencias entre ellas, lo que significa que las diferencias en clima lumínico de comunidad a comunidad y de microambiente a microambiente dentro de ellas, están dadas también por las características anatómicas, fisiológicas, estructurales y químicas de las especies, por su arreglo espacial, y por su modificación en el tiempo.

A partir del trabajo de Cumming (1963) sobre la inhibi-

21

ción de la germinación de Chenopodium por el dosel vegetal, surgió un gran interés por el estudio del efecto de las diferentes proporciones de R/RL que ocurren en forma natural en las diferentes comunidades así como su efecto sobre la germinación y su significado ecológico.

Entre los trabajos llevados a cabo al respecto están los de Taylorson y Borthwick (1969), quienes mostraron que la luz filtrada por hojas frescas de varias especies inhibían la germinación de semillas de numerosas especies, mientras que la luz blanca la favorecía. Black (1969) llega a las mismas conclusiones usando hojas de Tilia europea como filtro biológico de luz. Popay y Roberts (1970b) demuestran que el pasto puede inhibir la germinación de semillas de Plantago spp, Capsella bursa-pastoris y Senecio vulgaris. Van der Veen (1970) prueba el efecto inhibitorio del dosel en varias especies fotoblásticas positivas e indiferentes. King (1975) reporta la inhibición de la germinación de Arenaria serpyllifolia, Cerastium holoostoides y Veronica arvensis por un dosel vegetal. Gorski (1975) inhibió la germinación de Bidens al ponerlas bajo un dosel. Vázquez-Yanes (1976) reporta el mismo efecto en varias especies tropicales pioneras. Silvertown (1980) lo reporta para pastos. Fenner (1980a,b) reporta la inhibición de la germinación de Bidens pilosa bajo el dosel vegetal y por último Washitani y Saeki (1984) y Washitani, (1985) incluso reportan más de un año de inhibición de la germinación de Amaranthus patulus por un dosel vegetal.

Muchos otros autores, por ejemplo, Grime y Jarvis (1974) y Frankland (1976), y algunos de los autores ya citados, han realizado también experimentos en condiciones de luz controlada, con dispositivos diseñados en principio para el estudio de fotomorfogénesis, o ex profeso para el estudio de la germinación. Taylorson y Borthwick (1969) y Yaniv y Mancinelli (1968) hacen un análisis de la diferente composición espectral que tienen las fuentes de luz y su efecto en la germinación. Young (1975) simula la luz del día con diferentes fuentes de luz. Holmes y Smith (1975) describen la fracción sigma (R/RL) para diferentes fuentes artificiales creadas con papel celofán de alta precisión marca Cinemoid (Strand Electric, London) y diferentes tipos de focos. Axelsson et al (1979) describen filtros hechos con papel celofán de precisión Rohm GMBH (Germany). Heathcote et al (1979) construyen gabinetes especiales para la simulación de la distribución espectral encontrada bajo doseles vegetales, con diferentes fuentes de luz y papel Perspex (ICI Plastics, London) y en muchos otros trabajos como en los de Gorski (1975) y Vázquez-Yanes y Smith (1982) los doseles se simulan con filtros de plexiglass Rohm and Hass (de diferentes nacionalidades) o con filtros de vidrio de banda estrecha (Balzer, Schott, Corning). Smith (1981) da una amplia información, sobre los dispositivos experimentales con los que se pueden lograr diferentes valores de sigma (R/RL).

En las zonas tropicales se han llevado a cabo varios trabajos que tratan de caracterizar el clima lumínico de las

selvas (Evans, 1939, 1956; Ashton, 1958; Whitmore y Wong, 1959; Odum et al 1970; Brinkman, 1971; Bjorkman y Ludlow, 1972; Yoda, 1974) sin embargo ninguno de ellos permite comparaciones entre ambientes característicos dentro del mismo tipo de comunidad ni hacen referencia a la relación R/RL en ellas.

Chazdon (1984) presenta los diferentes valores totales de flujo fotónico fotosintético diario (PPFD) en claros de diferente tamaño de la selva tropical, y encuentra que ésta varía marcadamente con el tamaño del claro y con las estaciones en relación al tamaño. En claros de 400 m² no hay ninguna diferencia significativa entre estaciones ni entre diferentes sitios del mismo claro, no ocurre lo mismo en claros de menor tamaño, de tal manera que la variabilidad en la luz debe de ser interpretada en función de diferentes variables como hora del día, estaciones, tamaño del claro y ubicación dentro de éste y las condiciones de porcentaje de nubosidad, ya que en los días nublados la PPFD total diaria fue mayor que en días soleados. Chazdon, en el detallado estudio que realizó, no midió específicamente la relación R/RL; sin embargo, sus datos enfatizan la importancia de los rayos directos ocasionales, cuyo papel en la germinación y establecimiento de plantas puede ser de mucha importancia.

Existen mediciones de composición espectral en selvas como el de Stoutjeskij (1972) y otros, pero sólo el trabajo de Mujales y del Amo (1985) en "Los Tuxtlas" reporta valores de R/RL, para ello utilizaron el espectrofotómetro diseñado por Francois et al (1975). Los valores de R/RL dentro de la selva reportados en ese trabajo varían en la selva primaria entre 0.29 y 0.01 bajo diferentes especies arbóreas. La contribución más importante de este estudio es que se aprecian diferencias considerables en relación con la especie predominante en el dosel; sin embargo, los valores son siempre bajos.

Importancia del fotoblastismo.

La importancia ecológica del fotoblastismo resulta cada vez más clara a partir de los trabajos que se han venido publicando al respecto. Hace pocos años la confusión existente creada a partir de numerosos estudios contradictorios hizo que algunos fisiólogos de semillas como Mayer y Poljakoff-Mayber (1963) expresaran que era difícil imaginar que un fenómeno tan variable y complejo tuviese algún valor adaptativo en el medio ambiente natural. Smith (1982) aclara el problema al afirmar que la percepción de una señal del medio ambiente implica la adquisición de la información ambiental y su interpretación, por lo que la acción primaria de los receptores es la traducción de las señales ambientales en señales biológicas, lo que involucra cambios biofísicos y bioquímicos en su mayoría desconocidos. Además señala que la fotopercepción no sólo comprende la fotorrecepción y la traducción de la información, si no también la selección de la in-

formación genética que va a expresarse. Lo anterior resume la complejidad del fenómeno e indica el motivo por el cual sólo recientemente comenzó a ser comprendido en su contexto ecológico. Smith y Morgan (1983) publicaron una amplia discusión sobre la proposición de que la acción fundamental del fitocromo es detectar las variaciones del balance del R/RL de la radiación natural y llegan a la conclusión de que los fenómenos fisiológicos mediados por el fitocromo tienen un importante valor de sobrevivencia, aunque en el extraño mundo del laboratorio esto no sea aparente de inmediato.

El fotoblastismo es una característica frecuente principalmente en las semillas de las especies heliófilas que presentan altos requerimientos lumínicos para expresar la fotosíntesis y poca plasticidad del aparato fotosintético, aunque existen naturalmente excepciones a esta regla. Puede decirse que la función fundamental del fitocromo en las semillas es imponer la latencia cuando las condiciones lumínicas son desfavorables para el establecimiento de las plantas, tanto por el efecto de la existencia de un dosel que reduce el valor de la relación R/RL, como por el efecto del suelo, cuando las semillas se encuentran enterradas (Fenner, 1985).

MATERIALES Y METODOS.

Lugar de trabajo y especies utilizadas:

Area de trabajo- El trabajo de campo y la recolección de las semillas se llevaron a cabo en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" en el estado de Veracruz, México. Esta reserva biológica está cubierta por selva alta perennifolia (Miranda y Hernández, 1963), se encuentra a una elevación de 160 m snm, tiene una precipitación anual de 4900 mm y su temperatura media es de 27 C (Estrada et al, 1985). Diversas características del ambiente y de la vegetación de la estación han sido analizadas con detalle en muchos trabajos anteriores. Una síntesis de los cuales puede encontrarse en los trabajos de Lot (1976), Estrada et al (1985) y en los diversos trabajos contenidos en el libro de Gómez-Pompa y Del Amo (1985).

Especies escogidas.- Se seleccionaron dos especies heliófilas, aparentemente estrictas (Piper auritum y P. umbellatum), una especie plástica, capaz de sobrevivir en la sombra (P. aff. hispidum) y una especie umbrófila (P. aequale) cuyas características se describen a continuación:

P. auritum es un árbol pionero, de pequeña altura y vida corta, de hojas grandes y capacidad de formar tallos subterráneos que se propagan en sentido horizontal. Su floración y fructificación ocurre en forma continua durante todo el año, produciendo enormes cantidades de semillas pequeñas que son dispersadas principalmente por murciélagos, aunque también las infrutescencias son visitadas por muchas aves. A esta especie, en el área de estudio, se le encuentra sólo en lugares abiertos, a pleno sol, pero no es abundante en los claros naturales, ya que parece preferir las áreas perturbadas por el hombre, en las que llega a ser muy abundante.

P. umbellatum es una hierba perenne que rara vez sobrepasa un metro de altura, también ha sido incluida dentro del género Photomorphe por sus inflorescencias múltiples; sin embargo, debido a la falta de un criterio más estricto para la separación genérica, y con base en el trabajo de Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1985) se consideró que debía tratarse como una especie del género Piper. Esta especie tiene hojas grandes. Su floración y fructificación ocurre varias veces al año, pero no en forma continua, siendo particularmente abundante en el mes de febrero. Se le encuentra en lugares abiertos amplios, siendo particularmente abundante en lugares perturbados por el hombre. Es la especie menos característica de la selva.

P. aff. hispidum (forma glabra), en este trabajo se utilizó la forma más común de este Piper en la Estación, se encuentra en grandes cantidades a las orillas de los caminos, en muchos claros naturales, en zonas perturbadas y más escasamente en el interior de la selva, principalmente en lugares en proceso de reconstrucción del dosel por la presencia pre-

via de un claro y también a la orilla de los arroyos. La forma normal de esta planta es arbustiva, con ramificaciones desde la base de la planta y potencialidad de propagación vegetativa horizontal a corta distancia. La talla máxima no sobrepasa los 2.5 m. Su floración y fructificación ocurre todo el año, principalmente en las zonas abiertas.

P. aequale se trata de un arbusto pequeño que se encuentra distribuido aisladamente en el sotobosque de la selva y en algunos claros. Parece ser la especie de Piper mejor adaptada a las condiciones de sombra en la Estación, aunque su establecimiento pueda tener lugar principalmente en claros pequeños. La planta rara vez sobrepasa los dos metros. Su floración y fructificación no siguen un patrón claro ya que diferentes individuos parecen hacerlo en tiempos distintos, aunque para cada individuo sólo se presenta un periodo anual.

La determinación de las especies queda respaldada por los ejemplares de herbario: 412 (P. auritum), 408 (P. umbellatum), 416 (P. aff. hispidum) y 750 (P. aequale); de C. Vázquez-Yanes, depositados en MEXU.

En la Tabla 1 se sintetizan los datos existentes para las cuatro especies, con respecto a algunas características ecofisiológicas (Vázquez-Yanes, 1976; Mooney et al, 1984).

Áreas de trabajo.- En la propia estación se escogieron dos áreas de trabajo para efectuar los experimentos de campo y los enterramientos que se describirán con detalle más adelante. Cada área fue subdividida en varios sitios cuya caracterización lumínica, para el mes de septiembre de 1985, fue llevada a cabo por Chazdon (datos no publicados) utilizando fotografía hemisférica y análisis por computadora de las áreas que aparecen en la fotografía, en forma similar a la descrita por Percy (1983). La caracterización lumínica de los sitios de trabajo se encuentra en el apéndice 1, difieren tanto en apertura del dosel como en número de rayos de sol que lo atraviesan.

Información general.- La recolección de semillas se llevó a cabo en diferentes individuos durante los meses de diciembre de 1983, febrero de 1984 y abril de 1985. Las semillas se secaron a la sombra y se almacenaron en frascos de vidrio en el laboratorio. La mayoría de los experimentos, salvo indicaciones en otro sentido, se hicieron con una muestra mixta de semillas procedentes de más de 10 individuos. La mayor parte del trabajo se realizó con las semillas de la segunda recolección. En el texto se indicaron únicamente los experimentos en los que se utilizaron las semillas de las otras recolecciones.

Todas las pruebas de germinación fueron llevadas a cabo en cajas de Petri de 10 cm de diámetro, sobre agar al 1% en agua destilada. Se emplearon 50 semillas por caja y el número de repeticiones dependió de las condiciones particulares de cada experimento. Las cajas de Petri una vez sembradas fueron colocadas en bolsas de plástico que se sellaron con calor, para evitar la desecación del agar en las cámaras de germina-

Tabla 1. Características comparativas de las especies de piper utilizadas (según Vázquez-Yanes, 1976 y Mooney et al 1984).

	<u>P. auritum</u>	<u>P. umbellatum</u>	<u>P. aff. hispidum</u>	<u>P. aequale</u>
Area foliar (cm ²)	485.5	447.3	64.7-76.2	35.8
peso foliar específico (g m ⁻²)	39.9	39.7	44.1-30.9	14.4
Tasa máxima fotosintética con base en area mol m ⁻² s ⁻¹	6.2	8.5	6.5	
Punto de compensación mol m ⁻²	12	15	20	-
Punto de saturación mol m ⁻²	400	300	300	-
Nitrógeno foliar (mg g ⁻¹)	46.9	36.2	32.6-30.2	27.6
Número de semillas en un gramo	7142	20,000	4347	7692
% germinación luz/oscuridad	92/0	96/0	92/4	76/0

ción o la anegación de las cajas en el campo.

Para los experimentos de germinación con condiciones de calidad espectral de luz controlada se crearon dos tipos de dispositivos: 1) cajas negras de 25 x 25 x 25 cm con una ventana superior de 18 x 18 cm, cubierta con plexiglass (Rohm and Hass, Mexico, D.F.) de 3 mm de grosor. Se empleó una capa de plexiglass rojo 2423 y una capa de azul 2424 para obtener luz roja lejana, dos capas de rojo para obtener luz roja y dos capas de azul para luz azul; 2) cajas de 34 x 44 x 10 cm hechas en su totalidad con plexiglass de los mismos colores que en el caso anterior, para crear las mismas condiciones de luz. La calidad espectral de la luz que dejan pasar los filtros se puede observar en las Figuras 1 y 2, que fueron redibujadas a partir de las lecturas de un espectrofotómetro Perkin-Elmer.

Los experimentos llevados a cabo en el laboratorio se realizaron en cámaras de germinación Conviron modelo E 15 (Controlled Environments, Winnipeg, Canada) a 25 C , provistas de tubos de luz fluorescente "daylight" de 20 watts que proporcionaron 8 mol/m2/seg , sólo en los casos en los que se requirió proporcionar luz roja lejana se empleó en vez de luz fluorescente focos incandescentes repelentes de insectos de 60 watts que proporcionaron 5 mol/m2/seg. En los experimentos de campo prevalecieron las condiciones de luz y temperatura ambientales existentes en el piso de la selva o bajo un techado en descubierto, o sombra no vegetal.

En todos las pruebas realizadas, una vez terminados los experimentos se trasladaron las cajas de Petri a luz blanca (24 h) para conocer la máxima expresión de la germinación en esta condición y así evitar que los resultados fueran enmascarados por el estado particular de las muestras (muerte de las semillas por altas temperaturas, parasitismo, etc). La germinación se registró después de un mes.

En todos los experimentos se pusieron testigos a la oscuridad.

Experimentos realizados:

1) Efecto del fotoperiodo en el porcentaje y la velocidad de germinación y determinación del número de días necesarios de exposición a la luz blanca para obtener la germinación máxima .- Se colocaron en cámaras de germinación, tres réplicas de cada especie, con semillas recién colectadas, en cada uno de los siguientes fotoperiodos: 1, 5, 15, 30, 60, 120, 240, 480, 720 y 1440 minutos de exposición diaria a la luz blanca, durante 90 días consecutivos. Como control se colocaron tres réplicas en la oscuridad. La germinación se registró cada dos días, hasta que esta se hubo completado.

45 réplicas de cada especie se almacenaron en la oscuridad por 8 días. Posteriormente 3 réplicas de cada especie se expusieron 1 día a la luz total y se trasladaron a la oscuridad, otras 3 se expusieron durante dos días y se trasla-

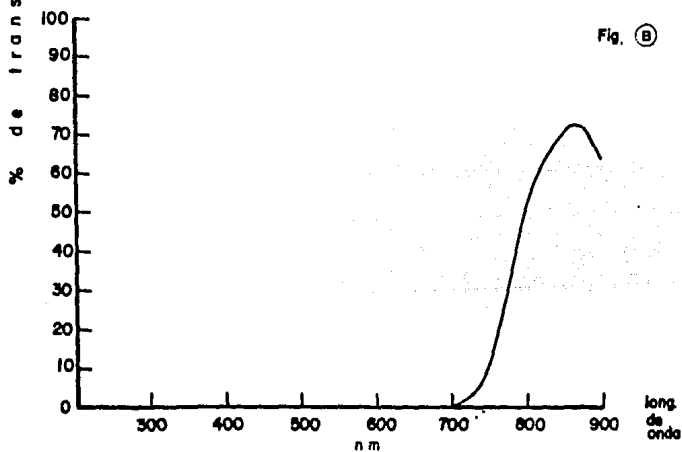
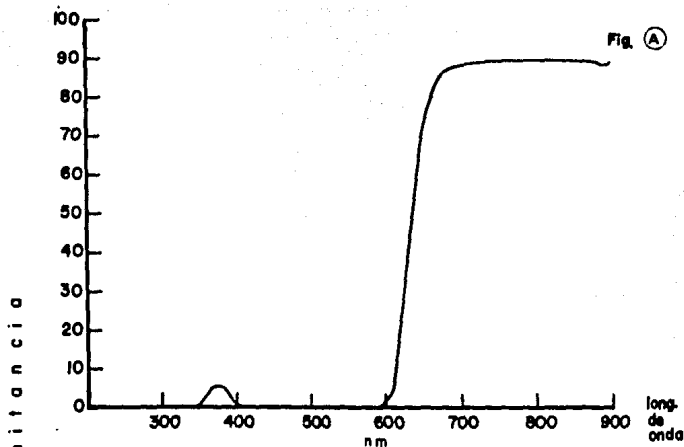


Fig. 2. Transmittancia de 2 capas de plexiglass rojo. Utilizado para tratamientos de luz roja (A) Transmittancia de 1 capa de plexiglass rojo más 1 capa de plexiglass azul. Utilizado para tratamientos de luz roja lejana.

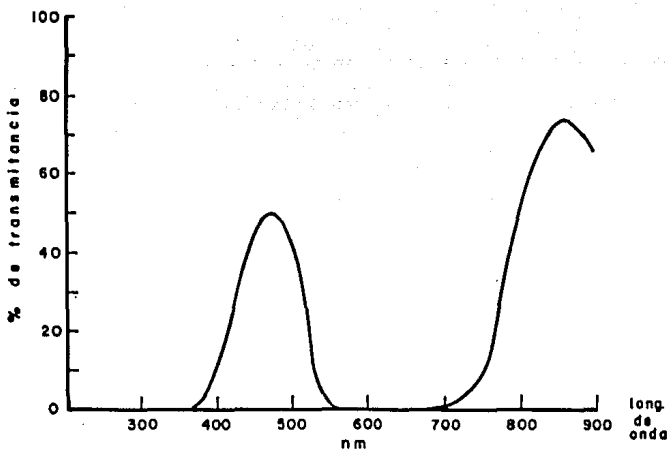


Fig. 3. Transmitancia de 2 capas de plexiglass azul. Utilizado para tratamientos de luz roja lejana.

daron a la oscuridad, así se continuó con días de exposición progresivos, hasta completar 15, después de completar el número de días de exposición correspondientes, las réplicas quedaron almacenadas por 15 días en la oscuridad, al término de los cuales se registró la germinación.

2) Simulación de claros de diferente tamaño con las cajas de plexiglass.- Se colocaron tres réplicas de cada especie formando una sola capa de cajas de Petri, dentro de cajas de plexiglass rojo lejano. Cada caja de plexiglass se abrió diariamente por un tiempo determinado, con el fin de exponer a las semillas a la luz total. Los tiempos de exposición a la luz blanca para las cajas fueron de 15, 30, 60, 120, 240, 360 y 480 minutos. Después de exponer las cajas por el tiempo asignado para cada una, se cerraron y se sellaron con cinta aislante de vinil. El fotoperiodo y la temperatura de las cajas fueron determinados por las condiciones ambientales a la sombra en la estación biológica "Los Tuxtlas". Como control se colocaron tres réplicas de cada especie a la oscuridad, otras con luz de día y otras bajo el dosel en el piso de la selva. Después de 13 días de exposiciones consecutivas a la luz (cuando las especies ya habían completado la germinación en alguno de los tratamientos), se trasladaron las cajas a la oscuridad y se registró la germinación después de 15 días.

3) Simulación de claros en el piso de la selva.- Se colocaron en el piso de la selva, tres réplicas de cada especie para cada uno de los siguientes tiempos de exposición a la luz solar de un claro cercano, a donde se trasladaron las cajas diariamente durante 13 días por: 1, 5, 15, 30, 60, 120, 240, 480 y 720 minutos. Como controles se colocaron tres réplicas de cada especie en la oscuridad, a la luz de una sombra no vegetal y permanentemente en el piso de la selva. Se registró la germinación cada dos días, para conocer el momento en que las cuatro especies hubieran completado la germinación en alguna de las condiciones experimentales y dar por terminadas las pruebas. Después de terminado el experimento las cajas se trasladaron a la oscuridad y se contaron nuevamente las semillas germinadas después de 15 días.

4) Efecto de diferentes tipos de almacenamiento de las semillas en su respuesta a la luz.

a) Semillas almacenadas en seco.- Después de la colecta, al año, a los 18 y 21 meses se vió la respuesta de las semillas, almacenadas en esta condición, al rojo, rojo lejano, luz blanca y oscuridad, con un fotoperiodo de 24 h luz. 18 meses después de la colecta también se volvió a verificar la prueba realizada en el inciso 1.

b) Semillas imbibidas a la oscuridad en el laboratorio. Se almacenaron las semillas sembradas en cajas de Petri, envueltas en papel aluminio y a temperatura ambiente. Cada mes, du-

rante un año, se sacaron dos réplicas para llevarlas a cada una de las siguientes condiciones: luz blanca, rojo lejano y rojo en cajas con filtro de plexiglass, y se colocaron dentro de una cámara de germinación. Las semillas germinadas se contaron antes de ponerlas en las nuevas condiciones experimentales y después de un mes de estar expuestas a las nuevas condiciones de luz. El fotoperiodo fue de 12 horas. En el caso de *P. auritum* se emplearon las cosechas de 1984 (A) y 1983 (B), este último lote se almacenó durante 16 meses.

c) Semillas enterradas en el piso de la selva. Se almacenaron las semillas para enterrarlas en el piso de la selva. en bolsas de nylon de 10 x 5 cm, en ellas se colocaron dos gramos de semillas con 4 gr de vermiculita. Después, dentro de una bolsa de malla de plástico se colocaron una bolsa de nylon de cada una de las especies. Se prepararon 10 paquetes y se enterraron a 5 cm de profundidad. Cada dos meses, durante 20 meses, se desenterró una de las bolsas y las semillas de cada especie fueron sembradas en cajas de Petri, con la metodología ya descrita. Se expusieron dos réplicas de cada especie a las siguientes condiciones de luz: los mismos fotoperiodos y las mismas condiciones experimentales que en el inciso 1, en cajas con filtro de plexiglass a la luz roja y roja lejana y a la oscuridad envueltas en papel aluminio. La manipulación de las semillas, una vez desenterradas, fue con luz verde de seguridad. Después de 30 días se registró la germinación y se expusieron las semillas a fotoperiodo de 12 h con luz blanca. Un mes después se hizo un conteo de las semillas germinadas y nuevamente se trasladaron las cajas a una cámara con el mismo fotoperiodo y con alternancia de temperaturas (25-35 C). 15 días después se registró la germinación final.

d) Semillas imbibidas en cajas de Petri almacenadas sobre el piso de la selva. Entre los contrafuertes de tres árboles de la selva se colocaron 72 réplicas de cada una de las especies. En la base de cada árbol se dispusieron al azar un número igual de réplicas (24) de las 4 especies. Durante los primeros seis meses, cada dos meses se contaron las semillas germinadas en cada caja y se sacaron las plántulas. Las cajas se volvieron a poner en bolsas de plástico y se redistribuyeron en la base del mismo árbol; al mismo tiempo, se recogieron al azar de los tres árboles, 8 cajas de cada especie y se trasladaron dos réplicas a cada una de las siguientes condiciones de luz: oscuridad, luz blanca, luz roja y roja lejana, en cajas con filtro de plexiglass. A los 7 meses de iniciado el experimento se recogió casi el total de las cajas y fueron trasladadas a las condiciones de luz mencionadas anteriormente. Las semillas que germinaron en las cajas de Petri dejadas en el piso de la selva por más tiempo, fueron contadas dos meses después y al completarse un año. Al mismo tiempo se recogieron el resto de las cajas y se expusieron a las mismas condiciones de luz que en los casos anteriores. En todos los

casos las cajas se trasladaron a cámaras de germinación a 25 C. A los treinta días se registró la germinación y se pusieron en luz blanca con alternancia de temperaturas (25-35 C). Al mes se volvió a registrar la germinación.

e) Semillas inmersas en agua.- Se prepararon doce frascos con 100 ml de agua destilada y semillas de las 4 especies de Piper, colocadas en bolsitas de tela nylon. Se envolvieron los frascos en papel aluminio y se guardaron a temperatura ambiente. Cada mes se sacó un frasco y se sembraron las semillas en la forma ya descrita. Se colocaron dos réplicas a la luz y dos a la oscuridad, al mes se registró la germinación, posteriormente se deshidrataron las semillas a temperatura ambiente, se resembraron y se colocaron en cámaras con alternancia de temperatura (25-35 C). Se volvieron a contar las semillas germinadas un mes después.

5) Gradiente de luz en la selva.- Se colocaron 8 réplicas de cada una de las cuatro especies a lo largo de un gradiente de luz, localizado entre la selva y un claro que únicamente recibió luz directa por un breve periodo de tiempo, los extremos del gradiente fueron: el claro, al que se llamó sitio A y el interior de la selva (sitio D), hubieron dos lugares intermedios (B y C). La germinación se registró diariamente para establecer el momento en que las cuatro especies hubieran alcanzado el máximo de germinación en alguna de las condiciones experimentales. El experimento duró 13 días, después de lo cual las semillas se trasladaron a la oscuridad, quince días después se registró la germinación.

6) Efecto del ácido giberélico.- Se le agregó al medio de agar ácido giberélico 250 ppm y se sembraron tres réplicas de cada especie con semillas provenientes de los 4 y 6 meses de enterramiento, y semillas recién recolectadas. El fotoperiodo fue de 12 h. La germinación se registró al mes.

7) Efecto del nitrato de potasio.- Se adicionó al medio de agar nitrato de potasio al 2% y se sembraron tres réplicas de cada especie con semillas de la recolecta de 1985 y tres con semillas de la recolecta de 1984 (con un año de almacenamiento en seco). Las semillas se colocaron en luz blanca, oscuridad, luz roja y roja lejana en cajas de plexiglass, con fotoperiodo de 12 h. La germinación se registró después de un mes.

8) Fotorreversiones.- Se expusieron diariamente durante 15 días, las semillas de las cuatro especies a los siguientes tratamientos: a) 3 h de rojo 21 h de oscuridad (R-O), b) 3 h de rojo, 3 h de rojo lejano (R-RL) y 18 h de oscuridad, c) 3 h de rojo, 3 h de oscuridad, 3 h de rojo lejano y 15 h de oscuridad (R-O-RL). El experimento fue realizado en cajas de plexiglas. Se utilizaron tres réplicas para cada especie y se emplearon las semillas de la recolecta de 1985. La germinación se registró después de un mes.

9) Efecto de la luz azul en la germinación.- Se colocaron en cajas de Plexiglass tres réplicas de cada especie en luz azul, blanca, roja, roja lejana y otras en la selva y en la oscuridad, durante 13 días. Al término se pasaron a la oscuridad y se registró la germinación después de 15 días.

Pruebas estadísticas.- Dependiendo de los resultados obtenidos se aplicó análisis multifactorial de la varianza, prueba de igualdad de dos porcentajes o prueba de t (Sokal y Rohlf, 1969).

El coeficiente de velocidad de la germinación se calculó de acuerdo con la fórmula:

$$C.V.= n / (n \cdot j_n) \times 100$$

donde "n" es el número de semillas germinadas el día "Jn". El día de la siembra se considera día 0. También se da información sobre "TL" (tiempo de latencia) y "T de CG" (tiempo necesario para obtener el máximo de germinación) según Come, 1968.

Gráficas.- En los casos en que no se hizo ajuste de rectas se suavizaron las curvas manualmente. Se reporta la desviación estandard con barras, no se reportaron desviaciones estandard menores que 1. En los casos en los que se grafican los puntos a partir de los cuales se calcularon las rectas, cuando sólo aparece un punto significa que no hubo diferencia en la germinación entre réplicas. La desviación estandard en las tablas se reporta entre paréntesis.

En la Tabla 2 se hace una breve síntesis de los experimentos desarrollados.

- 1.- Efecto del fotoperíodo en la germinación..... LB
- Determinación del número de días necesarios de exposición a la luz para iniciar y completar la germinación..... LB
- 2.- Simulación de claros de diferentes tamaños con cajas de plexiglass..... RL y LB
- 3.- Simulación de claros de diferentes tamaños en condiciones naturales..... RL (Sombra vegetal), LB, O
- 4.- Efecto del almacenamiento
- a) en seco..... LB, R, RL, O
- b) embebidas en la oscuridad..... LB, R, RL, O
- c) enterradas en el suelo de la selva..... LB, R, RL, O
- d) embebidas en cajas de petri sobre el piso de la selva..... LB, R, RL, O
- e) inmersas en agua..... LB, O
- 5.- Efecto de un gradiente de luz..... LB, Sombra vegetal
- 6.- Efecto del ácido giberélico..... LB, O
- 7.- Efecto del nitrato de potasio..... LB, R, RL, O
- 8.- Fotorreversiones..... R-O
R-RL
R-O-RL
- 9.- Efecto de la luz azul..... LB, R, RL, A, O, Sombra vegetal

Tabla 2.- Tratamientos a los que se expusieron a las semillas de p. umbellatum, p. aequale, p. auritum y p. aff hispidum. Todas las pruebas de germinación se llevaron a cabo sobre agar. Los tiempos de almacenamiento fueron de 12 a 21 meses, dependiendo del tratamiento y se hicieron pruebas periódicas durante este lapso de tiempo.

RESULTADOS

1. Efecto del fotoperiodo y determinación de las exposiciones consecutivas necesarias para obtener el máximo de germinación.

La respuesta al fotoperiodo difiere entre las especies como sigue: P. umbellatum (Fig. 4A), presenta un comportamiento lineal con una correlación no significativa ($r=-.10$) con el tiempo de exposición a la luz, sólo la respuesta obtenida con 1 minuto de exposición es ligeramente menor ($p=.05$) que la obtenida con 5 minutos. P. aequale (Fig. 4B), P. auritum (Fig. 5A) y P. aff. hispidum (Fig. 5B) incrementan su germinación con el tiempo de exposición; sin embargo, P. aequale sólo alcanza el máximo de germinación con 8 h de luz diarias, mientras que para las otras dos especies 30 minutos son suficientes. Para P. aequale 1 hora de exposición diaria a LB no le permite alcanzar un 50% de germinación, mientras que las otras dos especies lo alcanzan con sólo 5 minutos. No hubo germinación en la oscuridad en las 4 especies.

El número de días mínimo de exposición a la luz para alcanzar el máximo de germinación (Fig. 6) después de haber sido previamente imbibidas a la oscuridad, difirió entre las especies. P. auritum requirió de sólo 7 días para completar la germinación, P. umbellatum y P. aff. hispidum requirieron de 10 días y P. aequale de 13 días. En P. aequale para alcanzar un 10% de germinación se requirió de 11 días de exposición, mientras que las otras especies lo hacen en 5 y 6 días; P. aequale presenta la respuesta más lenta a la luz. Estas respuestas están sin duda en relación con el coeficiente de velocidad (C.V.) de cada especie (Tabs. 3 y 4).

Los resultados anteriores parecen indicar que con respecto a velocidad de conversión de fitocromo Pr a Pfr la especie más rápida es P. auritum, la más lenta es P. aequale y las restantes son intermedias sin diferencia significativa entre ellas. El tiempo que transcurre entre la recepción del estímulo y la respuesta germinativa es menor en P. auritum, intermedia en P. aff. hispidum y P. umbellatum y mayor en P. aequale (Tabs 3 y 4).

2.- Simulación de claros de diferentes tamaños con cajas de plexiglass.

La luz RL obtenida con las cajas de acrílico modificó la respuesta germinativa de las especies, en relación con el punto anterior (Fig. 7). La germinación de P. umbellatum y P. aequale fué de 0 aun después de 8 horas de LB durante 13 días consecutivos. P. auritum incrementa gradualmente su germinación con el tiempo de exposición a LB, aunque únicamente alcanza el 50% de germinación con 8h de luz diaria. P. aff. hispidum alcanza más del 40% de germinación con sólo 30 minutos de LB diaria; no obstante, el máximo de germinación sólo se obtiene con 8 h de exposición a LB.

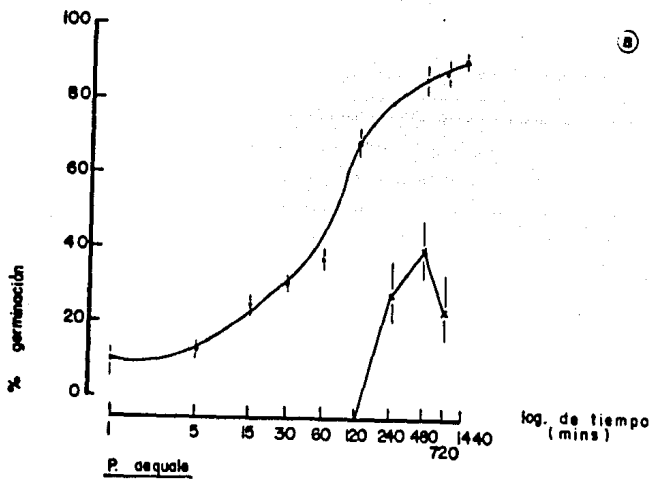
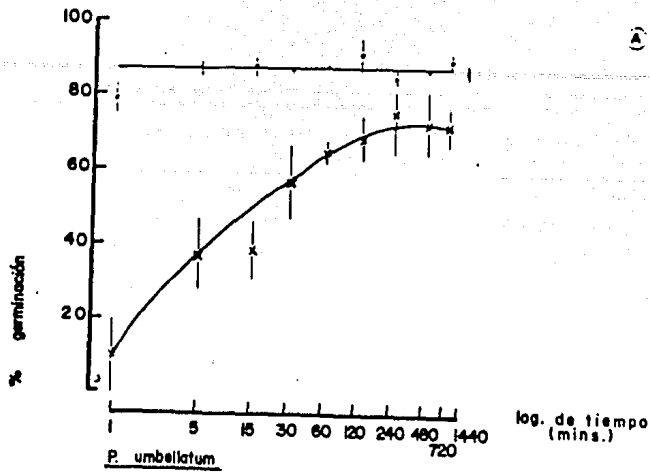


Fig. 4. Respuesta germinativa de semillas de *P. umbellatum* (A) y *P. aequale* (B), recién colectadas (.) y después de 18 meses de almacenamiento en seco (X) al fotoperíodo (Luz blanca-oscuridad). El tiempo de fotoperíodo se expresa en minutos, en escala logarítmica. Las barras indican la desviación estándar, cuando no se grafica es que fue menor que 1.

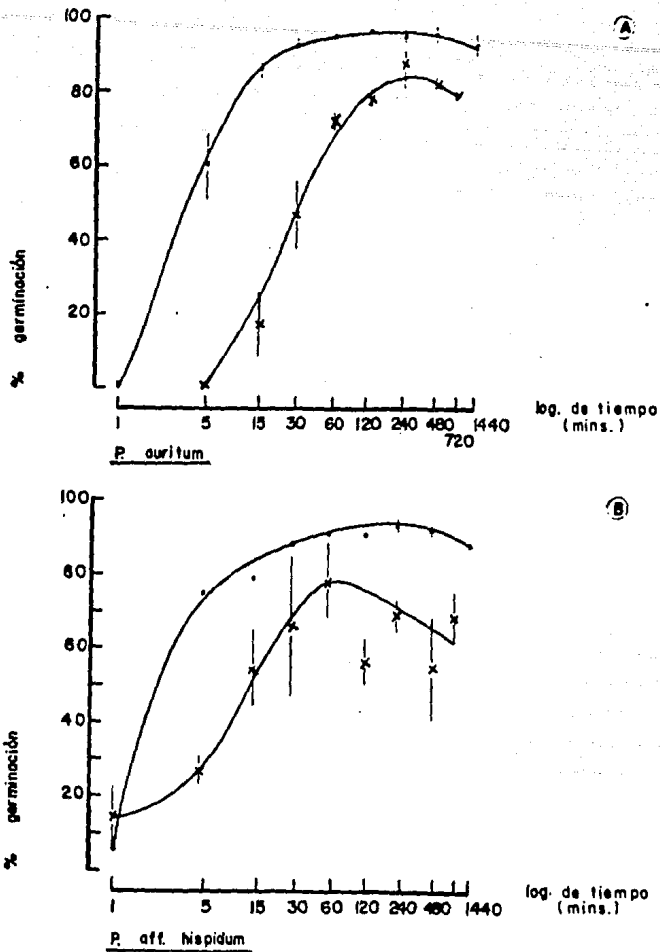


Fig. 5. Respuesta germinativa de semillas de *P. auritum* (A) y *P. aequale* (B), recién colectadas (.) y después de 18 meses de almacenamiento en seco (X) al fotoperíodo (Luz blanca-oscuridad). El tiempo de fotoperíodo se expresa en minutos, en escala logarítmica. Las barras indican la desviación estándar, cuando no se grafica es que fue menor que 1.

p. umbellatum

HORAS DE EXPOSICION		C.V.	T.L.	T. de C.G.	% DE GERMINACION
A	L.B.				
1440		8.43 [±] .07	10	18 [±] 22	87 [±] 1
720		8.52 [±] .27	10	18 [±] 22	90 [±] 2
480		8.15 [±] .20	10	16 [±] 22	87 [±] 1
240		8.76 [±] .23	10	14 [±] 22	85 [±] 1
120		7.75 [±] .65	10	20 [±] 32	92 [±] 4
60		7.49 [±] .66	10	16 [±] 22	88 [±] 1
30		7.07 [±] .40	12	22 [±] 30	87 [±] 1
15		6.60 [±] .19	12	30	88 [±] 2
5		6.71 [±] .25	12	18 [±] 22	87 [±] 1
1		5.35 [±] .20	12	22 [±] 24	79 [±] 4

$$r = .5903 \quad \bar{x} = 7.48 \pm 1.07$$

p. aequale

HORAS DE EXPOSICION		C.V.	T.L.	T. de C.G.	% DE GERMINACION
A	L.B.				
1440		5.10 [±] .06	12	30 [±] 34	90 [±] 2
720		4.60 [±] .51	12	67	88 [±] 3
480		5.27 [±] .05	12	34 [±] 37	86 [±] 4
240		4.54 [±] .19	12	45 [±] 49	80 [±] 1
120		4.13 [±] .26	12	60 [±] 67	70 [±] 5
60		3.97 [±] .39	12	41 [±] 49	37 [±] 2
30		4.55 [±] .05	12	60 [±] 67	32 [±] 1
15		4.21 [±] .54	14	24 [±] 67	24 [±] 3
5		5.01 [±] .21	16	22 [±] 24	12 [±] 2
1		4.74 [±] .12	18	22	9 [±] 4

$$r = .4539 \quad \bar{x} = 4.6 \pm .49$$

Tabla 3 . Respuesta de las especies a diferentes fotoperíodos en Luz blanca (L.B.). Se muestra el coeficiente de velocidad (C.V.), tiempo de latencia (T.L.), tiempo requerido para alcanzar el máximo de germinación (T. de C.G.) y el porcentaje final de la germinación. También se da la correlación de la velocidad de germinación con el tiempo (r) y la velocidad media de germinación (\bar{x}).

P. aff hispidum

HORAS DE EXPOSICION A L.B.	C.V.	T.L.	T. de C.G.	% DE GERMINACION
1440	8.36 \pm .12	10	14 \pm 16	87 \pm 1
720	8.10 \pm .07	10	16	90 \pm 2
480	8.23 \pm .	10	16 \pm 22	87 \pm 1
240	8.26 \pm .11	10	14 \pm 22	86 \pm 1
120	7.10 \pm .07	10	16 \pm 18	92 \pm 4
60	7.76 \pm .05	10	16 \pm 22	88 \pm 1
30	7.37 \pm .04	10	16 \pm 18	87 \pm 1
15	7.63 \pm .06	12	16 \pm 22	88 \pm 2
5	7.55 \pm .31	12	16 \pm 22	87 \pm 1
1	6.66 \pm .8913	12	14 \pm 26	79 \pm 4

$$r = .5588 \quad \bar{x} = 7.8 \pm .55$$

P. auritum

HORAS DE EXPOSICION A L.B.	C.V.	T.L.	T. de C.G.	% DE GERMINACION
1440	9.45 \pm .20	10	14	93 \pm 3
720	9.26 \pm .13	10	14	91 \pm 0
480	9.28 \pm .13	10	14 \pm 18	96 \pm 2
240	9.43 \pm .01	10	14 \pm 18	95 \pm 1
120	8.86 \pm .15	10	16 \pm 22	97 \pm 1
60	8.58 \pm .21	10	28	95 \pm 0
30	7.71 \pm .10	12	22 \pm 24	93 \pm 1
15	7.44 \pm .30	12	16 \pm 20	86 \pm 2
5	6.97 \pm .19	22	22	2 \pm 1

$$r = .5479 \quad \bar{x} = 8.32 \pm 1.33$$

Tabla 4 . Respuesta de las especies a diferentes fotoperíodos en Luz blanca (L.B.). Se muestra el coeficiente de velocidad (C.V.), tiempo de latencia (T.L.), tiempo requerido para alcanzar el máximo de germinación (T. de C.G.) y el porcentaje final de la germinación. También se da la correlación de la velocidad de germinación con el tiempo (r) y la velocidad media de germinación (\bar{x}).

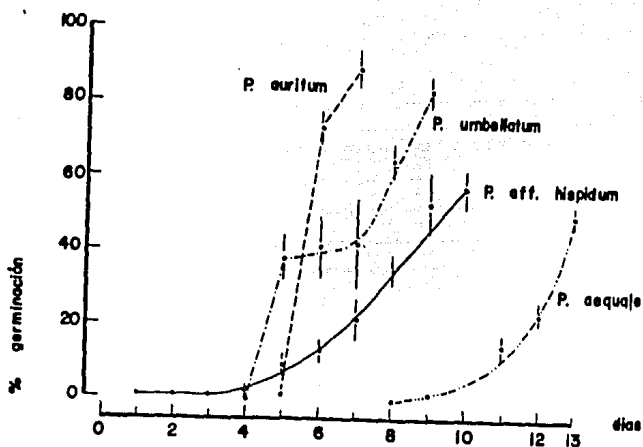


Fig. 6. Efecto de la exposición a diferentes días de luz en las semillas de las 4 especies de piper, se observa el número mínimo y máximo de días luz (12 h.) necesarios para iniciar y completar la germinación.

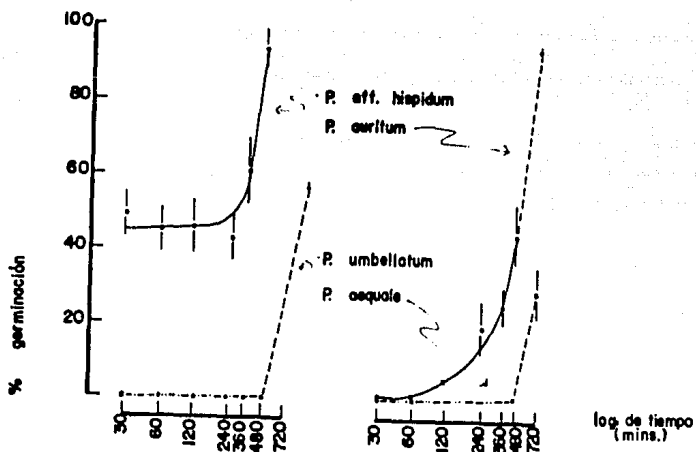


Fig. 7. Efecto de claros simulados con cajas de plexiglass rojo lejano y luz blanca. El tiempo de exposición a la luz blanca se da en minutos en escala logarítmica, el punto unido con línea punteada representa la germinación obtenida sin haber expuesto a las semillas a rojo lejano. El experimento duró 13 días más un período de 15 días de espera en la oscuridad.

3.- Simulación de claros en condiciones naturales de luz.

Los resultados obtenidos indican que el clima lumínico de la selva (rico en RL) es menos inhibitorio de la germinación que el ambiente luminoso obtenido con cajas de acrílico, ya que P. aequale (Fig. 8A) alcanza más del 50% de germinación en todos los tiempos de exposición a la luz completa y en los controles, excepto en la oscuridad donde nunca germina. Su germinación no tiene una correlación con el tiempo de exposición a la luz total ($r = .39$); lo mismo ocurre con P. aff. hispidum (Fig. 8B), pues en esta especie se alcanza el máximo de germinación en todos los tiempos de exposición a la luz no filtrada. Considerando la respuesta obtenida con luz blanca (LB) y en condiciones de selva (Tab. 5), podemos decir que para estas dos especies el tiempo necesario para obtener el máximo de germinación está en función del número de horas de exposición a la luz, independientemente de su calidad espectral. Para P. aequale el espectro luminoso de la selva sólo modifica la velocidad de germinación, pues se requieren de más días para obtener el máximo. En drástico contraste con lo anterior, las otras dos especies si responden claramente al tiempo de exposición a la luz no filtrada. P. umbellatum (Fig. 8A) inicia su germinación sólo después de 4 h diarias de exposición a la luz no filtrada y alcanza su máximo con 8 h de exposición y P. auritum (Fig. 8B) comienza a manifestar germinación con sólo 15 minutos de exposición diaria a luz no filtrada, pero su incremento es mas gradual, que en el caso anterior, llegando sólo al 65% de germinación con 8 h diarias de exposición un porcentaje significativamente menor ($p = .0005$) que el obtenido con semillas expuestas a LB (Tab. 5). En la oscuridad sólo P. hispidum presentó un bajo porcentaje de germinación (4%), las otras especies no germinaron en esta condición (Tab. 5).

El resultado principal de este experimento es que las especies restringidas a los lugares abiertos (P. umbellatum y P. auritum) responden notablemente al efecto inhibitorio de la luz de la selva, aún después de prolongados periodos de exposición a la luz no filtrada; en tanto que, las especies de semillas que crecen también bajo el dosel (P. aequale y P. hispidum) no son tan inhibidas por la luz de la selva y la respuesta germinativa no tiene relación con el tamaño del claro, simulado en este experimento, ya que germinan por igual en zonas abiertas y dentro de la selva (Tab 5).

4.- Efecto de diferentes tipos de almacenamiento en la respuesta germinativa.

4a.- Almacenamiento en seco.

Considerando el máximo de germinación alcanzado en cada prueba, P. umbellatum (Fig. 4A, 9A) pierde su capacidad germinativa en un 52% a los 21 meses de almacenamiento y aumenta

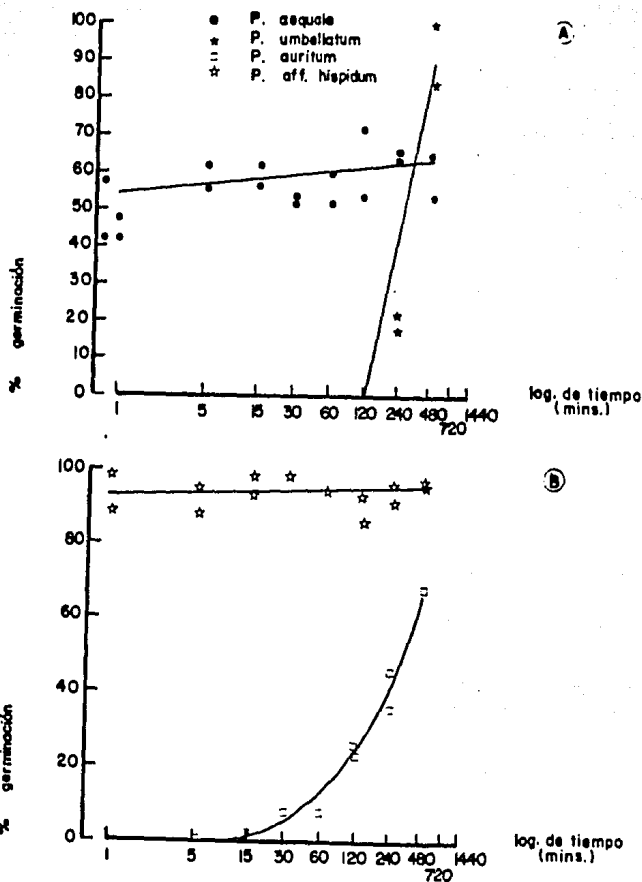


Fig. 8. Efecto sobre la respuesta germinativa de sacar de la selva a muestras de semillas de las cuatro especies, por tiempos crecientes, a la luz blanca. El experimento duró 13 días más un período de 15 días de espera a la oscuridad. El tiempo de exposición a la luz blanca se da en minutos, en escala logarítmica.

ESPECIE	LUZ BLANCA	DENTRO DE LA SELVA	OSCURIDAD
<u>P. aequale</u>	90 \pm 8	50 \pm 11	0
<u>P. auritum</u>	94 \pm 0	0	0
<u>P. aff hispidum</u>	98 \pm 4	95 \pm 1	4 \pm 1
<u>P. umbellatum</u>	87 \pm 4	0	0

Tabla 5. Respuesta de las semillas de las 4 especies de piper expuestas a diferentes condiciones de luz. El experimento duró 13 días más un período de 15 días a la oscuridad.

sus requerimientos de tiempo de luz diaria (Fig. 4A) para obtener el 50% de germinación a 2 h después de tan sólo 18 meses de estar almacenadas en seco, mientras que en semillas recién colectadas se alcanza con sólo 1 minuto de exposición a la luz. La respuesta a LB y a R (Fig. 9A) inicialmente es significativamente menor con R ($p=.0005$) mientras que después de los 12 meses no lo es ($p=.3$ y $.2$ para LB y R respectivamente). La respuesta al RL y a la oscuridad siempre es negativa.

P. aequale (Fig. 4B y 9B) pierde su capacidad germinativa en un 72%, a los 21 meses de almacenamiento en seco. En su respuesta al fotoperiodo (Fig. 4B) a los 18 meses de almacenamiento en seco, el tiempo mínimo de exposición a la luz necesario para que la germinación se manifieste se incrementa a 4 h de exposición diaria, mientras que en semillas recién colectadas la germinación se manifiesta aun con un minuto de exposición a la luz. Con respecto a la germinación obtenida con 24 horas, hay una reducción ($p=.0005$) en relación a la germinación obtenida con 12 horas de exposición. En estas semillas (Fig. 9B) cuando están recién colectadas la germinación con LB es significativamente mayor ($p=.0005$) que con R, pero a partir de un año de almacenamiento en seco la respuesta al R es mayor que a LB ($p=.1$). La diferencia se incrementa entre los dos tratamientos a los 18 y 21 meses ($p=.0005$). En cuanto a su respuesta a RL ésta se manifiesta a partir de los 18 meses sin presentar diferencias significativas con la respuesta a R ($p=.3$), a los 21 meses la respuesta entre LB y RL no es significativamente diferente con LB y si lo es con R ($p=.005$) (al parecer esta respuesta se debe más a fluctuaciones de temperatura en la cámara de germinación que a la luz).

En P. auritum (Fig. 5A, 10A) después de 21 meses de almacenamiento la germinación se reduce en un 30.64% y su requerimiento de luz (Fig. 5A) para alcanzar el 50% de la germinación es de 4 h, mientras que en semillas recién colectadas es de 5 minutos. La respuesta a LB y R (Fig. 10A) sólo es significativamente mayor ($p=.005$) en la muestra de un año de edad, aunque esta diferencia se manifiesta en todas las muestras, no es significativa ($p=.2$ y $.05$). La respuesta a RL y a la oscuridad siempre es negativa.

En P. aff. hispidum (Fig. 5B y 10B) la capacidad germinativa se reduce en un 60% después de 21 meses de almacenamiento. En su respuesta al fotoperiodo (Fig. 5A) hay una amplia variación entre las réplicas; sin embargo, la respuesta al fotoperiodo no se ve tan fuertemente modificada como en las otras especies. La respuesta a LB y a R (Fig. 10B) no es significativamente diferente ($p=.05$). Entre LB y RL no hay diferencia significativa en los primeros 18 meses, pero a los 21 meses sí es significativamente menor ($p=.005$ y $.0005$) que la obtenida en R y LB (al parecer esta respuesta es debida a fluctuaciones de temperatura más que a la luz).

El cálculo de F, para la interacción edad-luz-especie, revela que las variaciones encontradas durante el almacena-

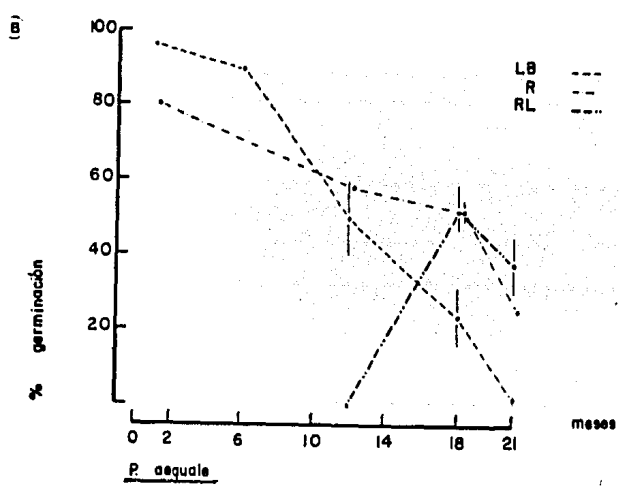
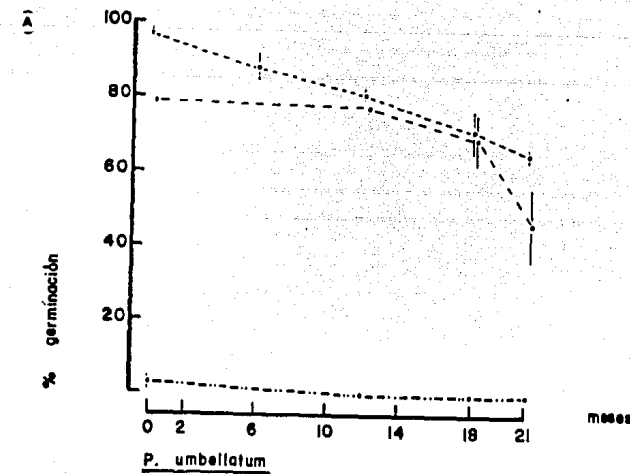


Fig. 9. Efecto del tiempo de almacenamiento en seco sobre la respuesta germinativa de las semillas de P. umbellatum (A) y P. aequale (B), en diferentes condiciones de luz. LB= luz blanca, R= rojo, RL= rojo lejano y oscuridad. El experimento duró un mes. No hubo germinación en la oscuridad.

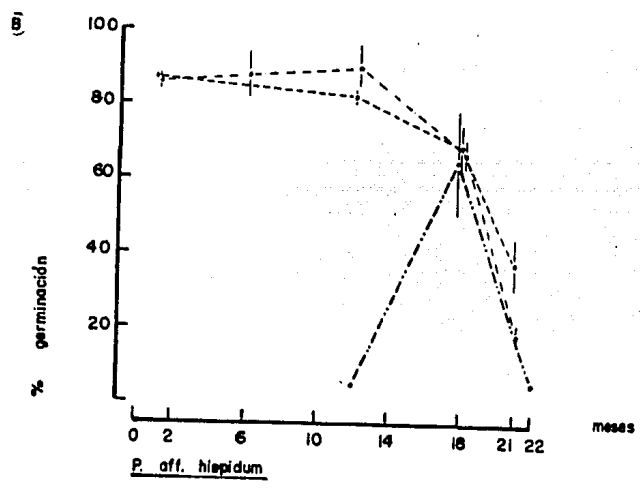
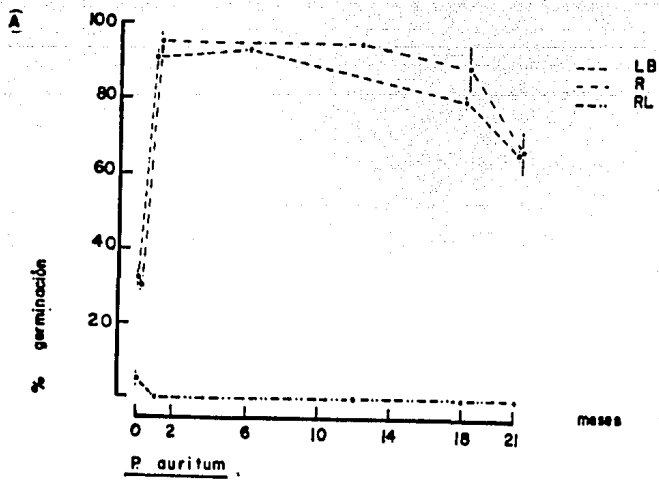


Fig. 10. Efecto del tiempo de almacenamiento en seco sobre la respuesta germinativa de las semillas de *P. auritum* (A) y *P. aff. hispidum* en diferentes condiciones de luz. LB= luz blanca, R= rojo, RL= rojo lejano y oscuridad (osc.). El experimento duró un mes.

	F	
Edad		++
Tratamientos de luz	174.98	++
Especie	3.12	NS
Edad X Tratamiento de luz	6.44	++
Tratamiento de luz X Especie	3.96	++
Edad X Especie	.85	NS

G²=27

G para los factores simples=3

G para los factores combinados =9

Tabla 6. Cálculo de F para la interacción edad-luz-espe-
cie de los resultados obtenidos al germinar so-
bre agar semillas almacenadas en seco por 12,
18 y 21 meses y recién colectadas. Los datos
analizados incluyeron los resultados obtenidos
con luz blanca, roja, roja lejana y oscuridad.
Las especies incluídas fueron p. umbellatum,
p. aequale, p. auritum y p. aff hispidum.

miento en seco no son significativas entre las especies y si lo son en relación a la edad de la semilla y a la luz. Aunque la interacción luz-especie también fue significativa, los valores de F pueden verse en la Tabla 6.

4b.- Semillas imbibidas almacenadas en la oscuridad.

En las cuatro especies se mantuvo un alto porcentaje de germinación. Las variaciones encontradas a lo largo del año en la respuesta a LB y R no tienen correlación con el tiempo en ninguna de las especies (la correlación de la respuesta de P. umbellatum en LB con el tiempo es muy baja para considerarla significativa). La correlación de la respuesta de P. umbellatum (Tab. 7) a LB y R fué de $-.55$ y $-.27$ respectivamente, para P. aequale (Tab. 7) fueron de $-.14$ y $-.21$, para P. auritum (A) (Tab. 8) fueron de $.37$ y $.36$, para P. auritum (B) (Tab. 8) de $.04$ y $.49$, por último para P. aff hispidum (Tab. 9) fueron de $-.07$ y $-.03$.

Las peculiaridades específicas más notables de este experimento son: P. umbellatum (Tab. 7) a los 4 meses de almacenamiento en la oscuridad presenta un alto porcentaje de germinación en RL, éste se incrementa hacia los 300 días donde ya no hay diferencia significativa ($p=.4$) con la respuesta a LB, después disminuye significativamente ($p=.0005$) a los 360 y 390 días. P. aequale (Tab. 8) no presenta germinación en RL aún después de un año de almacenamiento. P. auritum (B) (Tab. 9) presentó germinación en RL de los 330 a los 390 días de almacenamiento exclusivamente. P. aff hispidum (Tab. 10) presenta germinación en RL desde los dos meses de almacenamiento en la oscuridad, su respuesta tiene una correlación positiva con el tiempo ($r=.90$).

En cuanto a la germinación en la oscuridad, ni P. umbellatum ni P. aequale germinan en esta condición. En el caso de P. auritum (A) (Tab. 9) hubo germinación en la oscuridad en un 65% después de que las bajas temperaturas invernales hicieron descender la temperatura del laboratorio. P. auritum (B) (Tab. 9) no tuvo la misma respuesta a la fluctuación, a pesar de que siempre presentó un pequeño porcentaje de germinación en la oscuridad. P. aff hispidum (Tab. 10) si presenta un bajo porcentaje de germinación en la oscuridad pero la respuesta no tiene correlación con el tiempo ($r=.05$); al parecer germina durante los primeros meses de almacenamiento, ya que las plántulas están casi podridas o secas después de los 6 meses.

4c.- Semillas almacenadas enterradas en el piso de la selva.

Aunque las respuestas obtenidas con este tratamiento fueron muy irregulares, podemos distinguir dos tipos de comportamiento: P. umbellatum (Tab. 10) y P. aequale (Tab. 11) continúan germinando aun después de 20 meses de enterramiento, mientras que P. auritum (Tab. 12) pierde casi totalmente su

P. umbellatum

TIEMPO DE ALMACENAMIENTO (DIAS)	LUZ			
	LB	R	RL	OSC.
60	78 \pm 0	72 \pm 6	0	0
90	89 \pm 7	88 \pm 6	0	0
120	97 \pm 4	87 \pm 4	0	0
150	90 \pm 3	86 \pm 3	0	0
180	92 \pm 6	90 \pm 3	0	0
210	92 \pm 3	93 \pm 1	0	0
240	94 \pm 3	95 \pm 1	65 \pm 4	0
270	88 \pm 3	86 \pm 8	66 \pm 6	0
300	87 \pm 1	87 \pm 7	85 \pm 1	0
330	83 \pm 4	82 \pm 3	74 \pm 3	0
360	86 \pm 3	84 \pm 3	54 \pm 6	0
390	86 \pm 6	86 \pm 8	62 \pm 8	0

P. aequale

TIEMPO DE ALMACENAMIENTO (DIAS)	LUZ			
	LB	R	RL	OSC.
60	90 \pm 2	84 \pm 0	0	0
120	93 \pm 7	85 \pm 1	0	0
150	96 \pm 2	96 \pm 0	0	0
180	94 \pm 0	94 \pm 3	0	0
210	97 \pm 1	94 \pm 0	0	0
240	89 \pm 4	87 \pm 1	0	0
270	96 \pm 3	91 \pm 1	1 \pm 1	0
300	93 \pm 1	89 \pm 4	0	0
330	90 \pm 6	92 \pm 8	1 \pm 1	0
360	91 \pm 1	86 \pm 3	0	0
390	92 \pm 0	-	-	0

Tabla 7 . Se muestra la germinación de semillas almacenadas embebidas en la oscuridad al trasladarlas a diferentes condiciones de luz después del almacenamiento. La germinación en la oscuridad fue registrada antes de pasar las semillas a diferentes condiciones de luz.

P. auritum

TIEMPO DE ALMACENAMIENTO (DIAS)	LOTE A				LOTE B				
	LB	LUZ R	RL		TIEMPO DE ALMACENAMIENTO (DIAS)	LB	LUZ R	RL	OSC.
90	91 [±] 4	95 [±] 4	0	0	60	95 [±] 4	97 [±] 1	0	0
120	100 [±] 0	97 [±] 4	0	0	180	96 [±] 0	92 [±] 3	0	03 [±] 3
150	93 [±] 1	94 [±] 3	0	0	210	99 [±] 1	93 [±] 1	0	13 [±] 10
180	91 [±] 1	97 [±] 1	0	0	240	93 [±] 7	91 [±] 5	0	4 [±] 2
210	94 [±] 3	94 [±] 0	0	0	270	93 [±] 1	79 [±] 15	0	8 [±] 6
240	96 [±] 3	92 [±] 3	0	0	300	92 [±] 0	92 [±] 6	0	4 [±] 2
270	94 [±] 3	92 [±] 0	0	0	330	94 [±] 8	80 [±] 6	87 [±] 9	5 [±] 2
300	-	-	-	65 [±] 27	360	85 [±] 4	91 [±] 1	46 [±] 3	12 [±] 6
					390	86 [±] 3	91 [±] 7	41 [±] 1	6 [±] 4
					420	86 [±] 17	94 [±] 6	0	23 [±] 11
					450	92 [±] 0	89 [±] 4	0	12 [±] 14
					480	94 [±] 3	84 [±] 6	0	4 [±] 5

Tabla 8 . Se muestra la germinación de semillas almacenadas embebidas en la oscuridad al trasladarlas a diferentes condiciones de luz después del almacenamiento. La germinación en la oscuridad fue registrada antes de pasar a las semillas a diferentes condiciones de luz. Se presenta la germinación de dos lotes cuyo comportamiento en la oscuridad y en RL fue diferente.

p. aff hispidum

TIEMPO DE ALMACENAMIENTO (DIAS)	LUZ			
	LB	R	RL	OSC.
60	91 [±] 7	91 [±] 1	0	10 [±] 7
90	88 [±] 3	88 [±] 3	28 [±] 11.3	17 [±] 9
120	92 [±] 8	88 [±] 3	29 [±] 4	16 [±] 7
150	87 [±] 1	73 [±] 4	25 [±] 10	17 [±] 8
180	89 [±] 10	80 [±] 3	32 [±] 8	18 [±] 7
210	89 [±] 1	88 [±] 3	61 [±] 1	16 [±] 6
240	90 [±] 0	94 [±] 6	40 [±] 6	14 [±] 10
270	86 [±] 11	91 [±] 1	82 [±] 3	18 [±] 10
300	91 [±] 1	84 [±] 0	67 [±] 13	7 [±] 9
330	92 [±] 3	90 [±] 0	78 [±] 3	19 [±] 11
360	86 [±] 6	83 [±] 1	80 [±] 1	16 [±] 6

Tabla 9 . se muestra la germinación de semillas almacenadas embebidas a la oscuridad, al trasladarlas a diferentes condiciones de luz después del almacenamiento. La germinación en la oscuridad fue registrada antes de pasar las semillas a diferentes condiciones de luz.

capacidad para germinar después de 10 meses, conservando sólo un porcentaje muy pequeño de semillas viables y P. aff. hispidum (Tab. 13) pierde totalmente la capacidad de germinar después de 6 meses.

La tendencia a la disminución de la capacidad germinativa de las 4 especies con el tiempo de enterramiento sólo es clara en P. umbellatum (Fig. 11A) y P. aequale (Fig. 11B), para las otras especies debido a que la viabilidad duró pocos meses esta tendencia se enmascara con la variación de la respuesta a través del tiempo.

A los 6 meses de enterramiento en P. aff. hispidum y a los 8 en las otras especies, hay un incremento en la germinación. Las cuatro muestras corresponden al desenterramiento de finales del mes de septiembre, después de fuertes precipitaciones, debido a lo cual las muestras fueron extraídas del suelo saturadas de humedad. Las muestras de P. auritum y P. aff. hispidum recogidas dos meses después no germinaron. En la muestra de 16 meses se lavaron algunas semillas de P. aequale antes de la siembra y se obtuvo un 52%±3 de germinación, significativamente superior al obtenido con semillas sin lavar (20±8), pero no hubo oportunidad de repetir la experiencia debido a la falta de semillas.

La germinación en el suelo se observó en P. umbellatum, P. auritum y P. hispidum ésta fue revelada por las cubiertas vacías de las semillas, estudiadas con un microscopio de disección. En P. umbellatum las semillas con seis meses de enterramiento presentaron, en el total de semillas aparentemente no germinadas, un 25% de testas vacías, esto no volvió a ocurrir en ninguna otra muestra. En P. auritum hubo germinación en el suelo a los dos meses de enterramiento, del total de semillas aparentemente no germinadas en la muestra, el 98% lo habían hecho previamente en el suelo, posteriormente en las muestras restantes (4, 6, 8, y 10 meses) no se volvieron a encontrar cubiertas vacías, no puede precisarse si por desintegración de las cubiertas o por que no ocurrió la germinación, ya que la metodología empleada dificultó apreciar esto, pero la reducción del total de semillas en las bolsas indica que sí hubo germinación y que las cubiertas fueron destruidas. Esta germinación pudo haber ocurrido desde septiembre. Se desconoce la importancia de la depredación, la pudrición u otras causas. Estas consideraciones son aplicables a todas las especies. En P. aff. hispidum a los dos meses de enterramiento se encontró que el 100% de las semillas aparentemente no germinadas eran sólo cubiertas. En la muestra de 4 y 10 meses ocurrió lo mismo en un 81 y 91% de las semillas respectivamente. Únicamente en las muestras de 6 y 8 meses no se encontraron semillas vanas. Por último P. aequale nunca presentó germinación en el suelo.

Las semillas completas, no germinadas de las muestras fueron almacenadas imbibidas durante un año y no presentaron pudrición, acaso esto indica una pérdida en la capacidad germinativa de las especies, no la pérdida de la viabilidad, o un tipo de latencia secundaria no rota con tratamientos de

P. umbellatum

LUZ	TIEMPO DE EXPOSICION EN MINUTOS	MESES DE ENTERRAMIENTO									
		2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
LB	1440	93 [±] 2	80 [±] 0	56 [±] 11	81 [±] 1	60 [±] 11	36 [±] 8	45 [±] 4	-	27 [±] 8	13 [±] 6
	720	94 [±] 3	78 [±] 3	47 [±]	75 [±] 10	54 [±] 0	54 [±] 8	48 [±] 11	23 [±] 4	-	-
	480	95 [±] 2	75 [±] 4	57 [±] 4	84 [±] 3	53 [±] 1	43 [±] 1	46 [±] 6	21 [±] 1	-	-
	240	91 [±] 2	82 [±] 3	51 [±] 10	85 [±] 1	63 [±] 10	42 [±] 0	44 [±] 6	16 [±] 3	-	-
	120	91 [±] 2	81 [±] 1	57 [±] 15	89 [±] 10	54 [±] 6	41 [±] 1	52 [±] 3	38 [±] 14	-	-
	60	93 [±] 2	85 [±] 1	57 [±] 4	85 [±] 4	53 [±] 1	37 [±] 4	43 [±] 1	35 [±] 10	-	-
	30	88 [±] 2	87 [±] 1	45 [±] 10	88 [±] 3	51 [±] 1	36 [±] 0	46 [±] 16	24 [±] 3	-	-
	15	91 [±] 8	63 [±] 1	48 [±] 6	84 [±] 0	59 [±] 4	17 [±] 1	43 [±] 1	27 [±] 4	-	-
	5	96 [±] 5	81 [±] 1	52 [±] 6	73 [±] 1	21 [±] 4	11 [±] 1	3 [±] 1	17 [±] 1	-	-
	1	85 [±] 6	65 [±] 1	47 [±] 7	38 [±] 3	18 [±] 6	2 [±] 0	1 [±] 1	16 [±] 3	-	-
R	1440	91 [±] 1	76 [±] 8	52 [±] 2	82 [±] 5	51 [±] 4	47 [±] 4	52 [±] 6	32 [±] 0	-	-
RL	1440	-	66 [±] 2	43 [±] 1	68 [±] 5	13 [±] 1	21 [±] 7	58 [±] 3	22 [±] 6	-	-
O	1440	0	-	19 [±] 7	0	6 [±] 3	0	0	17 [±] 1	-	-

Tabla 10. Se muestra el efecto del fotoperíodo y la calidad de la luz en la germinación de semillas enterradas previamente en el suelo de la selva, por diferentes lapsos de tiempo. A partir de los 18 meses sólo se da información sobre la germinación obtenida con 1440 minutos de luz diaria ya que la germinación de las muestras fue muy irregular. Aún después de 20 meses de enterramiento las semillas que no germinan no muestran ningún deterioro por pudrición. Las pruebas de germinación se llevaron a cabo sobre agar.

P. nequale

LUZ	TIEMPO DE EXPOSICION EN MINUTOS	MESES DE ENTERRAMIENTO									
		2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
LB	1440	82 ⁺ ₃	90 ⁺ ₀	65 ⁺ ₄	77 ⁺ ₄	30 ⁺ ₀	49 ⁺ ₁₀	38 ⁺ ₆	-	-	-
	720	86 ⁺ ₀	78 ⁺ ₁₄	80 ⁺ ₈	98 ⁺ ₃	27 ⁺ ₄	45 ⁺ ₁	45 ⁺ ₁	20 ⁺ ₈	13 ⁺ ₁	2 ⁺ ₂
	480	89 ⁺ ₁₀	74 ⁺ ₃	75 ⁺ ₁	78 ⁺ ₆	24 ⁺ ₆	53 ⁺ ₁	42 ⁺ ₀	16 ⁺ ₃	-	-
	240	97 ⁺ ₁	92 ⁺ ₀	69 ⁺ ₄	80 ⁺ ₃	32 ⁺ ₃	41 ⁺ ₇	48 ⁺ ₃	26 ⁺ ₈	-	-
	120	91 ⁺ ₇	89 ⁺ ₃	72 ⁺ ₈	53 ⁺ ₁	29 ⁺ ₄	53 ⁺ ₄	42 ⁺ ₀	15 ⁺ ₁	-	-
	60	64 ⁺ ₃	58 ⁺ ₈	19 ⁺ ₄	47 ⁺ ₁	13 ⁺ ₄	1 ⁺ ₀	0	5 ⁺ ₁	-	-
	30	18 ⁺ ₈	23 ⁺ ₄	26 ⁺ ₆	48 ⁺ ₃	13 ⁺ ₄	0	0	0	-	-
	15	2 ⁺ ₀	4 ⁺ ₃	4 ⁺ ₃	7 ⁺ ₁	2 ⁺ ₁	0	0	0	-	-
	5	4 ⁺ ₀	5 ⁺ ₃	0	5 ⁺ ₁	0	0	0	0	-	-
	1	2 ⁺ ₀	6 ⁺ ₀	0	0	0	0	0	0	-	-
R	1440	83 ⁺ ₄	83 ⁺ ₇	64 ⁺ ₁₄	70 ⁺ ₈	21 ⁺ ₄	20 ⁺ ₃	43 ⁺ ₇	3 ⁺ ₁	-	-
RL	1440	0	0	10 ⁺ ₄	2 ⁺ ₃	13 ⁺ ₁	0	11 ⁺ ₁	2 ⁺ ₁	-	-
O	1440	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-

Tabla 11. Se muestra el efecto del fotoperíodo y la calidad de la luz en la germinación de semillas enterradas previamente en el suelo de la selva por diferentes lapsos de tiempo. A partir de los 18 meses sólo se da información sobre la germinación obtenida con 720 minutos de luz diaria ya que la germinación de la muestra fue muy baja. Aún después de 20 enterramiento las semillas que no germinan no muestran deterioro por pudrición. Las pruebas de germinación se llevaron a cabo sobre agar.

P. auritum

LUZ	TIEMPO DE EXPOSICION EN MINUTOS	MESES DE ENTERRAMIENTO							
		2	4	6	8	10	12	14	16
LB	1440	52 [±] 14	17 [±] 1	11 [±] 4	71 [±] 4	1 [±] 1	4 [±] 3	6 [±] 4	7 [±] 3
	720	40 [±] 0	26 [±] 0	10 [±] 2	73 [±] 1	-	-	-	-
	480	12 [±] 2	15 [±] 5	13 [±] 5	77 [±] 3	-	-	-	-
	240	19 [±] 3	14 [±] 4	12 [±] 2	73 [±] 7	-	-	-	-
	120	41 [±] 3	18 [±] 6	8 [±] 2	76 [±] 4	-	-	-	-
	60	14 [±] 0	15 [±] 1	11 [±] 1	75 [±] 1	-	-	-	-
	30	19 [±] 1	17 [±] 1	11 [±] 3	78 [±] 0	-	-	-	-
	15	19 [±] 3	15 [±] 3	10 [±] 2	78 [±] 0	-	-	-	-
	5	6 [±] 2	12 [±] 2	9 [±] 1	74 [±] 4	-	-	-	-
	1	10 [±] 2	16 [±] 0	9 [±] 3	78 [±] 4	-	-	-	-
R	1440	12 [±] 2	20 [±] 0	11 [±] 1	80 [±] 10	-	-	-	-
RL	1440	6 [±] 2	24 [±] 0	17 [±] 1	42 [±] 4	-	-	-	-
O	1440	2 [±] 1	16 [±] 4	12 [±] 0	73 [±] 3	-	-	-	-

Tabla 12. Se muestra el efecto del fotoperíodo y la calidad de la luz en la germinación de semillas enterradas previamente en el suelo de la selva, por diferentes lapsos de tiempo. A partir de los 10 meses sólo se da información sobre la germinación obtenida con 1440 minutos de luz diaria ya que la germinación de las muestras fue muy baja. Aún después de 16 meses de enterramiento las semillas que no germinan no muestran ningún deterioro por pudrición. Las pruebas de germinación se llevaron a cabo sobre agar.

P. aff hispidum

LUZ	TIEMPO DE EXPOSICION EN MINUTOS	MESES DE ENTERRAMIENTO									
		2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
LB	1440	84 \pm 3	36 \pm 5	75 \pm 0	1 \pm 2	0	0	0	0	0	0
	720	85 \pm 1	22 \pm 0	64 \pm 0	-	-	-	-	-	-	-
	480	83 \pm 10	53 \pm 18	70 \pm 2	-	-	-	-	-	-	-
	240	88 \pm 3	28 \pm 10	70 \pm 8	-	-	-	-	-	-	-
	120	91 \pm 4	23 \pm 7	81 \pm 1	-	-	-	-	-	-	-
	60	90 \pm 1	38 \pm 2	70 \pm 8	-	-	-	-	-	-	-
	30	87 \pm 1	47 \pm 3	70 \pm 4	-	-	-	-	-	-	-
	15	89 \pm 0	44 \pm 2	75 \pm 5	-	-	-	-	-	-	-
	5	90 \pm 6	24 \pm 4	75 \pm 1	-	-	-	-	-	-	-
	1	88 \pm 3	15 \pm 1	74 \pm 0	-	-	-	-	-	-	-
R	1440	89 \pm 7	22 \pm 2	76 \pm 2	-	-	-	-	-	-	
RL	1440	78 \pm 3	50 \pm 10	58 \pm 2	-	-	-	-	-	-	
O	1440	67 \pm 4	18 \pm 6	73 \pm 5	-	-	-	-	-	-	

Tabla 13. Se muestra el efecto del fotoperíodo y la calidad de la luz en la germinación de semillas enterradas previamente en el suelo de la selva por diferentes lapsos de tiempo. A partir de los 8 meses sólo se da información sobre la germinación obtenida con 1440 minutos de exposición a la luz blanca. Aún después de 20 meses las semillas que no germinan no muestran ningún deterioro por pudrición. Las pruebas de germinación se llevaron a cabo sobre agar.

alternancia de temperatura (25-35 C) o ácido giberélico.

En P. umbellatum (Tab. 10) la respuesta al fotoperiodo es lineal y no tiene correlación con el tiempo a los 2, 4 y 6 meses ($r=.33$, $.12$ y $.29$ respectivamente), al igual que en la muestra recién colectada, mientras que en las muestras restantes son restrictivos de la germinación ($p=.001$) los fotoperiodos de 1 minuto, en las muestras de 8 meses, y los de 1 y 5 minutos en las muestras restantes.

P. aequale (Tab. 11) responde en todas las muestras al fotoperiodo describiendo curvas de tipo sigmoide, a partir de los 12 meses de enterramiento los requerimientos de luz son mayores, presentándose germinación a los 16 meses únicamente a partir de fotoperiodos de 1 hora.

En cuanto a su respuesta al fotoperiodo P. auritum (Tab. 12) y P. aff. hispidum (Tab. 13) después de dos meses de enterramiento tienen un comportamiento lineal no correlacionado significativamente con el tiempo de exposición a la luz. La correlación con el tiempo para P. auritum y P. aff. hispidum a los 2 meses de enterramiento fué de $.37$ y $.36$ respectivamente, a los 4 fué de $.13$ y $.07$, a los 6 meses de $.18$ y $.12$ y a los 8 meses fué de $.4$ para P. auritum.

En cuanto a la calidad de luz se observa que la respuesta a LB y a R presenta para cada periodo de enterramiento un comportamiento semejante entre cada especie a través del tiempo (Figs. 11 y 12). En estos tratamientos se puede apreciar, de manera más clara, la disminución de la capacidad para germinar, en las 4 especies, con el tiempo de enterramiento. Las correlaciones de los tratamientos de luz con el tiempo de enterramiento fueron de $-.83$, $-.81$ y $-.53$ para P. umbellatum en LB, R y RL respectivamente. Para P. aequale la correlación en LB y R fue de $-.79$ y $-.86$ respectivamente. En P. auritum las correlaciones para LB, R, RL y oscuridad; fueron de $-.18$, $-.18$, $-.06$ y $-.30$ respectivamente. Por último para P. aff. hispidum las correlaciones en LB, R, RL y oscuridad fueron de $-.70$, $-.64$, $-.70$ y $-.52$ respectivamente. En P. auritum la correlación no es significativa para ningún tratamiento de luz; sin embargo, podemos decir que si hay una marcada disminución en su capacidad germinativa con el tiempo de enterramiento, que es enmascarada por su comportamiento irregular a través de éste.

P. umbellatum (Fig. 11A, Tab. 10) empieza a germinar en RL a partir de los 4 meses de enterramiento y su respuesta sigue un patrón semejante a la respuesta en LB y R, pero la respuesta a RL tiene una correlación poco significativa con el tiempo de enterramiento, a diferencia de las otras dos respuestas, en que es alta. En esta especie hubo germinación en la oscuridad a los 6, 10 y 16 meses de enterramiento, el hecho de que se encontraran semillas germinadas en el suelo a los 4 meses indica que también hubo germinación en la oscuridad. Probablemente esta respuesta irregular a la oscuridad fue causada por una germinación previa, en el suelo, de aquellas semillas capaces de germinar en ausencia de luz. La respuesta de P. aequale (Fig. 11B,) en RL no tiene una relación

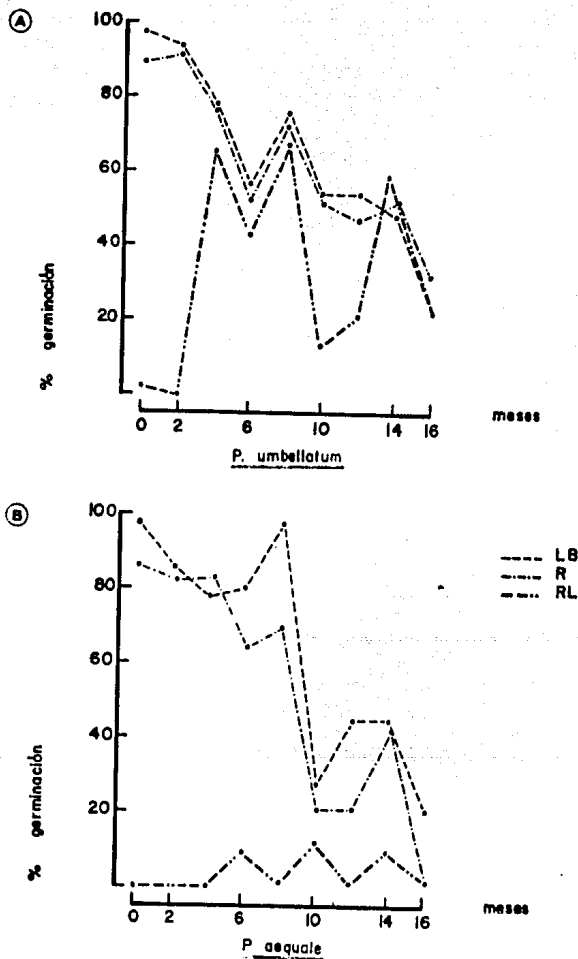


Fig. 11. Efecto de diferentes condiciones de luz en la respuesta germinativa de semillas que han permanecido en el suelo diferentes lapsos de tiempo. Las semillas extraídas del suelo fueron sembradas sobre agar y expuestas a luz blanca (LB), rojo (R), rojo lejano (RL) y oscuridad en las dos especies *P. umbellatum* (A) y *P. aequale* (B) no hubo germinación en la oscuridad.

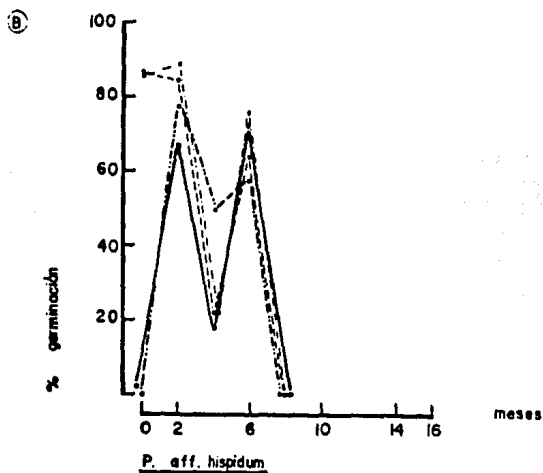
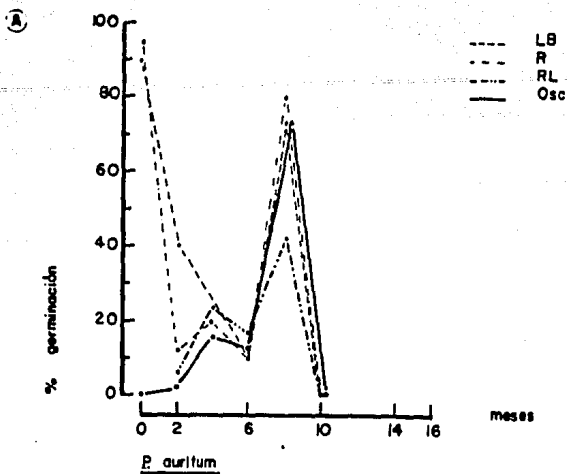


Fig. 12. Efecto de diferentes condiciones de luz en la respuesta germinativa de semillas que han permanecido en el suelo diferentes lapsos de tiempo. Las semillas de *P. auritum* (A) y *P. aff. hispidum* se extrajeron del suelo, fueron sembradas sobre agar y expuestas a luz blanca (LB), rojo (R), rojo lejano (RL) y oscuridad.

con la respuesta obtenida en LB y R, y no germinó en la oscuridad en ninguna de las muestra. P. auritum (Fig. 12A) y P. aff hispidum (Fig 12B) germinan en RL y en la oscuridad a partir de los dos meses, su respuesta sigue el mismo comportamiento que en LB y en R a través del tiempo, a partir del momento en que se presenta.

La pérdida de la viabilidad de las semillas en el suelo y los cambios en sus respuestas son afectados por factores temporales y espaciales muy complejos y que difieren de especie a especie aun cuando estas sean muy cercanas filogenéticamente. Este experimento solo toca superficialmente este complejo problema.

4d.- Semillas embebidas almacenadas en el piso de la selva.

Los árboles bajo los que se colocaron las cajas de Petri los denominaremos 1, 2, y 3 para que correspondan con los datos de luz presentados en el apéndice.

La respuesta germinativa de las especies difiere entre ellas y de lugar a lugar bajo los árboles en que se colocaron las cajas. P. aequale y P. aff hispidum (Fig. 13A) completan su germinación bajo la luz filtrada por el dosel. Al tomar la primera lectura, a los dos meses de iniciado el experimento, se encontró que P. aff hispidum ya había completado su germinación. Probablemente esto ocurrió desde el primer mes dada la velocidad de respuesta de la especie. En el caso de P. aequale, la germinación se consideró que había llegado al máximo a los 6 meses. En P. aff hispidum no hay diferencia significativa en su germinación entre los tres sitios (1%), mientras que en P. aequale inicialmente, la germinación es significativamente mayor en el árbol 1 ($p=0.001$), que es el lugar donde se presentan rayos de luz de mayor duración (Fig. 16, Apéndice 1). Esta diferencia entre sitios no es significativa al término de la germinación.

En P. umbellatum (Fig 13B) y P. auritum (Fig. 13C) la diferencia en el ambiente lumínico bajo el árbol 1 con los otros dos árboles se manifiesta con una diferencia significativa al 1% de probabilidad de error. La diferencia entre la germinación obtenida bajo los árboles 2 y 3 es significativa entre P. auritum y P. umbellatum al 1% de probabilidad de error, entre los dos sitios la germinación de P. auritum no es significativamente diferente y en P. umbellatum difiere en forma significativa inicialmente al 5% de probabilidad. Al término del experimento no hubo diferencia significativa ni entre estos árboles, ni entre las especies. El incremento en la germinación final en estas especies pudo deberse a la modificación del dosel en los árboles 2 y 3. Este incremento no se presenta en el árbol 1.

P. umbellatum (Fig. 15A) y P. auritum (Fig. 15B) presentan una distribución de frecuencias, del porcentaje de germinación por réplica, que corresponde con la frecuencia de duración de los rayos de luz que atraviesan el dosel, en el

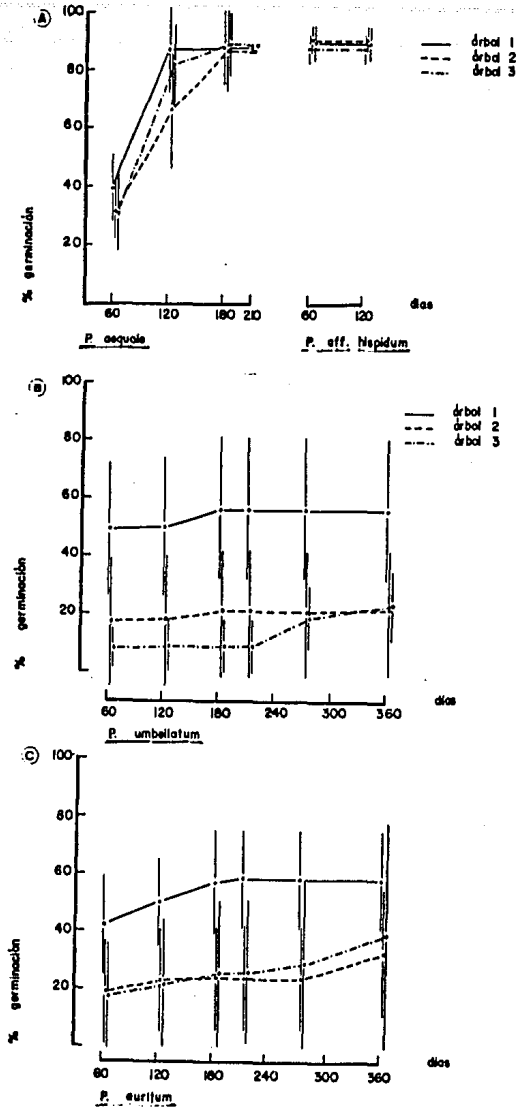


Fig. 13. Efecto de la luz filtrada por el dosel en la germinación de semillas de *P. aequale* y *P. hispidum* (A), *P. umbellatum* (B) y *P. auritum* (C). Las semillas estuvieron sembradas en cajas de Petri con agar bajo 3 árboles de la selva durante un año.

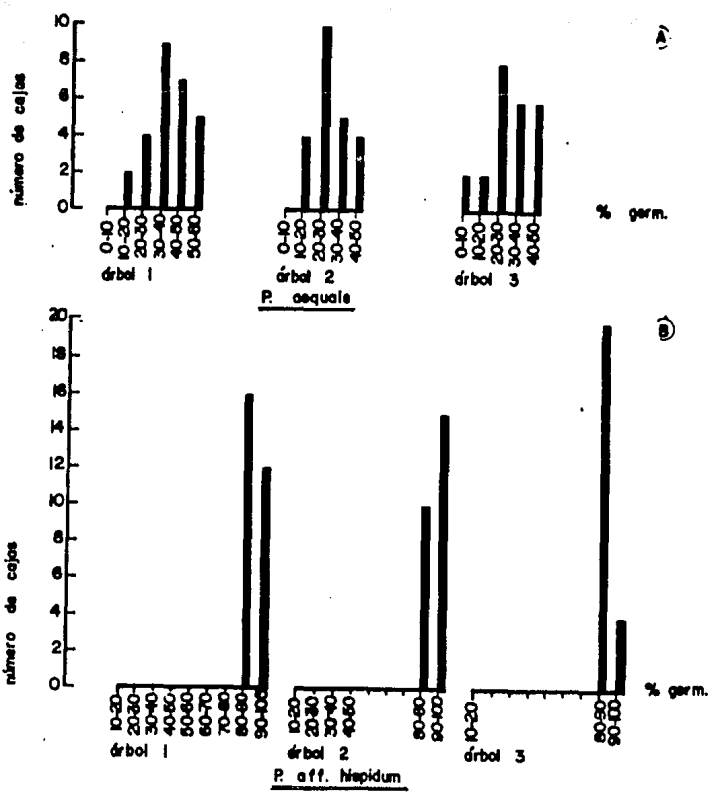


Fig. 14. Distribución de frecuencias del porcentaje de germinación de p. aequale (A) y p. aff hispidum (B), después de permanecer un mes bajo tres árboles de la selva. Las semillas estuvieron sembradas en cajas de petri con agar.

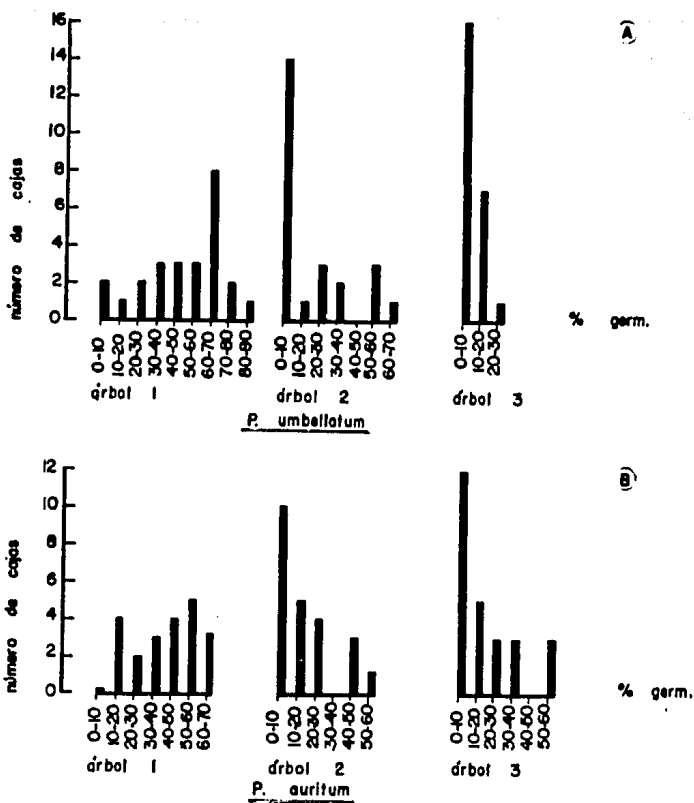


Fig. 15. Distribución de frecuencias del porcentaje de germinación de *P. umbellatum* (A) y *P. aff hispidum* (B), después de permanecer un mes en el piso de la selva. Las semillas estuvieron sembradas en cajas de petri con agar.

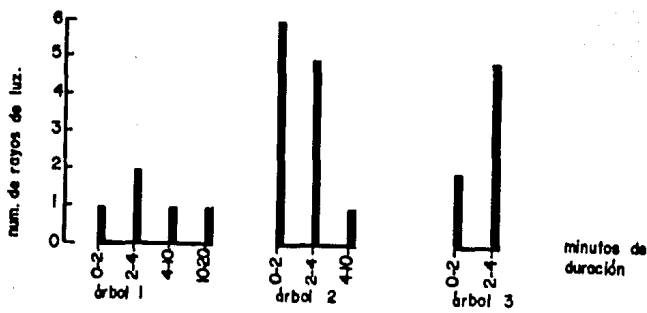


Fig. 16. Distribución de frecuencias del número de rayos de luz de diferente duración que atraviesan en dosel de la selva bajo los tres árboles en que se llevaron a cabo los experimentos de germinación.

área bajo la cual se almacenaron las cajas de Petri (Fig. 16) Esta relación la encontramos también en la germinación media bajo cada árbol, a pesar de la amplia desviación estándar que hay en la germinación en cada sitio. En P. aequale (Fig. 14A) no hay relación entre la distribución de frecuencias, del porcentaje de germinación, y la frecuencia de duración de los rayos de luz (Fig. 16). En P. aff. hispidum (Fig. 14B) solo es clara en el árbol 3.

En cuanto a la calidad de la luz, se debe aclarar que se graficó solo la germinación final alcanzada después de trasladar las cajas a LB, R, RL y oscuridad; sólo en los casos en que hubo un incremento de la germinación base, es decir en la germinación ocurrida en el piso de la selva hasta el momento en que se recogieron las muestras, y expresa el potencial germinativo conservado por la especie después de haber estado almacenada, imbibida, bajo el clima lumínico de cada árbol. No se consideró significativo expresar la magnitud del incremento en la germinación en las nuevas condiciones experimentales, debido a que en las muestras extraídas al azar se presentó una amplia variación entre ellas y esto causa ruido en la interpretación de los datos.

En P. umbellatum (Fig. 17A) y en P. auritum (Fig. 17B) hubo incremento en la germinación al trasladarlas a LB y R, durante todo el tiempo que duró el experimento y no hay diferencia significativa entre las respuestas, aunque la respuesta a LB, tiende a ser mayor en P. auritum. Las variaciones en ambas respuestas, en las dos especies, tienden a ser las mismas a través del tiempo, este paralelismo puede tener relación con el clima lumínico al que estuvieron expuestas las semillas; sin embargo, estas variaciones no tienen significación estadística. También es importante señalar que la amplia desviación estándar encontrada en la respuesta germinativa, en cada condición y tiempo de almacenamiento de P. auritum, puede ser consecuencia de la variación inicial en la muestra al ser recogida del piso de la selva, o quizá este manifestando el microclima lumínico al que estuvo expuesta cada caja, ya que éste no sólo se ve afectado por el dosel si no también por la hojarasca que se acumula sobre las cajas. En estas especies no se incrementó la germinación al trasladarlas a RL, ni en la oscuridad.

En P. aequale (Fig. 17C) hay un incremento en la germinación al ser trasladadas a LB, R y RL; no hay diferencia significativa entre la germinación con LB y R pero si la hay con la obtenida con RL a los 2 meses, esta es significativamente menor ($p = .0005$) con la obtenida en LB, más tarde a los 4 meses la germinación, es prácticamente la misma en las tres condiciones. En la muestra de seis meses ya no hubo incremento en la germinación, lo que indica que esta se había completado.

En ninguna de las especies hubo germinación en la oscuridad, probablemente esta ya se había expresado en el piso de la selva.

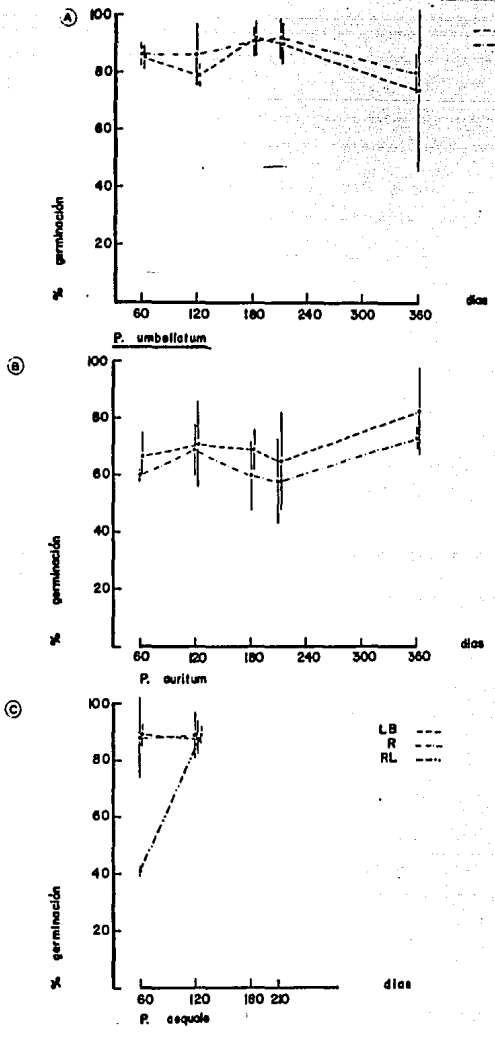


Fig. 17. Respuesta germinativa de las semillas que permanecieron latentes en el piso de la selva (sembradas sobre agar) al trasladarlas a luz blanca (LB), roja (R) y rojo lejano (RL). Después de haber estado diferentes períodos de tiempo bajo el dosel de la selva.

	Arbol	230.36	++	G=2
	Tiempo	64.73	++	5
	Especie	1692.24	++	3
A	Arbol X Tiempo	1.18	NS	10
	Tiempo X Especie	29.53	++	15
	Arbol X Especie	64.97	++	6

G2=30

	Arbol	861.32	++	G=2
	Tiempo	28.68	++	5
	Especie	89.19	++	1
B	Arbol X Tiempo	4.34	NS	10
	Tiempo X Especie	1.877	NS	5
	Arbol X Especie	43.27	++	2

G2=10

Tabla 14. Cálculo de F para la interacción árbol-tiempo-especie de los resultados obtenidos al poner a germinar sobre el piso de la selva (en cajas de petri con agar) a las semillas de p. umbellatum, p. aequale, p. auritum y p. aff hispidum (A), también se calculó F sólo para p. umbellatum y p. auritum (B).

El cálculo de F para la relación árbol-tiempo-especie corrobora los resultados descritos anteriormente, la respuesta dependió básicamente del sitio (árbol) y de la especie mas que del tiempo de permanencia sobre el piso de la selva, los valores de F se presentan en la Tabla 14.

4e) Semillas almacenadas remojadas en agua.

P. aequale (Fig. 18B) pierde gradualmente su capacidad germinativa, observandose un 20% de la germinación a los 5 meses y alrededor de un 2% a partir de los 8 meses.

P. umbellatum (Fig. 18A) presenta una caída en la germinación semejante a la de P. aequale, sólo que esta especie pierde totalmente su capacidad para germinar a los 8 meses, mientras que P. aequale conserva un pequeño porcentaje de semillas viables hasta los 300 días de almacenamiento.

P. auritum (Fig. 19A) conserva la viabilidad por meses sin observar una variación significativa, posteriormente la pierde en forma paulatina hasta los 330 días en que presenta un 0% de germinación.

P. aff. hispidum (Fig. 19B) pierde la viabilidad en un 50% despues de 10 días de estar en remojo y totalmente a los cinco meses.

En ningún caso hubo germinación en la oscuridad.

El efecto de deshidratación y la alternancia de temperaturas no incrementaron la germinación en las muestras. Son notables las grandes diferencias en la respuesta observada para cada especie en este tratamiento. Es de suponer que en condiciones naturales la humedad del suelo anegado tenga un efecto similar al aquí registrado, sobre las semillas presentes en él.

5.- Respuesta a un gradiente de luz natural.

Los resultados de este experimento se presentan en la Tabla 15.

P. umbellatum germina en A, B y C, únicamente, no germina en la selva. La germinación en esta especie difiere entre los sitios A y B y B y C ($p=.005$), la germinación en C presentó una mayor desviación estandard debido probablemente a la heterogeneidad del dosel en ese lugar, lo mismo ocurrió con P. aequale.

P. aequale también germina a lo largo del gradiente, pero la germinación en el sitio abierto difiere significativamente ($P=.0005$) con B, C y D. La germinación fué menor dentro de la selva. ($P=.0005$).

P. auritum sólo germina en los sitios abiertos, su germinación no difiere significativamente ($p=.2$) entre A y B.

P. aff. hispidum presenta un alto porcentaje de germinación en los 4 sitios del gradiente, tan sólo hay una ligera diferencia entre los sitios mas abiertos (A y B) y los que tienen mayor sombra vegetal (C y D) ($p=.05, .01$), esta dife-

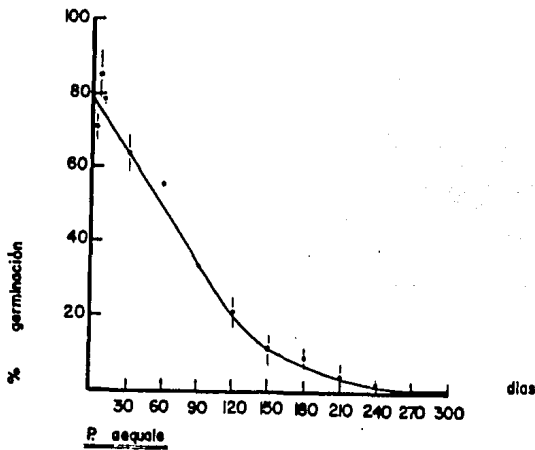
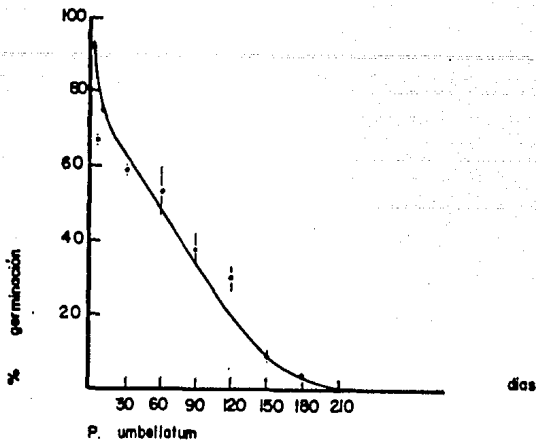


Fig. 18. Efecto de almacenar inmersas en agua a las semillas de P. umbellatum (A) y P. sequalé (B) en la germinación.

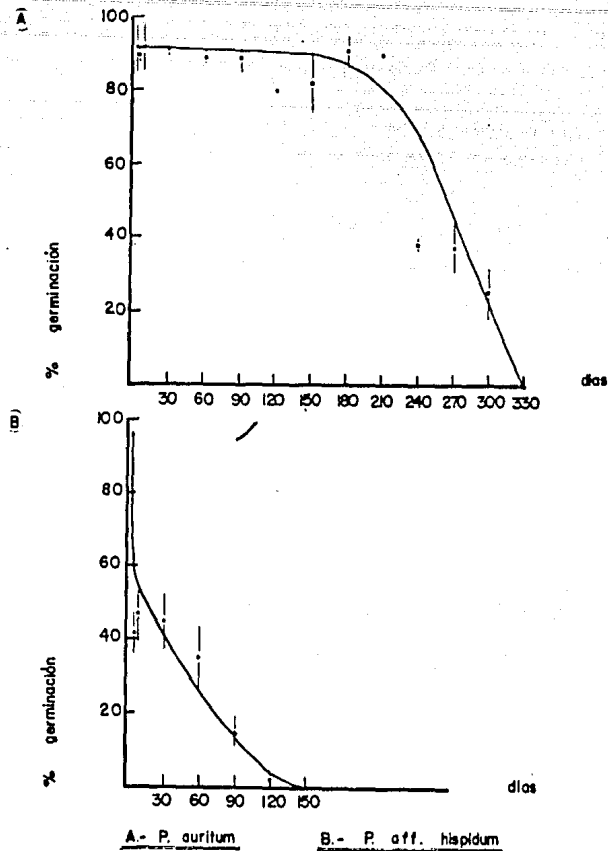


Fig. 19. Efecto de almacenar inmersas en agua a las semillas de P. auritum (A) y P. aff. hispidum (B) en la germinación.

Sitio Abierto	<u>P. aff hispidum</u>	<u>P. auritum</u>	<u>P. umbellatum</u>	<u>P. aequale</u>
A	87-11	80-6	57-4	89-2
B	85-10	76-6	39-4	56-3
C	95-1	0	21-7	30-15
D	96-2	0	0	26-3

Selva

Tabla 15. Se muestra la germinación de las semillas de 4 especies de Piper en un gradiente de luz entre un área abierta y la selva. Las semillas fueron expuestas 13 días después de lo cual se trasladaron a la oscuridad; la germinación se registró 15 días después de estar en la oscuridad.

rencia no se debe a la fluctuación de temperatura ya que la variación en el sitio más abierto (A) fué tan sólo de 25-27 C durante el tiempo que duró el experimento.

6.- Respuesta al ácido giberélico.

Los resultados de este experimento se presentan en la Tabla 16.

Tanto en la luz como en la oscuridad no hubo diferencias significativa entre las muestras con ácido giberélico y sin él. En semillas enterradas tampoco incrementó la germinación.

7.- Respuesta al KNO₃.

Los resultados de este experimento con el lote de semillas de 1984 están en la Tabla 17 y los resultados del lote de 1985 están en la Tabla 18.

En semillas de 18 meses de edad (lote de 1984) indujo la germinación en RL de P. umbellatum y P. auritum a un 42 y 28% respectivamente. En la muestra recién colectada (lote 1985) indujo la germinación de P. auritum en RL en sólo un 5% y no tuvo efecto alguno en P. umbellatum. Estos resultados son aún preliminares, pero indican que ciertas sales de nitrógeno podrían influir en la germinación en el suelo de la selva, bajo altos niveles de RL. En el lote de 1985 de P. umbellatum, en LB, la germinación fue significativamente mayor sin KNO₃ ($p=0.0005$), también en el lote de 1985 en P. auritum el KNO₃ redujo significativamente ($P=0.0005$) la germinación en LB y R. En las otras especies no hubo ningún efecto claramente significativo, por ejemplo la respuesta de P. aff hispidum, sin KNO₃, a R es mayor que con KNO₃, pero la diferencia es poco significativa ($P=0.3$).

8.- Fotorreversiones.

Los resultados de este tratamiento se presentan en la Tabla 19.

Únicamente P. aff hispidum germina en R-RL después de un mes de exposición a los tratamientos en cámaras de germinación la respuesta es sólo un 34.5% de la germinación en R, lo que quiere decir que la fotorreversión es sólo parcial. En R la germinación se completó a los 20 días de exposición mientras que en R-RL la germinación continuó manifestandose aún a los 32 días, desgraciadamente no pudo continuarse el tratamiento por más tiempo. En P. umbellatum, P. aequale y P. auritum bastó interponer un periodo de oscuridad entre R y RL para que no hubiese germinación, sólo en P. aff hispidum este periodo de oscuridad fué suficiente para que se completara la germinación a pesar de recibir RL después del periodo de oscuridad.

	Con A.G.	Sin A.G.
<u>P. umbellatum</u>	92 [±] 6	97 [±] 1
<u>P. aequale</u>	72 [±] 8	64 [±] 3
<u>P. auritum</u>	91 [±] 1	92 [±] 6
<u>P. aff hispidum</u>	90 [±] 8	88 [±] 6

Tabla 16. Porcentaje de germinación de 4 especies de Piper con ácido giberélico y sin ácido giberélico.

p. umbellatum

	KNO ₃		Sin KNO ₃
LB	76 [±] 5	-----	73 [±] 6
R	69 [±] 4	-----	77 [±] 8
RL	42 [±] 15	-----	0
0	0	-----	0

p. aequale

	KNO ₃		Sin KNO ₃
LB	51 [±] 1	-----	41 [±] 9
R	56 [±] 8	-----	52 [±] 3
RL	53 [±] 7	-----	46 [±] 9
0	0	-----	0

p. aff hispidum

	KNO ₃		Sin KNO ₃
LB	59 [±] 10	-----	69 [±] 4
R	58 [±] 3	-----	67 [±] 4
RL	56 [±] 4	-----	58 [±] 8
0	0	-----	0

p. auritum

	KNO ₃		Sin KNO ₃
LB	81 [±] 13	-----	87 [±] 5
R	81 [±] 6	-----	80 [±] 3
RL	28 [±] 12	-----	2 [±] 1
0	0	-----	0

Tabla 17. Efecto del KNO₃ sobre la germinación de 4 especies de piper (Cosecha 1984) en diferentes condiciones de luz.

P. umbellatum

	KNO ₃	-----	sin KNO ₃
LB	60 [±] 6	-----	81 [±] 5
R	71 [±] 9	-----	80 [±] 4
RL	0	-----	0
0	0	-----	0

P. aequale

	KNO ₃	-----	sin KNO ₃
LB	36 [±] 10	-----	40 [±] 12
R	32 [±] 9	-----	42 [±] 2
RL	34 [±] 0	-----	33 [±] 4
0	0	-----	0

P. aff hispidum

	KNO ₃	-----	sin KNO ₃
LB	63 [±] 12	-----	48 [±] 14
R	73 [±] 3	-----	79 [±] 7
RL	32 [±] 2	-----	27 [±] 6
0	0	-----	0

P. auritum

	KNO ₃	-----	sin KNO ₃
LB	62 [±] 7	-----	88 [±] 2
R	56 [±] 3	-----	94 [±] 6
RL	5 [±] 1	-----	0
0	0	-----	0

Tabla 18. Efecto del KNO₃ sobre la germinación de 4 especies de piper (Cosecha 1985) en diferentes condiciones de luz.

	R-0	R-RL-0	R-0-RL-0
<u>p. umbellatum</u>	58-3	0	0
<u>p. aequale</u>	15-10	0	0
<u>p. auritum</u>	60-6	0	0
<u>p. aff hispidum</u>	73-6	25-3	70-4

Tabla 19. Efecto de diferentes tratamientos de luz (aplicados durante un mes) sobre el porcentaje de germinación de 4 especies de piper. R= rojo, RL= rojo lejano O= oscuridad. Las exposiciones a los tratamientos de luz fueron de 3 horas, con excepción del período de oscuridad final.

	<u>P. aff hispidum</u>	<u>P. auritum</u>	<u>P. umbellatum</u>	<u>P. aequale</u>
LB	94 [±] 5	95 [±] 1	57 [±] 1	30 [±] 7
R	85 [±] 8	94 [±] 0	54 [±] 11	45 [±] 14
Azul	12 [±] 0	22 [±] 12	0	0
RL	46 [±] 12	0	0	0
Selva	53 [±] 33	15 [±] 10	0	0
Oscuridad	18 [±] 12	0	0	0

Tabla 20. Respuesta de 4 especies de piper a 13 días de exposición a diferentes condiciones de luz, la germinación se registró después de un período de espera de 15 días en la oscuridad.

9.- Efecto de la luz azul en la germinación.

Los resultados de éste experimento se presentan en la Tabla 20.

Después de 13 días de exposición a la luz azul sólo P. hispidum y P. auritum germinan, pero en la primera especie la germinación queda comprendida dentro de la ocurrida en la oscuridad, por lo tanto puede no ser consecuencia de este tipo de luz. En P. auritum se presentó germinación en la luz azul significativamente menor que en R y LB ($p=0.0005$), y mayor que en las otras condiciones, la respuesta germinativa de P. auritum dentro de la selva puede ser consecuencia de la heterogeneidad del clima lumínico dentro de ésta y quizá la luz azul contribuya a ello.

SINTESIS DE RESULTADOS.

P. auritum .- Es una especie fotoblástica positiva, que no germina en rojo lejano ni en la oscuridad y la luz azul tiene un ligero efecto positivo en la respuesta germinativa. Su germinación se incrementa con el fotoperiodo y para iniciar la respuesta se requieren de fotoperiodos muy breves (5 min). En relación con las otras especies estudiadas tiene una alta velocidad de germinación. El número de fotoperiodos necesarios para que se inicie y termine la germinación es muy largo en relación a la mayor parte de las especies en las que la respuesta a la luz ha sido estudiada.

En la simulación de diferentes aperturas del dosel, tanto en cajas de acrílico como en condiciones naturales su germinación se incrementa con el tiempo de exposición a la luz directa y sólo hay diferencia en la magnitud de la respuesta a las dos condiciones; la respuesta es mayor en condiciones naturales, pero no llega a ser igual que en semillas no expuestas a la luz filtrada. La germinación también se incrementa en un gradiente lumínico entre la selva y un claro, observándose mayor germinación en el claro.

En los diferentes tipos de almacenamiento las respuestas de las semillas difirieron como sigue.

a) En almacenamiento en seco hay pérdida gradual de la viabilidad, el incremento en la longitud del fotoperiodo necesario para que se manifieste y se complete la germinación. Se conserva la respuesta a la calidad de luz.

b) En semillas imbibidas en la oscuridad se conserva la viabilidad de las semillas, lo mismo ocurre con la respuesta a la calidad de la luz y a la oscuridad, aunque pueden haber ligeras diferencias entre cosechas. En estas condiciones, los descensos de temperatura pueden desencadenar la germinación en la oscuridad.

c) En el piso de la selva la germinación se manifiesta de acuerdo con el clima lumínico prevaeciente en diferentes puntos del piso de esta. La germinación va de 0 a menos del 50%. Al volver a ser expuestas estas semillas a la luz solar pueden complementar su germinación en estas condiciones. La viabilidad se conservó alta durante el tiempo que duro el experimento.

d) Las semillas almacenadas en el suelo pierden la viabilidad a los 10 meses, aunque esta pérdida no es gradual, hay variaciones a través del tiempo. Después de que las semillas han estado almacenadas en esta condición las semillas germinan tanto en LB como en R, RL y oscuridad. La germinación es igual en todos los fotoperiodos, lo que indica pérdida del requerimiento de fotoperiodo mínimo.

e) En inmersión en agua las semillas conservan su viabilidad hasta por 7 meses y la pierden a los 10.

El ácido giberélico no tiene efecto alguno en la germinación. El KNO_3 solo incrementa la germinación ligeramente en RL.

El fitocromo revirtió completamente con exposiciones consecutivas a R-RL.

P. umbellatum .- Es una especie fotoblástica positiva que no germina en la oscuridad ni en RL, la luz azul no tiene ningún efecto sobre su germinación. No tiene requerimientos mínimos de fotoperiodo ya que germina por igual con 1 minuto que con 12 horas de exposición a la luz. Tiene una velocidad significativamente menor que P. auritum y el tiempo necesario para iniciar la germinación es semejante al de P. auritum aunque el tiempo para alcanzar el máximo es mayor.

En la simulación de aperturas del dosel con cajas de acrílico no presenta respuesta a ningún tiempo de exposición a la luz directa. En condiciones naturales inicia la germinación con exposiciones de 4 h diarias a la luz directa y la completa con 12 h. Esta respuesta indica que su tiempo de escape es mayor que el de P. auritum . En el gradiente lumínico entre la selva y un claro la germinación fue mayor en este último.

La respuesta a las diferentes condiciones de almacenamiento fue la siguiente:

a) En almacenamiento en seco hubo pérdida gradual de la viabilidad, y su germinación se expresó en relación con el tiempo de exposición, a diferencia de las semillas recién recolectadas que germinan por igual en cualquier fotoperiodo. La respuesta a LB y R se conserva a través del tiempo.

b) Las semillas imbibidas a la oscuridad conservan su viabilidad y su respuesta a LB y R se mantiene constante. Después de 8 meses de almacenamiento en esta condición, germina en RL.

c) Las semillas almacenadas imbibidas en el piso de la selva germinan en relación al clima lumínico prevaleciente sobre ellas, esta germinación en promedio va de 0 a menos de un 50% de germinación. Las semillas al ser trasladadas a otras condiciones de luz germinan en RL pero no en la oscuridad.

d) Durante el enterramiento las semillas pierden casi gradualmente la viabilidad, esta pérdida es mayor que en semillas almacenadas en seco. Además incrementan sus requerimientos de tiempo de fotoperiodo y germinan después de 4 meses por igual en todas las calidades de luz y oscuridad.

e) En las semillas almacenadas en inmersión disminuye con el tiempo la viabilidad, se pierde totalmente en 7 meses.

El KNO3 promueve la germinación en un 42% en RL y el ácido giberélico no tiene efecto alguno.

La respuesta a R-RL fue completamente fotorreversible .

P. aff. hispidum .- Es una especie fotoblástica positiva que en condiciones de laboratorio no presenta germinación ni en RL constante ni en la oscuridad aunque pueden haber variaciones entre cosechas y presentarse germinación en la oscuridad o en RL (lote de 1985). Su germinación se incrementa con el fotoperiodo. En cuanto a velocidad de germinación y número

de exposiciones necesarias para iniciar y terminar la germinación, su respuesta es semejante a la de P. umbellatum.

En la simulación de claros con cajas de acrílico y en condiciones naturales presentó incremento en su germinación con el tiempo de exposición, en una magnitud mayor que P. auritum. En condiciones naturales germinó por igual en todos los tiempos de exposición a la luz blanca y dentro de la selva. Su germinación en el gradiente de luz entre la selva y un área abierta muestra que esta es equivalente en todas las áreas.

La respuesta de la germinación en diferentes tipos de almacenamiento fue la siguiente:

a) Las semillas almacenadas en seco pierden gradualmente su viabilidad, y la duración del fotoperiodo necesario para que la germinación se manifieste se incrementa. La respuesta a las diferentes calidades de luz y a la oscuridad se conserva. A los 18 meses se presentó germinación en RL, al parecer se trata de un error experimental. Sería interesante saber que provocó este incremento tanto en esta especie como en P. aequale.

b) Las semillas imbibidas en la oscuridad conservan su viabilidad. La germinación en RL se incrementa con el tiempo hasta alcanzar el máximo de germinación. En la oscuridad se presenta un pequeño porcentaje de germinación que no se incrementa con el tiempo.

c) Las semillas almacenadas en saturación en el piso de la selva completan su germinación en un tiempo probablemente menor a los dos meses.

d) Las semillas almacenadas en el suelo pierden los requerimientos de luz germinando por igual en todos los fotoperiodos, calidades de luz y oscuridad. Su pérdida de la viabilidad es completa a los 8 meses y su germinación presenta gran variación a lo largo del tiempo de almacenaje en esta condición.

e) Las semillas inmersas en agua reducen bruscamente su viabilidad a un 50%, continúa reduciéndola gradualmente hasta perderla a los 5 meses.

No presenta respuesta alguna ni al ácido giberélico ni al KNO_3 .

Su fotorreversión en R-R1 no es completa ya que se presenta un bajo porcentaje de germinación.

P. aequale .- Es una especie fotoblástica positiva que no germina en RL en condiciones de luz controlada ni a la oscuridad. Es la especie que requiere de fotoperiodos más largos para que se exprese la germinación, tiene el coeficiente de velocidad de germinación más bajo y requiere del doble del tiempo que las otras especies para iniciar y completar su germinación.

Su respuesta a la apertura del dosel simulada con cajas de acrílico y en condiciones naturales presenta una gran diferencia; en las cajas de acrílico no germina mientras que en condiciones naturales con el mismo número de días de exposi-

ción, se presenta más de un 50% de germinación en todas las condiciones, desde selva permanente hasta 12 h de luz directa. La misma respuesta se presenta en el gradiente lumínico establecido entre la selva y un sitio abierto.

Su respuesta a las diferentes condiciones de almacenamiento fue la siguiente:

a) Las semillas almacenadas en seco disminuyen gradualmente su viabilidad e incrementan su requerimiento de tiempo mínimo para que la germinación se exprese. Su respuesta a la luz R se vuelve mayor que a la luz blanca, este fenómeno es reportado frecuentemente en la literatura pero no ha sido vinculado con el tiempo de almacenamiento. Además conservan su respuesta a la calidad de la luz y a la oscuridad. La respuesta en RL a los 18 meses lo consideraremos error experimental, ya que desconocemos que factor la produjo.

b) Las semillas imbibidas a la oscuridad conservan su viabilidad a través del tiempo, al igual que su respuesta a las diferentes calidades de luz y a la oscuridad.

c) En el piso de la selva la germinación se completa en 6 meses. Esta especie si presenta incremento en la germinación al ser trasladada a condiciones artificiales de RL. Durante los primeros 4 meses al trasladar las semillas a LB y R hubo incremento en el porcentaje de germinación, no se pudo continuar el experimento debido a que se completo la germinación en el piso de la selva.

d) Las semillas enterradas en la selva perdieron gradualmente la viabilidad, a los 20 meses en que la germinación fué mínima (2%). No hubo germinación en la oscuridad y la germinación en RL fué mínima comparada con la respuesta de las otras especies.

e) Las semillas almacenadas en inmersión en agua disminuyen gradualmente su viabilidad y la pierden a los 9 meses.

No presenta respuesta ni al ácido giberélico ni al KNO₃. Presentó fotorreversibilidad completa en R-RL aun después de un mes de exposiciones diarias.

DISCUSION.

Fotoblastismo y viabilidad en el suelo.

Por efecto de los agentes de diseminación las semillas caen sobre la superficie del suelo, y de no germinar inmediatamente, pueden quedar enterradas después de haber estado expuestas a las condiciones lumínicas peculiares del lugar al que llegaron. De acuerdo con diversos autores el enterramiento de las semillas es una forma natural de inhibir la germinación fotorregulada (Holm, 1972 y Frankland, 1976). Esta idea que puede parecer obvia, puede servir de punto de partida para definir los comportamientos de las especies estudiadas, pues las evidencias indican que la sobrevivencia en el suelo como una consecuencia del fotoblastismo es de una complejidad mucho mayor que la supuesta hasta el momento.

Para probar lo anterior utilizaremos los resultados obtenidos con las especies de Piper.

De acuerdo con el comportamiento de las especies estudiadas, al ser almacenadas bajo el clima lumínico de la selva, encontramos que P. aff. hispidum y P. aequale germinan completamente bajo este ambiente lumínico, mientras que P. auritum y P. umbellatum germinan en bajos porcentajes (menos del 50%), en relación al clima lumínico imperante.

Después de un breve tiempo, en el caso de P. aff. hispidum, y de un tiempo más prolongado en P. aequale, la llegada a la superficie del piso de la selva conduciría a la germinación de todas las semillas pues la luz filtrada no las inhibe. En P. aequale, el tiempo más largo de respuesta a la luz filtrada, podría conducir a que la semilla fuese cubierta por la hojarasca y quedar bajo el efecto de la luz filtrada por ésta, o en la oscuridad. La probabilidad de que las semillas quedasen prontamente cubiertas es alta ya que la tasa de caída de hojarasca en la selva es muy alta. Alvarez y Guevara (1985) reportan altos valores de caída de hojas durante varios meses del año. En bosques templados se ha visto que la hojarasca es el primer paso hacia el enterramiento de las semillas (Baalen, 1982), entendiéndose por enterramiento el que éstas ya no se encuentren sobre la superficie del suelo, lo cual ocasiona un cambio muy drástico en el microambiente que rodea a la semilla.

Dependiendo de la especie de la que proceda la hojarasca, ésta puede enriquecer o empobrecer el contenido en RL de la luz y por lo tanto incrementarse o reducirse el efecto inhibitorio de la germinación (Bliss y Smith, 1985). Los resultados parecen indicar que en el caso de P. hispidum es poca la probabilidad de que al ser cubiertas las semillas se prolongue la latencia, ya que bastan pocos días de exposición, a la luz directa o filtrada por el dosel, para que germine.

Para continuar la discusión es necesario recordar que el color del fruto tiene un efecto importante en el contenido de fitocromo activo de las semillas que maduran en ellos. Los

frutos verdes, hasta la madurez, producen semillas marcadamente fotoblásticas, este efecto también puede producirse cuando las semillas maduran bajo el follaje de una planta, o bajo el dosel de vegetación densa (Cresswell y Grime, 1981).

Las causas por las que P. aff. hispidum y P. aequale germinan bajo el dosel parece tener una explicación diferente. A la primera especie el clima lumínico de la selva podría permitirle alcanzar el umbral de respuesta necesario, para que ocurra la germinación, probablemente debido a que contienen un alto valor de Pfr/Pt, desde el momento en que la semilla se separa de la planta madre, como puede esperarse de semillas que maduran expuestas a la luz directa, como es el caso de esta especie.

En el caso de P. aequale probablemente la síntesis de fitocromo es lo que le permite germinar bajo el clima lumínico de la selva, ya que P. aequale es una especie cuyas semillas maduran en un clima lumínico rico en RL (el interior de la selva), por lo que se espera que tenga valores bajos de Pfr/Pt. De hecho en el laboratorio P. aequale tiene una respuesta pobre a RL, debido, probablemente, a la constancia del estímulo luminoso; sin embargo, en la selva hay un juego lumínico entre rayos de luz directa, luz filtrada y oscuridad, bajo el cual la germinación sólo se detendría en el momento en que el fitocromo (Pfr) dejara de producirse (Mancinelli, 1969). Este juego luminoso difiere en cada punto del piso de la selva, lo que se refleja en la magnitud y el tiempo que toma la respuesta de P. aequale, bajo este ambiente de luz.

P. umbellatum y P. auritum son especies cuyas semillas deben ser liberadas con valores bajos de Pfr/Pt, dadas las condiciones de maduración de las infrutescencias (bajo su propio follaje). La respuesta germinativa al clima lumínico de la selva, de estas especies, está en relación al número y duración de los rayos de luz que atraviesan el dosel. Los valores de luz encontrados por Chazdon (datos inéditos) para el mes de septiembre de 1985, presentan una clara correspondencia con la respuesta germinativa de P. umbellatum y P. auritum. El clima lumínico bajo los árboles en que se llevó a cabo el experimento, varía de mes a mes y de año a año (Chazdon, comunicación personal). Desgraciadamente carecemos de la caracterización lumínica, del área de trabajo, para los meses de febrero, marzo y abril de 1984, periodo en el que ocurrió la mayor parte de germinación en estas especies. Las variaciones en la distribución de la energía radiante han sido detectadas en diversas comunidades, de zonas templadas (Tasker y Smith, 1977), y se ha sugerido que estos cambios también se reflejan en el fotoequilibrio alcanzado por el fitocromo de las plantas presentes en las comunidades, por lo que podemos suponer que la respuesta germinativa obtenida, con las especies trabajadas, puede variar dependiendo de la época del año en que se someta a las semillas al clima lumínico de la selva.

En P. umbellatum y P. aequale probablemente la germinación se detiene en el momento en que se alcanza el fotoequi-

librio correspondiente al clima lumínico particular de cada punto del suelo, ya que el fitocromo es extremadamente sensible a cambios espectrales en el rango de $\sigma(R/RL)=0$ a $\sigma=1$, por lo que hay una gran variación en el fotoequilibrio establecido dentro de las comunidades naturales (Smith y Holmes, 1977). Posteriormente no hay incremento en la germinación, pues la respuesta inicial a la luz no se modifica, en amplios periodos de tiempo, ni cambiando de lugar las cajas de Petri bajo la copa del mismo árbol. Aunque el clima lumínico, rico en RL, puede inducir por sí mismo estados de latencia más profundos en la semilla, esta respuesta también puede estar relacionada con la amplitud del periodo de nova síntesis de fitocromo, después del cual la relación Pfr/Pt, del fotoequilibrio, sólo se modificaría por una variación importante en el clima lumínico o por la destrucción del fitocromo.

De acuerdo con Sarukhan et al (1985) cuando los individuos de la misma edad encuentran un ambiente irregular, la variación en la conducta individual se incrementa, tal es el caso de la respuesta de P. auritum y P. umbellatum en el piso de la selva. La variación, en la respuesta germinativa de estas especies, es el reflejo de la heterogeneidad en el microclima lumínico del piso de la selva y de la variabilidad en la capacidad de respuesta de las semillas de un cohorte, al clima lumínico. Esta variabilidad en la capacidad de respuesta de las semillas ha sido demostrada por Duke, et al (1977).

En relación a lo anterior, se ha encontrado que en cohortes de Sinapis arvensis, el RL sólo tiene un efecto parcial de reversión sobre el Pfr, ya que una proporción de las semillas es capaz de responder a niveles bajos de Pfr/Pt (.05) (Frankland, 1976). Este tipo de respuestas también se ha encontrado en Eromeliaceas, algunas especies alcanzan el 50% de germinación en RL, aunque requieren de LB para alcanzar el 100% de germinación. La información publicada al respecto se basa principalmente en trabajos de laboratorio, lo cual establece alguna diferencia con los resultados obtenidos, ya que P. auritum y P. umbellatum no germinan en RL en el laboratorio, lo que reafirma el valor del clima lumínico de la selva en la respuesta germinativa y por lo tanto en la expresión de la variabilidad en la capacidad de respuesta de las semillas a la luz (Downs, 1964). Vázquez-Yanes y Smith (1982) reportan germinación hasta de un 30% en valores de σ de .2; sin embargo, el flujo fotónico aplicado a las semillas fue de 40 mol/m²/s, un valor considerablemente más alto que los encontrados al medio día en la selva (0.6 a 17.1 mol/m²/s), de acuerdo con los valores reportados por ellos mismos.

Frankland (1976) encuentra que las semillas capaces de germinar en RL deben parte de su respuesta a la luz azul más que a la relación Pfr/Pt alcanzada con el RL. En P. hispidum y P. auritum hay respuesta a la luz azul: ¿acaso parte de su germinación bajo el dosel de la selva se debe a esta longitud de onda?

Es muy importante señalar que, aún después de estar un

tiempo prolongado bajo RL, las semillas de P. auritum y P. umbellatum conservan una potencialidad alta de germinar, al ser expuestas a la luz directa, esto es muy importante debido a que en estas circunstancias las semillas estarían listas para responder a las alteraciones en el dosel, que dieran como resultado un incremento en los valores de R/RL. Washitani (1985) también encuentra que después de un año bajo el dosel las semillas de Amaranthus patulus aún germinan en un 80% al ser expuestas a la luz directa.

P. umbellatum, en relación con P. auritum, tiene un tiempo de escape mayor (Duke, et al. 1977) lo que determina sus menores porcentajes de germinación en respuesta a los claros simulados con cajas de acrílico y en condiciones naturales. Esta característica delimita aún más las condiciones bajo las cuales puede germinar y posiblemente establecerse.

La probabilidad de que semillas tan pequeñas, como las de las Piperaceas (Vázquez-Yanes, 1976a), queden enterradas en el suelo o bajo la hojarasca, es mayor que la de permanecer en la superficie del suelo por un tiempo más o menos prolongado. De hecho las cajas de Petri fueron cubiertas por la hojarasca en varias ocasiones, y en estas circunstancias la posibilidad de prolongar la latencia en el tiempo cambia.

P. auritum y P. aff. hispidum tienen una fuerte tendencia a perder la viabilidad y a modificar su respuesta a la luz. Esta se modifica más profundamente en P. auritum que en P. hispidum, ya que después de 2 o 4 meses ambas especies son capaces de germinar en LB, R, RL y en la oscuridad, en casi las mismas proporciones, mientras que P. aequale y P. umbellatum no germinan en la oscuridad, aunque ambas especies podrían germinar en las condiciones lumínicas de la selva, al ser removido el suelo, ya que P. umbellatum también germina en RL después del enterramiento.

Un resultado importante de este estudio es que el enterramiento provoca una serie de cambios importantes en la semilla, los cuales, a la larga, reducen la finura de sus respuestas fotoblásticas. Estos cambios se deben probablemente a modificaciones de la transparencia y la permeabilidad de las testas. En Cecropia obtusifolia se modifica la transparencia de la cubierta impidiendo el paso de longitudes de onda largas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, manuscrito en prensa), el cambio en la transparencia de la cubierta también puede ser debido al efecto de la dispersión endozoocora, por lo que sería de interés conocer el efecto de la dispersión en la multiplicación de las posibilidades de una especie de germinar en las condiciones y el tiempo apropiado. Por otra parte un posible cambio en la permeabilidad de las testas también conduciría a la germinación. Noronha, et al (1971) e Ikuma y Thimann (1963b) encontraron que semillas desprovistas de testas se vuelven fotoblásticas indiferentes, probablemente porque la cubierta es una barrera a los gases, la cual es vencida, ya sea por la acción directa del fitocromo en procesos que actúan directamente sobre la estructura de la testa o el endospermo, o por la modificación del potencial de agua del

embrión (Nabors y Lang, 1971; Carpita, et al, 1979a, b). Pero la función del fitocromo no sólo está directamente relacionada con el vencimiento de esta barrera, si no también se incrementa la tasa respiratoria del embrión, bajo el control del fitocromo, al inicio de la germinación (Come, 1968) el RL la reduce considerablemente (Pecket y Alcharchafchi, 1979), así como otras funciones fisiológicas ya descritas en los antecedentes. Por otra parte la relación Pt/Pfr original también se modifica con el tiempo en la oscuridad, lo que da lugar a cambios en los patrones de respuesta (Satter y Galston, 1977).

Otro cambio importante, en el fotoblastismo de las semillas, es el incremento de requerimiento en el fotoperiodo necesario para que ocurra la germinación, en P. umbellatum y P. aequale. Esta pérdida de sensibilidad a la luz se ha reportado como parte del desarrollo de una latencia secundaria, atribuibles a la reversión del fitocromo a Pr, o a cambios en su sitio de acción primaria (Karssen, 1980/1981b). El hecho de que esta pérdida en la sensibilidad a la luz no involucre pérdida del fitocromo (Taylorson y Hendricks, 1973), podría explicarnos la respuesta de P. umbellatum a RL, después del enterramiento, ya que germina en igual magnitud que en LB y R, a pesar de su pérdida de sensibilidad a LB. Acaso valores bajos de R/RL le permitan alcanzar el umbral de respuesta germinativa, debido a incrementos en el Pt, esto es difícil de determinar ya que tanto el umbral de respuesta como el valor de Pfr/Pt de la semilla, en ciertas condiciones, determina si una semilla germina o no. En el laboratorio, P. umbellatum, en semillas imbibidas en la oscuridad, también germinan en RL, después de 7 meses de almacenamiento. Resolver el porqué la respuesta a RL se presenta a diferentes tiempos en semillas enterradas en el suelo, que en el laboratorio, involucra un profundo análisis que nos permita reunir de una manera clara una serie de respuestas del fitocromo que han sido reportadas en forma aislada, pero que de momento no nos permiten concluir al respecto, para ello se requieren de mediciones del fitocromo in vivo e in vitro y conocer los cambios en la transparencia y permeabilidad de las testas. Estos son precisamente las dos vías a profundizar en el estudio de los fenómenos que se han descrito en las semillas estudiadas.

P. aequale es otra especie que también presenta un comportamiento difícil de ser explicado en términos del comportamiento del fitocromo, ya que semillas enterradas, por un lado presentan una pérdida de la sensibilidad a la luz (como en P. umbellatum) y por otro lado presenta una disminución en la germinación cuando se le expone a LB 24h. En relación a esto Mohr (1972) dice que la luz blanca continua puede inhibir la germinación, pero en estos casos el rojo la estimula. Este tipo de respuestas tiene relación con la tasa de síntesis y destrucción del fitocromo. Esta explicación resulta válida para la respuesta a R y LB obtenida con semillas de P. aequale almacenadas en seco, donde después de un año de almacenamiento es significativamente mayor la respuesta en R que

en LB, pero en semillas enterradas la respuesta a LB siempre es mayor que en R, a pesar del efecto inhibitorio de LB en estas semillas.

El incremento del tiempo necesario para que ocurra la germinación en P. aequale y P. umbellatum, que son especies que pueden germinar en RL, determinaría que exposiciones eventuales, de corta duración a la luz, no sean suficientes en el desencadenamiento de la germinación a menos que tenga una duración considerable, y aunque no pudimos valorar el número de días de exposición a la luz necesario para obtener la respuesta germinativa, pudimos apreciar que en ambas especies se conservó el requerimiento de número de días consecutivos de exposición a la luz, para que hubiese germinación.

Es interesante que P. auritum y P. umbellatum, de llegar al suelo de la selva, las especies que sufrirían un periodo de latencia suficientemente prolongado como para permitir el que quedasen cubiertas por la hojarasca tuvieran diferentes oportunidades de conservar su fotoblastismo y de sobrevivir en el suelo. Los experimentos de almacenamiento en el suelo de la selva demuestran que la viabilidad se pierde con relativa rapidez en P. auritum y pierde al poco tiempo su fotoblastismo, mientras que P. umbellatum prolonga por más de un año su fotoblastismo y su viabilidad, siendo que ésta es precisamente la especie menos característica de la selva.

Un punto importante de mencionar es que, a pesar de que las semillas puedan haber perdido la precisión de su fotoblastismo, a causa de permanecer enterradas, éstas pueden continuar latentes debido a factores diferentes que están relacionados con el hecho de estar enterradas. Holm (1972) ha reportado que incluso la germinación de semillas indiferentes a la luz es inhibida durante el enterramiento. Esto puede ser debido a una inhibición respiratoria por CO₂ (Frankland, 1976; Karssen, 1980/81a,b) o bien por la presencia de sustancias volátiles de la hojarasca que impiden la germinación (Holm, 1972; Lynch, 1980). Parte de las semillas germinaron en el suelo, sin embargo parte de las semillas de P. auritum y P. aff. hispidum, que potencialmente podían germinar en la oscuridad, sólo germinaron al ser extraídas del suelo, por lo que podemos concluir que el fotoblastismo origina una latencia que provoca la adquisición de un segundo tipo de latencia.

Al estudiar los resultados obtenidos con enterramientos de semillas efectuados en Los Tuxtlas previamente (Vázquez-Yanes y Smith, 1982; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982a y Pérez-Nasser, 1985), con los obtenidos en este estudio, salta a la vista la gran variabilidad en los resultados de mantenimiento de la viabilidad, lo cual puede ser una indicación de que el suelo de la selva es sumamente heterogéneo en el espacio y en el tiempo ocasionando diferencias en las posibilidades de sobrevivencia de las semillas en cada lugar y en cada época de enterramiento. Ya que la humedad, los niveles de CO₂, KNO₃, inhibidores, etc; varían también en el tiempo y el espacio y son factores que afectan a las semi-

llas. Los efectos de los predadores de semillas, sus cambios poblacionales, su capacidad para actuar en diferentes microambientes, y atacar semillas en función de su densidad y ciclos estacionales son totalmente desconocidos, por lo que cualquier conclusión acerca de las posibilidades de sobrevivencia de una semilla en el suelo sólo puede ser válida para un lugar y tiempo determinado.

Los cambios graduales que se dan en las semillas una vez que llegan al suelo pueden ocasionar que al sumarse diferentes generaciones o cohortes se vaya teniendo un polimorfismo en los tipos de respuesta posibles dentro de una misma especie. Las semillas recién llegadas podrían tener un tipo de respuesta a un cambio ambiental y aquellas que llevan más tiempo en el suelo otro completamente distinto, de manera que se amplían las posibilidades de que se produzca la germinación en un amplio rango de condiciones. A pesar de que éste es un campo totalmente inexplorado en el estudio de las semillas, podemos concluir que las semillas recién dispersadas participan de una manera diferente a las enterradas previamente, y en muchas especies quizá estas últimas tuvieran ventajas en el establecimiento que las otras.

Indudablemente el fotoblastismo juega un papel adaptativo relacionado con la colonización de nuevos espacios abiertos en la selva, ya que de no existir este mecanismo de imposición de la latencia, las semillas germinarían más rápidamente al llegar al suelo sin que tuviesen la posibilidad de quedar enterradas o cubiertas por la hojarasca. De esta manera no habría semillas en el suelo que pudiesen responder a un cambio microclimático producido por la apertura de un claro y la colonización tendría que darse sólo por el efecto de dispersión. Lo importante no es que las semillas duren mucho en el suelo si no que el efecto combinado de eficiente dispersión y latencia impuesta, mantenga un banco permanente de semillas latentes, en lugar de los bancos efímeros de la vegetación madura. En el caso particular de las especies estudiadas, suponemos que sólo P. aff. hispidum puede carecer totalmente de la capacidad de conservar la latencia en el suelo, por lo que su abundancia y ubicuidad en el área de estudio puede deberse a la combinación de la fructificación continua y masiva más la presencia de diseminadores eficiente. Su capacidad para germinar en diversas condiciones de luz también determinaría ventajas en la colonización de claros pequeños; sin embargo, es importante conocer la germinación de las especies y de las primeras fases de establecimiento, para entender por que las especies se establecen en un lugar y en otro no. Esto ha sido enfatizado por Fleming (1985), en su estudio de 5 especies simpátricas del género Piper en Costa Rica, las cuales no se establecen en los mismos hábitats, a pesar de que la dispersión las lleva indistintamente, a los mismos sitios.

Existen pocos estudios en especies filogenéticamente cercanas, que nos pudieran ayudar a comprender las diferencias en el lugar de establecimiento de las especies. En Bro-

meliáceas Downs (1964) encuentra que, al igual que en las especies estudiadas aquí, existen diferentes requerimientos de duración del fotoperiodo, y número de ellos para estimular la germinación de las diferentes especies; así mismo, encuentra que la conversión de Pfr a Pr en la oscuridad y el nivel de Pfr necesario para la germinación, no es igual en todas las especies; sin embargo, no asocia las respuestas encontradas con el hábitat de cada una de las especies.

La cantidad de humedad en el suelo también puede tener un efecto importante en los cambios de viabilidad y el fotoblastismo, como se deduce de los resultados obtenidos con semillas sumergidas en agua. En esta condición la viabilidad dura por lo general menos que en el suelo, pero las características del fotoblastismo parecen conservarse más estables, ya que no hay germinación en la oscuridad.

De acuerdo con los resultados obtenidos y con lo planteado por Villers y Edgcumbe (1975), las semillas permanecen viables por más tiempo almacenadas imbibidas en la oscuridad, pero en el suelo las condiciones de humedad no son homogéneas y pueden variar ampliamente a lo largo del año y en diferentes puntos de la selva, lo que también lleva a un deterioro diferencial en cada punto del suelo.

Se han revisado los efectos aislados de diferentes condiciones de almacenamiento sobre la germinación, cada una de ellas nos indica cambios específicos en las respuestas obtenidas, pero ninguna de ellas puede considerarse como un efecto equiparable y permanente, similar a lo que ocurre en el suelo, pues en éste las interacciones y posiblemente los efectos sinérgicos conducen a respuestas totalmente impredecibles a partir de los datos de laboratorio.

Es importante señalar que gran parte de las variaciones en la respuesta germinativa de las especies puede ser debida a las condiciones en que estas fueron producidas, Wulff (1985) ha encontrado que en Hypytis suaveolens hay una relación entre tamaño de la semilla y su respuesta a la luz, pues las semillas más grandes germinan en RL. Las diferencias en las condiciones de producción de las semillas, no sólo se refleja en la respuesta a la luz, si no también en su viabilidad. En el caso de Piper arieianum (Marquis, 1984) se encontró que la producción de semillas y su viabilidad puede ser afectada por la herbivoría a la que ha estado sujeta la planta madre. La disminución en la superficie fotosintética de una especie, por la herbivoría, podría reflejarse en la cantidad de reservas alimenticias de cada semilla y esto, de acuerdo con McArthur (1978), lleva a las semillas enterradas en el suelo a la pérdida de la viabilidad por agotamiento de sus reservas.

En P. aff. hispidum sería interesante profundizar en el conocimiento de la variación germinativa, que depende de las condiciones de producción de las semillas, ya que pueden existir grandes variaciones en la respuesta germinativa, a la luz de semillas provenientes de diferentes localidades (Ludlow, 1976).

Las pruebas llevadas a cabo en el campo y en el laboratorio nos llevan a la conclusión de que es sumamente importante repetir bajo control experimental, los eventos que llevan a la semilla al suelo, para entender el comportamiento de las especies en su medio natural, ya que la germinación depende de la duración del tiempo que la semilla está expuesta en la superficie del suelo, del grado de hidratación de ésta, del tiempo de exposición y muchos otros factores (Frankland, 1976). En este trabajo al igual que en el de Washitani (1985) las semillas enterradas no fueron expuestas previamente al clima lumínico de la selva. Aunque se ha visto que el tratamiento incrementa las posibilidades de incorporación latente al suelo; otra posibilidad tampoco explorada en este estudio es exponer a las semillas al ambiente lumínico de la selva sin hidratarlas, tratamiento que quizá pueda ocurrir naturalmente, de manera que se vean afectadas por el clima lumínico de la selva sin disparar la germinación, antes de quedar enterradas. El Pfr ya presente en las semillas podría revertir, aumentando las posibilidades de que las semillas se mantuvieran latentes ya enterradas. Esto incluso podría suceder en P. aff hispidum.

Small et al (1979b) encuentra que la inducción de la germinación de semillas que han estado expuestas por periodos prolongados a RL, requiere de mayores flujos fotónicos, que semillas que no lo han estado, para obtener el 60% de germinación. Además las exposiciones a RL por tiempo prolongado puede inducir requerimientos de luz incluso en semillas no latentes (Mohr, 1964; Rollin, 1972; Kendrick, 1976).

Los cambios posteriores que las semillas sufren en sus respuestas en el suelo parecen indicar en algunos casos que el fitocromo Pfr es menos sensible a las condiciones de iluminación de la selva y puede responder incluso al RL, quizá debido a que su umbral de respuesta se reduce por una cantidad mayor de fitocromo en formas químicas intermediarias. Interpretar las respuestas obtenidas desde el punto de vista del fitocromo resulta sumamente complejo, ya que encontramos respuestas descritas en la literatura, pero no dentro del mismo contexto de estos experimentos.

Por último es importante mencionar que en las diferentes condiciones de almacenamiento se presentaron respuestas probablemente carentes de un significado ecológico, pero de interés fisiológico. Un ejemplo de esto son las respuestas aisladas de P. aequale, P. aff hispidum y P. auritum; a RL. Sospechamos que la germinación en esta condición está relacionada con descensos en la temperatura dentro de las cámaras de germinación. En la literatura se ha reportado que temperaturas altas o bajas, aplicadas por breves periodos de tiempo, pueden inducir la germinación, de especies fotoblásticas positivas, en la oscuridad (Roberts y Totterdell, 1981; Taylorson y Hendricks, 1972; Totterdell y Roberts, 1980). Este estímulo puede ser revertido o no con RL (Hand, 1982; Takaki et al, 1981; Takaki y Zaia, 1984); sin embargo, parece no haber reportes sobre la inducción de la germinación por temperatu-

ras altas o bajas en RL.

Fotoblastismo y distribución de las especies.

La distribución y abundancia de las especies en una comunidad natural obviamente no sólo depende de las peculiaridades de la germinación de sus semillas, si no también de multitud de otras características de la historia de vida de las plantas; a pesar de ello, se intentará aquí establecer una correlación preliminar entre germinación y las características conocidas de las especies estudiadas.

Todo parece indicar que las especies estudiadas dependen de claros grandes o pequeños del dosel para establecerse y en función de esta característica ecológica, así como de otros factores que determinan el escape espacial y temporal de los propágulos, es posible predecir un cierto valor de sobrevivencia de acuerdo con las características peculiares del fotoblastismo en cada especie.

Si retomamos la idea inicialmente planteada de que el fotoblastismo ha sido relacionado con la función de propiciar la germinación de las plantas heliófilas cuando las condiciones de luz son adecuadas para el establecimiento, podríamos de inmediato suponer que en estas especies de claros, este mecanismo propicia la germinación cuando éstos se forman; sin embargo, los resultados obtenidos indican que las cosas no son tan simples como esto.

Es necesario considerar aspectos como hábitat, abundancia, producción de semillas y eficiencia de la dispersión, además de la viabilidad y la latencia, para predecir el valor de sobrevivencia del fotoblastismo en cada especie. Desgraciadamente la información sobre estas otras características de las plantas es tan limitada, que sólo es posible hablar de generalidades aparentes, más que de datos cuantitativos precisos, de manera que se requieren estudios demográficos para complementar los datos ecofisiológicos; sin embargo, se intentará hacer algunas consideraciones al respecto.

P. umbellatum parece requerir de claros muy grandes para establecerse, es una planta que produce gran cantidad de semillas de manera casi continua, aunque de corta duración, ya que la planta pronto es desplazada, debido a su porte herbáceo, por otras plantas. Sus infrutescencias son jugosas y dulces, por lo que posiblemente tenga muchos visitantes y una eficiente dispersión. También su larga viabilidad en el suelo y su fotoblastismo de características persistentes a través del tiempo parecen indicar que esta planta requiere de la conjunción de gran producción de semillas, eficiente dispersión, viabilidad relativamente prolongada y un fino mecanismo de detección ambiental, para asegurar la colonización de claros grandes, que son poco frecuentes en condiciones naturales. En este caso particular el fotoblastismo parece ser un componente importante de la sobrevivencia.

P. auritum también parece requerir de claros grandes pa-

ra establecerse, tiene reproducción vegetativa por tallos subterráneos, una producción de semillas excepcionalmente abundante y continua, que se prolonga por mayor tiempo debido al porte arbóreo de esta especie. Sus infrutescencias jugosas y dulces son visitadas por un gran número de dispersores, principalmente aves y murciélagos. Su viabilidad es más corta que en el caso anterior y la precisión del fotoblastismo se pierde más rápidamente. En este caso particular, parte de la ineficiencia de las semillas es suplida por la producción masiva de semillas y la profusa dispersión, pero el fotoblastismo puede jugar un papel importante en la sobrevivencia a corto plazo de las semillas.

P. aff. hispidum se establece en claros grandes y medianos y posiblemente también ocasionalmente en algunos pequeños, persistiendo en el interior de la selva, a pesar de que se desarrolle un dosel denso, por un tiempo más o menos prolongado, aunque no existen datos precisos al respecto. Produce cantidades masivas de semillas en forma continua, que se prolonga debido al porte arbustivo de esta especie. La diseminación parece ser eficiente, ya que los frutos maduros, prontro desaparecen, la viabilidad es corta y el fotoblastismo es ineficiente como mecanismo de detección de áreas abiertas. En este caso particular el fotoblastismo puede ser sólo una característica relictual del género; sin embargo, esta hipótesis debe ser probada con algunos experimentos sugeridos en el inciso anterior.

P. aequale se establece en claros pequeños, persistiendo en la vegetación madura por algún tiempo y reproduciéndose en la sombra. Su fructificación es menos frecuente que en las especies anteriores y gran parte de sus semillas no llegan a madurar, por lo que su producción de semillas es relativamente inferior a la de las otras tres especies. Sus infrutescencias nunca llegan a ablandarse, ni a hacerse dulces, por lo que probablemente sus dispersores son más especializados y menos numerosos, por lo tanto la dispersión de ser poco eficiente. Su viabilidad es relativamente larga en el tiempo y sus mecanismos de latencia son eficientes estando enterradas en el suelo, pero no en la superficie de éste. En este caso las características de la viabilidad y la latencia deben ser de suma importancia para su sobrevivencia.

De estos resultados podemos concluir que el fotoblastismo, en las semillas, no siempre tiene el mismo significado en todas las especies y que es necesario tomar en consideración otros aspectos de la vida de las plantas. Es importante decir aquí que los estudios ecofisiológicos por sí solos no permiten concluir a cerca del valor adaptativo y de sobrevivencia de una característica fisiológica, es indispensable complementarlos con datos de índole demográfica. La unión de ambas disciplinas permitirá en el futuro mayores avances en el estudio de la ecología de las plantas.

BIBLIOGRAFIA

- Ashton, P. S. 1958. Light intensity measurement in rain forest near Santaren, Brazil. *J. of Ecology* 46: 65-70.
- Alexander, H. M. y Wulff, R.D. 1985. Experimental ecological genetics in *Plantago*, X: The effects of maternal temperature on seed and seedling characters in *P. lanceolata*. *J. of Ecology* 73: 271-282.
- Alexandre, D. Y. 1978. Observations sur l'ecologie de *Trema guienensis* en basse cote d' Ivoire, *Oecol. Plant.* 12:24-262.
- Alvarez, J. y Guevara-Sada, S. 1985. Caida de hojarasca en la selva. In: Gomez-Pompa, A. y Del Amo, S. (eds.). Investigaciones sobre la regeneracion de selvas altas en Veracruz, Mexico, Vol II. INIREB. Ed. Alhambra Mexicana S. A. de C.V. pp 171-189.
- Aminuddin, M. y Ng, F.S.P. 1982. Influence of light on germination of *Pinus caribea*, *Gmelina arborea*, *Sapium baccatum* y *Vitex Pinnata*. *Malaysian Forest.* 45: 62-28.
- Aubreville, A. 1947. Les brousses secondaire en Afrique equatoriale, Cote'd Ivoire, Cameroun A.E.F. *Bois et Forest Trop.* 2: 24-49.
- Aubreville, A. y Leroy, J. F. 1970. Contribution a L' etude biologique d'une Araliaceae d' America tropicale: *Didimopanax morototoni*. *Adansonia Ser.* 2. 10: 383-407.
- Axelsson, L; Klockare, B. y Sundquist, Ch. 1979. Oak seedlings grown in different light qualities. *Physiol. Plant.* 45: 387-392.
- Baalen van J. 1982. Germination ecology and seed population dynamics of *Digitalis purpurea*. *Oecologia* 53: 61-67.
- Bartley, M. R. y Frankland, B. 1984. Phytochrome intermediates and action spectra for light perception by dry seeds. *Plant. Physiol.* 74: 601-604.
- Baskin, M. J. y Baskin, C.C. 1971. The possible ecological significance of the light requirement for germination in *Cyperus inflexus*. *Bull. of the Torrey Bot. Club* 98: 25-33.
- Baskin, M.J. y Baskin, C.C. 1976. Effect of photoperiod on germination of *Cyperus inflexus* seeds. *Bot. Gaz.* 137: 169-273.
- Baskin, M.J. y Baskin, C.C. 1981. Seasonal changes in germination responses of buried seeds of *Vervascum thapsus* and *V. blattaria* and ecological implications. *Can. J. of Bot.* 59:

1769-1775.

Baskin, M. J. and Baskin, C.C. 1982. Effects of wetting and drying cycles on the germination of seeds of *Cyperus inflexus*. *Ecology* 63: 248-252.

Baskin, M.J. y Baskin, C.C. 1983. Seasonal changes in the germination responses of buried seeds of *Arabidopsis thaliana* and ecological interpretation. *Bot. Gaz.* 144: 540-543.

Bewley, J. D. 1980. Secondary dormancy (Skotodormancy) in seeds of lettuce (*Lactuca sativa* cv. Grand Rapids) and its release by light gibberellic acid and benziladenine. *Physiol. Plant.* 49: 277-280.

Bjorkman, O. y Ludlow, M.M. 1972. Characterization of the light climate on the floor of a Queensland rainforest. *Carnegie Institution of Washington yearbook* 71: 85-94.

Black, M. 1969. Light controlled germination of seeds. In *Dormancy and survival*, *Symp. Soc. Exp. Biol.* 23: 193-217.

Bliss, D. y Smith, H. 1985. Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. *Plant, Cell and Environment* 8: 475-483.

Brinkman, W. I. F. 1971. Light environment in a tropical rain forest of Central Amazonia. *Acta Amazonica* 1: 37-49.

Borthwick, H.A; Hendricks, S.B; Parker, M.W.T. y Toole, V.K. 1952. A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 38: 662-666.

Borthwick, H. A; Hendricks, S. B; Toole, E. H. y Toole V. K. 1954. Action of light on lettuce seed germination. *Bot Gaz.* 115: 205-225.

Burger, W. 1971a. The problem with Piper. *Amer. J. of Bot.* 58: 462.

Burger, W. 1971b. Piperaceae. *Fieldiana Botany* 35: 5-227.

Burger, W. 1974. Ecological differentiation in some congeneric species of Costa Rican flowering plants. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 61: 297-306.

Carpita, N. C; Nabors, M. W; Cleon, R.W. y Petretic, N.L. 1979a. The growth physics and water relations of red-light-induced germination in lettuce seeds III: Changes in the osmotic and pressure potential in the embryonic axes of red and far red treated seeds. *Planta* 144: 217-244.

Carpita, N.C; Nabors, M. W. Cleon, R.W. y Petretic, N.L.

1979b. The growth physics and water relations of red-light-induced germination in lettuce seeds. IV: Biochemical changes in the embryonic axes of red and far-red treated seeds. *Planta*. 144: 225-233.

Carpita, N. C. y Nabors, M.W. 1981. Growth physics and water relations of red-light-induced germination in lettuce seeds V: Promotion of elongation in the embryonic axes by gibberellins and phytochrome. *Planta* 152: 131-136.

Chazdon, R.L. y Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *J. of Ecology* 72: 553-564.

Cheke, A. S; Nanakorn, W. y Yankoses, Ch. 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in Northern Thailand. *Biotropica* 11: 88-95.

Christensen, C.M. 1978. Moisture and seed decay. In: Koslowski, T.T (ed.). Water deficits and plant growth. Academic Press Inc, London . pp. 199-219.

Come, D. 1968. Problemes de terminologie poses para la germination et ses obstacles. *Bull. Soc. Franc. Physiol. Veg.* 14: 3-9.

Come, D. 1970. Les obstacles a la germination. Masson. et cie editeurs, Paris. 162 p.

Corbineau, F. y Come, D. 1981. Influence de l'acide gibberellique sur la germination des graines d'*Oldelandia corymbosa* L. (Rubiaceae tropicale). *Physiol. Veg.* 19 :353-265.

Cresswell, E. G. y Grime, J. P. 1981. Induction of a light requirement during seed development and its ecological consequences. *Nature* 291: 583-585.

Cumming, B. G. 1963. The dependence of germination photoperiod light quality and temperature in *Chenopodium* spp. *Can. J. of Bot.* 41: 1211-1233.

Downs, R. J. 1964. Photocontrol of germination of seeds of the Bromeliaceae. *Phyton*. 21: 1-6.

Duke, S.O. 1978. Significance of fluence-response data in phytochrome-initiated seed germination. *Photochem. and Photobiol.* 28: 383-388.

Duke, S.O.; Egle, G.H. y Reger, B.J. 1977. Model for variable light sensitivity in imbibed darkdormant seeds. *Plant. Physiol.* 59: 244-249.

Dunlap, J. R. and Morgan, P. W. 1977. Reversal of induced dormancy in lettuce by ethylene, kinetin and gibberellic acid. *Plant. Physiol.* 60: 222-224.

Engelhardt, M. Vicente, M. y Silberschmidt, K. 1962. Acao da luz e do nitrato de potassio sobre a germinacao de sementes de *Amaranthus hybridus* L. *Rev. Brasil. Biol.* 22: 1-7.

Estrada, A; Coates-Estrada, R. y Martinez-Ramos, M. 1985. La estacion de biologia tropical "Los Tuxtlas" un recurso para el estudio y conservacion de las selvas del tropico humedo. In: Gomez-Pompa, A. y Del Amo, S.(eds.). Investigaciones sobre la regeneracion de selvas altas en Veracruz, Mexico, Vol II. INIREB. Ed. alhambra, Mexicana S. A. de C.V. pp 379-393.

Estrada, A; Coates-Estrada, R; Vazquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1984. Comparison of frugivory by howling monkeys (*Alouata palliata*) and bats (*Artibeus jamaicensis*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Am. Jour. of primatology* 7: 3-13.

Evans, G. C. 1939. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria the atmospheric environmental conditions. *J. of Ecology* 27: 436-482.

Evans, G. C. 1956. An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands with particular reference to sunflecks. *J. of Ecology* 44: 391-428.

Evenari, M. 1965. Light and seed dormancy. *Handb. Plant. Physiol.* 15: 804-847.

Fandisi, I.C. and Olifonbora, M.O. 1975. Effects of light and herbicides on seed germination of *Clorophora excelsa* (Wel. Benth). *Nigerian J. Forest.* 5: 9-19.

Federer, C. A. y Tanner, C.B. 1966. Spectral distribution of light in the forest. *Ecology* 47: 555-560.

Feltner, K. C. y Vaseky, J. F. 1968. Light quality and temperature effects on weed seed germination in two Kansas soils. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 71:7-12.

Fenner, M. 1980a. The inhibition of germination of *Bidens pilosa* seeds by leaf-canopy shade in some natural vegetation types. *New Phytol.* 84: 95-101.

Fenner, M. 1980b. The induction of a light requirement in *bidens pilosa* seeds by leaf canopy shade. *New Phytol.* 84:103-106.

Fenner, M. 1983. Relationships between seed weight, ash content and seedlings growth in twenty-four species of compositae.

tae. *New Phytologist*. 95: 697-706.

Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall L.T.D, London. 151p.

Fleming, T. H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat dispersed tropical shrub. *Oecologia* (Berl.) 51:42-46.

Fleming, T.H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology* 66: 688-700.

Francois, Genevieve; Ruiz, E. y Vazquez-Yanes, C. 1975. Diseño y construcción de un espectrofotometro de campo. *Turrialba* 25:128-131.

Frankland, B. 1976. Phytochrome control of seed germination in relation to the light environment. In: Smith, H. (ed.). *Light and plant development*. Butterworths, London. pp 477-491.

Frankland, B. 1981. Germination in shade. In: Smith, H. (ed.). *Plants and the daylight spectrum*. Academic Press, London. pp 187-104.

Gaskin, T. A. 1965. Light quality under saran shade cloth. *Agron. J.* 57: 313-314.

Gomez-Pompa, A. 1966. Estudios botánicos en la región de Misantla, Veracruz. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, Mexico. pp 39, 45, 49, 50-52, 55 y 140-151.

Gomez-Pompa, A; Anaya, A-L; Golley, F; Hartshorn, G; Janzen, D; Kellman, M; Nevling, L; Penalosa, J; Richards, P. Vazquez-Yanes, C; Zinke, . y Guevara, S. 1974. Recovery of tropical ecosystems. In: Farnsworth E.G. y Golley, F.B. (eds.). *Fragile ecosystems*. Springer verlag, New York. pp 113-138.

Gomez-Pompa, A. y Del Amo, S. 1985. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico. Vol II. INIREB. Alhambra, Mexicana S.A. de C.V. 421 p.

Gomez-Pompa, A. y Vazquez-Yanes, C. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones calido-húmedas de Mexico. In: Gomez-Pompa, A. y Del Amo, S. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico*. Vol II. INIREB. Alhambra Mexicana S.A. de C.V. pp 1-25.

Gorski, T. 1975. Germination of seeds in the shadow of plants. *Physiol. Plant.* 34: 342-346.

Grime, J. P. y Jarvis, B.C. 1974. Shade avoidance and shade

tolerance in flowering plants II: Effects of light on the germination of species of contrasted ecology. In: Evans, G. C; Brainbridge, K. y Rackahn, D. (eds.). Light as an ecological factor II. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp 525-538.

Guevara, S. and Gomez-Pompa, A. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. J. of the Arnold Arboretum 53: 312-335.

Gutterman, Y. 1974. The influence of the photoperiodic regime and red far-red light treatments of *Portulaca oleracea* L. plants on the germinability of their seeds. Oecologia (Berlin) 17: 27-38.

Hall, J. B. y Swaine, M.D. 1980. Seeds stocks in Ghanaian forest soils. Biotropica 12: 256-263.

Hand, D.J; Craig, G; Takaki, M. y Kendrick, R. E. Interactions of light and temperature on seed germination of *Rumex obtusifolius* L. Planta 156: 45-460.

Harper, J. L. 1977. The population biology of plants. Academic Press, London. pp 83-110.

Heathcote, L; Bambridge, K. R. y McLaren, J. S. 1979. Specially constructed growth cabinets for simulation of the spectral photon distributions found under natural vegetation canopies. J. of Exp. Bot. 30: 347-353.

Henson, I, E. 1970. The effects of light, potassium nitrate and temperature on the germination of *Chenopodium album* L. Weed Research 10: 27-39.

Holm, R.E. 1972. Volatile metabolites controlling germination in buried weed seeds. Plant. Physiol. 50: 293-297.

Holthuijzen, A.M.A. and Boerboom J. H. A. 1982. The *Cecropia* seedbank in the Surinam lowland rainforest. Biotropica 14: 62-68.

Holmes, M. G. y Smith, H. 1975. The function of phytochrome in the natural environments. Nature 254: 512-514.

Hopkins, M. S. y Graham, A.W. 1983. The species composition soil seed bank beneath lowland tropical rainforest in north Queensland, Australia. Biotropica 15: 90-99.

Howard, R. A. 1973. Notes on the Piperaceae of the Lesser Antilles. J. Arnold Arb. 54: 357-411.

Hsiao, A. I. y Vidaver, W. 1973. Dark reversion of phytochrome in lettuce seeds stored in a water-saturated atmosphere.

Plant. Physiol. 151-459-463.

Ikuma, H. y Thimann, K. V. 1963a. Action of kinetin on photosensitive germination of lettuce seeds as compared with that of gibberellic acid. Plant Cell and Physiol. 4: 113-128.

Ikuma, H. y Thimann, K. V. 1963b. The role of the seed coats in germination of photosensitive lettuce seeds. Plant Cell and Physiol. 4: 169-185.

Ikuma, H. y Thimann, K.V. 1964. Analysis of germination processes of lettuce seed by means of temperature and anaerobiosis. Plant. Physiol. 39: 756-767.

Jackson, J.R. y Willemsen, R.W. 1976. Allelopathy in the first stages of secondary succession on the piedmont of New Jersey. Am. J. of Bot. 63:1015-1023.

Jacques, R. 1968. Action de la lumiere Eleue sur la germination. Bull. Soc. Franc. Physiol. Veget.14: 65-71.

Jordan, C.F. 1969. Derivation of leaf area index from quality of light on the forest floor. Ecology 50: 663-666.

Kahn, H. 1960. An analysis of darkosmotic inhibition of germination of lettuce seeds. Plant. Physiol. 35: 333-339.

Karssen, C.M. 1980/81a. Environmental conditions and endogenous mechanisms involved in secondary dormancy of seeds. Israel J. of Bot. 29: 45-64.

Karssen, C. M. 1980/81b. Patterns of change in dormancy during burial of seeds in soil. Israel J. of Bot. 29: 65-73.

Keay, R.W.J. 1960. Seeds in forest soils. Nigerian Forest. Inf. Bull. 4: 1-4.

Kellman, M. 1978. Microdistribution of viable weed seed in two tropical soils. J. of Biogeography 5: 291-300.

Kendrick, R.E. 1976. Photocontrol of seed germination. Sci. Prog. 63: 347-367.

Kendrick, R.E. y Russel, J. H. 1975. Photomanipulation of phytochrome in lettuce seeds. Plant. Physiol. 56: 332-334.

Kendrick, R. E. and Spruit, C.J.P. 1977. Phototransformations of phytochrome. Photochem. Photobiol. 26: 201-214.

Kendrick, R. E.; Spruit, C.J. P. y Frankland, B. 1969. Phytochrome in seeds of *Amaranthus caudatus*. Planta 88: 293-302.

Kigel, J; Gibly, A. y Negbi, M. 1979. Seed germination in *Amaranthus retroflexus* L. as affected by the photoperiod and age during flower induction of the parent plants. *J. of Exp. Bot.* 30: 997-1002.

Kigel, J. Ofir, M. y Koller, D. 1977. Control of the germination responses of *Amaranthus retroflexus* L. seeds by their parental photothermal environment. *J. of Exp. Bot.* 28: 1125-1136.

King, T. J. 1975. Inhibition of seed germination under leaf canopies in *Arenaria serpyllifolia*, *Veronica arvensis* *Cerastium halostioides*. *New Phytol.* 75: 87-90.

Kivilan, A. y Bandursky, R. S. 1973. The ninety-year period for Dr Beal's seed viability experiment. *Amer. J. of Bot.* 60:140-145.

Koller, D. 1962. Preconditioning of germination in lettuce of time of fruit ripening. *Am. J. of Botany* 49: 841-844.

Lebron, M.L. 1979. An autoecological study of *Palicourea riparia* Bentham as related to rain forest disturbance in Puerto Rico. *Oecologia* 31-46.

Leung, D. W. y Bewley, D. 1981. Red-light and gibberellic-acid-enhanced alfa-galactosidase activity in germinating lettuce seeds, cv. Grand Rapids. *Planta* 152: 436-441.

Lewak, S. y Khan, A.A. 1977. Mode of action of gibberellic acid and light on lettuce seed. *Plant. Physiol.* 60: 575-577.

Liew, T.C. 1973. Occurrence of seeds in virgin forest top soil with particular reference to secondary species. *Malaysian Forest.* 36:185-193.

Lot-Helgueras, A. 1976. La estacion de biologia tropical "Los Tuxtias" pasado presente y futuro. In: Gomez-Pompa, A; Vazquez-Yanes, C; Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.) *Regeneracion de selvas*. Ed. Continental, Mexico. pp 31-69.

Lopez-Quiles, M.M. y Vazquez-Yanes, C. 1976. Estudio sobre la germinacion de semillas en condiciones naturales y controladas. In: Gomez-Pompa, A; Vazquez-Yanes, C; Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.) *Regeneracion de selvas*. Ed. Continental, Mexico. pp 250-262.

Ludlow, B. 1976. Germinacion de semillas de *P. hispidum* bajo diferentes condiciones de iluminacion. In: Gomez-Pompa, A; Vazquez-Yanes, C; Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.) *Regeneracion de selvas*. Ed. Continental, Mexico. pp 263-278.

Lynch, J.M. 1980. Effects of organic acids on the germination of seeds and growth of seedlings. *Plant Cell and Environment* 3: 255-259.

Mancinelli, A.L. 1969. Phytochrome and seed germination. In: Gunkel, J. E. (ed.). *Current topics in plant science*. Academic Press, London. pp 144-151.

Marquis, R. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.

Martinez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los arboles tropicales y regeneracion natural de las selvas altas perennifolias In: Gomez-Pompa, A. y Del Amo, S. (eds.) *Investigaciones sobre la regeneracion de selvas altas en Veracruz, Mexico. Vol II. INIREB. Ed. Alhambra Mexicana, S.A. de C.V. pp 191-239.*

Mayer, A. M. y Poljakoff-Mayber, A. 1963. *The germination of seeds*. Pergamon Press, Oxford. pp 197-198.

McArthur. A. J. 1978. Light effects upon dry lettuce seeds. *Planta*. 144: 1-5.

Medina, E. 1977. *Introduccion a la ecofisiologia vegetal. Coleccion de monografias cientificas, serie biologia # 16. Organizacion de los Estados Americanos. Washington, D. C. 102p.*

Meijden van der, E. y Waals-Kooi. 1979. The population ecology of *Senecio jacobaea* in a sand dune system I: Reproductive strategy and the biennial habit. *J. of Ecology* 67: 131-153.

Miranda, F. y Hernandez, X. 1963. Los tipos de vegetacion de Mexico y su clasificacion. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 28: 27-178.

Mohr, H. 1964. The control of plant growth and development by light. *Biol. Rev.* 39: 87-112.

Mohr, H. 1972. *Photomorphogenesis*. Springer-Verlag, London. pp 185-189.

Monteith, J.L. 1976. Spectral distribution of light in leaves and foliage. In: Smith, H. *Light and plant development*. Butterworths. London. pp 447-461.

Mooney, H. A.; Field, C y Vazquez-Yanes, C. 1984. Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. In: Medina, E; Mooney H. A. y Vazquez-Yanes, C. (eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands . pp. 113-128.

Mooney, H. A; Field, C; Vazquez-Yanes, C. and Chu, C. 1983.

Environmental controls on stomatal conductance in a shrub of the humid tropics. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 80: 1295-1297.

Mujaes, P. S. y Del Amo, S. 1985. Cuantificación de antocianinas en estados juveniles de especies primarias y su relación con los mecanismos de fotocontrol del crecimiento. In: Gomez-Pompa, A. y Del Amo, S. (eds.) Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico Vol II. INIREB. Ed. Alhambra Mexicana S.A. de C. V. pp 93-102.

Nabors, M. W. y Lang, A. 1971. The growth physics and water relations of red-light induced germination in lettuce seeds I. Embryos germinating in osmoticum. Planta 101-125.

Ng, F.S.P. 1980. Germination ecology of Malaysian woody plants. Malaysian Forest. 43: 406-437.

Noronha, A. Vicente, M. y Silberschmidt, K. 1971. Observaciones sobre la germinación de semillas de Cucumis anguria L. Ciencia e Cultura 23:321-322.

Odum, H. T. Drewry, G. y Kline, J.R. 1970. Climate at El Verde, 1963-1966. In: Odum, H. T. y Pigeon, R. F. (eds.). A tropical rainforest. U. S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge. Tennessee. pp. B347-418.

Okagami, N. y Masashi, K. 1977. Dormancy in Dioscorea: gibberelin induced inhibition or promotion in seed germination of D. takoro and D. tenuipes in relation to light quality. Plant. Physiol. 60: 300-362.

Orozco-Segovia, A. y Vazquez-Yanes, C. 1982. Plants and fruit bat interactions in a tropical rain forest area, southeastern Mexico. Biotropica. 19/20: 137-149.

Pardi, D; Morgutti, S. y Cocucci, S. 1980. K⁺ uptake in the early phases of germination of the photoblastic and thermosensitive seeds of Phacelia tenacetifolia. Physiol. Plant. 48: 379-384.

Pearcy, R. W. 1983. The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a hawaiian forest. Oecologia (Berl.) 58: 19-25.

Peckert, R. C. y Alcharchafchi, F. 1978. Dormancy in light sensitive lettuce seeds. J. of Exp. Bot. 29: 167-173.

Peckert, R. C. y Alcharchafchi, F. 1979. The photocontrol of respiration in light sensitive lettuce seeds. J. of Exp. Bot. 30: 839-842.

Perez-Garcia, M. y Vazquez-Yanes, C. 1985. Presencia de micro-

rrizas vesiculo-arbusculares en especies de Piper de Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Biotica 10: 223-228.

Perez-Nasser, N. 1985. Viabilidad en el suelo de las semillas de once especies de la vegetacion de Los Tuxtlas, Ver. Tesis UNAM. 76 p.

Prevost, M.F. 1981. Mise en evidence de graines d' especes pionieres dans le sol de foret primaire en Guyane. Turrialba 31: 121-127.

Popay, A. I. y Roberts, E. H. 1970a. Factors involved in the dormancy and germination of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik and *Senecio Vulgaris* L. J. of Ecol. 58: 103-122.

Popay, A. I. y Roberts, E. H. 1970b. Ecology of *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik an *Senecio vulgaris* L. in relation to germination behaviour. J. of Ecol. 58: 123-139.

Powel, A. A; Leung D. W. M. y Bewley, J.D. 1983. Long Term storage of dormant Grand Rapids lettuce seeds in the imbibes state: Physiological and metabolic changes. Planta 159: 182-188.

Powel, A. A. y Mattheus, S. 1977. Deteriorative changes in Pea seeds (*Pisum sativum* L.) stored in humid or dry conditions J. of Exp. Bot. 28: 225-234.

Roberts, E. H. 1972. Dormancy: a factor affecting seed survival in the soil. In: Roberts, E. H. Viability of seeds. Chapman and Hall L.T.D., London. pp 321-359.

Roberts, E. H. y Totterdell, S. 1981. Seed dormancy in *Rumex* species in response to environmental factors. Plant Cell and Environment 4: 97-106.

Rollin, P. 1972. Phytochrome control of seed germination. In: Mitrakos, K. y Shropshire Jr, W. (eds.). Phytochrome. Academic Press, London. 229 p

Rooden van, J. A; Akkerman, L. M. A. y Van der Veen, R. 1970. A study on photoblastism in seeds of some tropical weeds. Acta Bot. neerl. 19: 257-264.

Salmeron, R. 1984. Germinacion de semillas acumuladas en el suelo de una selva humeda tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. Mexico. Tesis UNAM. 89 p.

Sarukhan, J; Piñero, D. y Martinez-Ramos, M. 1985. Plant demography a community level interpretation. In White, J.(ed.). Studies on plant demography a festschrift for John L. Harper. Academic Press, London. pp 17-31.

Satter, R. L. y Galston, A.W. 1977. The physiological functions of phytochrome. In: Goodwin, T. W. Chemistry and Photochemistry of plant pigments. Academic Press, London. pp 680-734.

Sauer, J. & Struik, G. 1964. A possible ecological relation between soil disturbance, light flash and seed germination. Ecology 45: 884-886.

Schafer, D. E. y Chilcote, D.O. 1970. Factors influencing persistence and depletion in buried seed populations II. The effects of soil temperature and moisture. Crop Sci 10: 342-345.

Schulz, J. P. 1960. Ecological studies on rain forest in Northern Surinam. North Holland Publishing Co, Amsterdam. 267 p.

Silvertown, J. 1980. Leaf canopy induced seed dormancy in a grassland flora. New Phytol. 85: 109-118.

Small, J.G.C; Spruit, C. J.P; Blaawn-Jansen, G. y Blaawn, O.H. 1977a. Action spectra for light-induced germination in dormant lettuce seeds I: Red region. Planta 144: 125-131.

Small, J.G.C; Spruit, C. J. P; Blaawn-Jansen, G. y Blaawn, O.H. 1977b. Action spectra for light induced germination in dormant lettuce seeds II. Blue Region. Planta 144: 133-136.

Smith, H. 1976. The mechanism of action and the function of phytochrome. In: Smith, H. (ed.) Light and plant development. Butterworths, London. pp 493-503.

Smith, H. 1981. Adaptation to shade. In: Johnson, C. B. (ed.) Physiological processes limiting plant productivity. Butterworths, London. pp 159-173.

Smith, H. 1982. Light quality photoperception and plant strategy. Ann. Rev. Plant. Physiol. 33: 481-518.

Smith, H. y Holmes, M. G. 1977. The function of phytochrome in the natural environment III. Measurement and calculation of phytochrome photoequilibria. Photochem. Photobiol. 25: 547-550.

Smith, H. y Kendrick, R. E. 1976. The structure and properties of phytochrome. In: Goodwin, T. W. (ed.). Chemistry and biochemistry of plants pigments. Academic press, London. pp 377-424.

Smith, H. and Morgan, D. C. 1983. The function of phytochrome in nature. In: Lange, O.L; Nobel, P. S; Osmond, C.B. y Zie-

gler, H. (eds.) Physiological plant ecology III. Enciclopedia of plant physiology new series V 12C. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp 491-512.

Song, P. S. y Chae, Q. 1979. The transformation of phytochrome to its physiologically active form. Photochem. and Photobiol. 30: 117-123.

Spruit, C. J.. P. y Mancinelli, A. L. 1969. Phytochrome in cucumber seeds. Planta 88: 303-310.

Stocker, G. C. 1981. Regeneration of a north Queensland rain forest following felling and burning. Biotropica 13: 86-92.

Stoutjeskij, P. 1972. A note on the spectral transmission of light by tropical rain forest. Acta Bot. Neerl. 21: 346-350.

Symington, C. F. 1933. The study of secondary growth of rain forest sites. Malayan Forest. 2: 107-117.

Takaki, M; Kendrick, R. E. y Dietrich, S.M.C. 1981. Interaction of light and temperature on the germination of *Rumex obtusifolius* L. Planta. 152: 209-214.

Takaki, M. y Zaia, V. M. 1984. Effect of light and temperature on the germination of lettuce seeds. Planta 160: 190-192.

Tanno, N. 1984. Reversion from light induced inhibition of seed germination by respiratory inhibitors. Plant. Physiol. 74:186-188.

Tasker, R. y Smith, H. 1977. The function of phytochrome in the natural environment V. Seasonal changes in radiant energy

Taylorson, B. R. 1984. Prevention of action of far-red absorbing phytochrome in *Rumex crispus* L. seeds by ethanol. Plant. Physiol. 74: 223-226.

Taylorson, R. B. y Borthwick, H. A. 1969. Light filtration by foliar canopies significance for light controlled weed seed germination. Weed Sci. 17: 359-361.

Taylorson, R. B. y Hendricks, S. B. 1971. Changes in phytochrome expressed by germination of *Amaranthus retroflexus* L. seeds. Plant. Physiol. 47: 619-622.

Taylorson, R. B. y Hendricks, S. B. 1972a. Rehydration of phytochrome in imbibing seeds of *Amaranthus retroflexus* L. Plant. Physiol. 49: 663-665.

Taylorson, R. B. y Hendricks, S.B. 1972b. Interactions of light and a temperature shift on seed germination. Plant

Physiol. 49: 127-130.

Taylorson, R. B. y Hendricks, S. B. 1979. Overcoming dormancy in seeds with ethanol and other anesthetics. *Planta* 145: 507-510.

Taylorson, R. B. y Hendricks, S.B. 1973. Phytochrome transformation and action in seeds of *Rumex crispus* L. during secondary dormancy. *Plant. Physiol.* 52: 475-479.

Tinoco, D.C. y Vazquez-Yanes, C. 1983. Diferencias en poblaciones de *Piper hispidum* bajo condiciones de luz contrastante en una selva alta perennifolia. *Biotica* 8: 281-293.

Tobin, E. M. y Briggs, W.R. 1969. Phytochrome in embryos of *Pinus palustris*. *Plant. Physiol.* 44: 148-169.

Totterdell, S. y Roberts, E. H. 1979. Effect of low temperature on the loss of innate dormancy and development of induced dormancy in seeds of *Rumex crispus* L. *Plant Cell and Environment* 2: 131-138.

Totterdell, S. y Roberts, E. H. 1980. Characteristics of alternating temperature which stimulate loss of dormancy in seeds of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. *Plant Cell and Environment* 3:3-12.

Trelease, W. 1929. The piperaceae of Costa Rica. *Contr.U.S. Nat. Herb.* 26: 115-226.

Valio, I. F. M. and Joly, C. A. 1979. Light sensitivity of the seeds on the distribution of *Cecropia glaziovii* Sneathlage (Moraceae). *Z. Pflanzenphysiol* Bol. 91: 371-376.

Van der Veen, R. 1970. The importance of the red far-red antagonism in photoblastic seeds. *Acta Bot. Neerl.* 19: 809-812.

Vazquez-Yanes, C. 1976a. Estudios sobre ecofisiología de la germinación en una zona calido-humeda de Mexico. In: Gomez-Pompa, A; Vazquez-Yanes, C; Del Amo, S. y Butanda, A. (eds.). *Regeneración de selvas*. Editorial Continental, Mexico. pp. 279- 387.

Vazquez-Yanes, C. 1976b. Seed dormancy and germination in secondary vegetation tropical plants: The role of light. *Comp. Physiol. Ecol.* 1:30-34.

Vazquez-Yanes, C. 1977. Germination of a pioneer tree (*Trema guineensis* Ficahlo) from equatorial Africa. *Turrialba* 27: 301-302.

Vazquez-Yanes, C. 1980. Light quality and seed germination in *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* from tropical rain fo-

rest in Mexico. *Phyton* 38: 33-35.

Vazquez-Yanes, C, y Orozco-Segovia, A. 1982a. Germination of the seeds of a tropical rainforest shrub, *Piper hispidum* Sw. (Piperaceae) under different light qualities. *Phyton* 42:143-149.

Vazquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1982b. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Helicarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuations of temperature, *Physiol. Plant.* 56. 295-298.

Vazquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: A review. In: Medina, E; Mooney, H. A. y Vazquez-Yanes, C. Physiological Ecology of plants of the wet tropics. Task for vegetation Science 12. Dr. W. Junk Publisher. The Hague Netherlands. pp 37-50.

Vazquez-Yanes, C; Orozco-Segovia, A; Francois, G. y Trejo, L. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 7: 73-76.

Vazquez-Yanes, C. and Smith, H. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees (*Cecropia obtusifolia* y *Piper auritum*) and its ecological significance, *New Phytol.* 92: 477-485.

Vezina, P. E. y Boulter, D. W. K. 1966. The spectral composition of near ultraviolet and visible radiation beneath forest canopies. *Canad. J. Bot.* 44: 1267-1284.

Vicente, M. 1972a. Germinacao de Sementes de *Solanum viarium* Dunal III: Luz. *Rev. Brasil. Biol.* 32: 585-591.

Vicente, M. 1972b. Germinacao de sementes de *Solanum viarium* Dunal. I: tempo de armazenamento. *Rev. Brasil Biol.* 32:351-354.

Vicente, M. 1973. Germinacao de sementes de *Solanum Viarum* Dunal. IV: Nitrato de Potassio. *Rev. Brasil. Biol.* 33: 321-326.

Vicente, C. y Cifuentes, B. 1981. Utilizacion de doseles experimentales en el estudio de la produccion vegetal. In: Vicente, C. (ed.). Productividad vegetal. Universidad Complutense, Madrid. pp 33-66.

Vincent, E. M. y E. H. Roberts, 1977. The interaction of light nitrate and alternating temperature in promotion the germination of dormant seeds of common weed species. *Seed Sci. and Technol.* 5: 659-670.

Vincent, E. M. y Roberts, E. H. 1979. The influence of chilling, light and nitrate on the germination dormant seeds of common weed species. *Seed Sci. and Technol.* 7: 3-14.

Vidaver, W. y Hsiao, A. I. 1972. Persistence of phytochrome mediated germination control in lettuce seeds for 1 year following single monochromatic light flash. *Canadian J. of Bot.* 50:687-689.

Vidaver, W. y Hsiao, A.I. 1974. Actions of gibberellic acid and phytochrome on the germination of Grand Rapids lettuce seed. *Plant. Physiol.* 53: 266-268.

Villers, T. A. 1974. Seed aging: chromosome stability and extended viability of seeds stored fully imbibed. *Plant. Physiol.* 53: 875-878.

Villers, T. A. y Edgcumbe, D. J. 1975. On the cause of seed deterioration in dry storage. *Seed Sci. and Technol.* 3: 761-774.

Washitani, I y Saeki, T. 1984. Leaf canopy inhibition of germination as a mechanism for the disappearance of *Amaranthus patulus* Bertol. in the second year of secondary succession. *Jap. J. Ecol.* 34: 55-61.

Washitani, I. 1985. Field fate of *Amaranthus patulus* seeds subjected to leaf canopy inhibition of germination. *Oecologia (Berlin)* 66: 338-342.

Wesson, G. y Wareing, P. F. 1969a. The induction of light sensivity in weed seeds by burial *J. Exp. Bot.* 20: 214-225.

Wesson, G. y Wareing, P. F. 1969b. The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried seeds. *J. Exp. Bot.* 20: 402-413.

Whitmore, T. C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forest. *Forestry Abstracts* 44: 767-779.

Whitmore, T. C. y Wong, Y. K. 1959. Patterns of sunfleck and shade in tropical rain forest. *Malayan forest.* 22: 50-62.

Williams, E. D. 1983. Effects of temperature fluctuation, red and far-red light and nitrate on seed germination of five grass. *J. appl Ecol.* 20: 923-935.

Woolley, J.T. and Stoller, E. W. 1978. Light penetration and light-induced seed germination in soil. *Plant. Physiol.* 61: 597-600.

Wulff, R. D. 1985. Germination of seeds of different sizes in *Hyptis suaveolens*: The response to irradiance and mixed

red-far red sources. Can. J. of Bot. 63: 885-888.

Wurzbarger, J. y Koller, D. 1976. Differential effects of the parental photothermal environment on development of dormancy in caryopses of *Aegilops kotschyi*. J. of Exp. Bot. 27: 43-48.

Yaniv, Z. y Mancinelli, A. L. 1968. Phytochrome and seed germination IV: Action of light sources with different spectral energy distribution on the germination of tomato seeds. Plant. Physiol. 43: 117-120.

Yoda, K. 1974. Three dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of west Malaysia. Jap. J. of Ecology 24:247-254.

Young, J. E. 1975. effects of the spectral composition of light sources on the growth of a higher plant. In: Evans, G. C; Bainbridge, R. y Rackham, O. (eds.). Light as an ecological factor II. Blackwell Sc Pub. Inc., Oxford. pp 135-160.

Yunker, T.G. 1950. Piperaceae. In: flora of Panama. Ann. Missouri Bot. Gard. 37: 1-120.

Yunker, T.G. 1958. The Piperaceae a family profile. Brittonia 10: 1-7.

ARBOL 1

ANALISIS DE LA PERTURA DEL DOSEL

Total de puntos abiertos: 83
 Porcentaje de cielo abierto: 2.97

Distribución espacial de las aperturas

Angulo	puntos abiertos	Apertura	Quadrante	puntos abiertos	Apertura
0-15	3	3.33	NW	35	1.91
15-30	13	4.81	SW	5	0.73
30-45	19	4.22	SE	23	3.23
45-60	30	4.93	NE	20	2.93
60-75	17	2.61			
	1	0.14			

Análisis de los trayectos solares

Total de minutos de PFD

10 46 34 0 4 19

Número de rayos

2 11 5 0 1 4

Integración de la pfp directa (mol m⁻² d⁻¹)
 Incidente sobre la superficie de la hoja

0.54 3.46 2.80 0.19 0.40 1.32

Incidente sobre la superficie horizontal

0.54 3.46 2.80 0.19 0.40 1.32

HISTOGRAMA DE LA DURACION DE LOS RAYOS SOLARES

Número de rayos

Duración del rayo (min.)

0-2	0	4	1	0	0
2-4	1	5	2	0	1
4-10	1	2	1	0	0
10-20	0	0	1	0	0
20-40	0	0	0	0	0
60	0	0	0	0	0

PPFD Total diario

Promedio

Incidente sobre la superficie de la hoja (mol m⁻² d⁻¹)

0.68 3.65 3.04 0.46 0.68 1.70

Incidente sobre una superficie horizontal (mol m⁻² d⁻¹)

0.68 3.65 3.04 0.46 0.68 1.70

% de PFD total diario debido a los rayos solares

Incidente sobre la hoja

79.08 94.67 92.17 42.00 59.02 73.39

Incidente sobre una superficie horizontal

79.08 94.67 92.17 42.00 59.02 73.39

ARBOL 2

ANALISIS DE LA PERTURA DEL DOSEL

Total de puntos abiertos: 83
 Porcentaje de cielo abierto: 2.97

Distribución espacial de las aperturas

Angulo	Puntos abiertos	Apertura	Quadrante	puntos abiertos	Apertura
0-15	0	0.00	NW	1	0.14
15-30	23	8.52	SW	8	1.17
30-45	23	5.11	SE	22	3.09
45-60	29	4.77	NE	52	7.62
60-75	8	1.23			
75-90	0	0.00			

Análisis de los trayectos solares

Total de minutos de PFD

18 8 46 10 50 26

Número de rayos

2 3 13 4 15 7

Integración de la PFD total directa (mol m⁻² d⁻¹)
 Incidente sobre la superficie de la hoja

0.71 0.61 2.60 0.80 3.64 1.67

Incidente sobre la superficie horizontal

0.71 0.61 2.60 0.80 3.64 1.67

HISTOGRAMA DE LA DURACION DE LOS RAYOS SOLARES

Número de rayos

Duración del rayo (min.)

0-2	1	2	6	3	5
2-4	0	1	6	1	10
4-10	0	0	1	0	0
10-20	1	0	0	0	0
20-40	0	0	0	0	0
40-60	0	0	0	0	0
60	0	0	0	0	0

PPFD Total diario

promedio

Incidente sobre la superficie de la hoja ($\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$)

0.87	0.82	2.86	1.10	3.95	1.92
------	------	------	------	------	------

Incidente sobre una superficie horizontal ($\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$)

0.87	0.82	2.86	1.10	3.95	1.92
------	------	------	------	------	------

% de PFD total diario debido a los rayos solares

Incidente sobre la hoja

81.85	73.73	90.76	72.92	92.15	82.28
-------	-------	-------	-------	-------	-------

Incidente sobre una superficie horizontal

81.85	73.73	90.76	72.92	92.15	82.28
-------	-------	-------	-------	-------	-------

ANALISIS DE LA PERTURA DEL DOSEL

Total de puntos abiertos: 57
 Porcentaje de cielo abierto: 2.04

Distribución espacial de las aperturas

Angulo	puntos abiertos	Apertura	Quadrante	puntos abiertos	Apertura
0-15	4	1.44	NW	28	3.93
15-30	8	2.96	SW	11	1.61
30-45	10	2.22	SE	16	2.24
45-60	21	3.45	NE	2	0.29
70-75	13	1.99			
75-90	1	0.14			

Análisis de los trayectos solares

Total de minutos de PFD

16	0	24	28	66	27
----	---	----	----	----	----

Número de rayos

6	0	7	7	11	6
---	---	---	---	----	---

Integración de la PFD total directa (mol m⁻² d⁻¹)

Incidente sobre la superficie de la hoja

0.88	0.16	1.70	2.53	2.29	1.51
------	------	------	------	------	------

Incidente sobre la superficie horizontal

0.88	0.16	1.70	2.53	2.29	1.51
------	------	------	------	------	------

HISTOGRAMA DE LA DURACION DE LOS RAYOS SOLARES

Número de rayos

Duración del rayo (min.)

0-2	4	0	2	2	4
2-4	2	0	5	4	3
4-10	0	0	0	1	2
10-20	0	0	0	0	2
20-40	0	0	0	0	0
40-60	0	0	0	0	0
60	0	0	0	0	0

PPFD Total diario

promedio

Incidente sobre la superficie de la hoja (mol m⁻² d⁻¹)

0.98	0.29	1.86	2.72	2.48	1.67
------	------	------	------	------	------

Incidente sobre una superficie horizontal (mol m⁻² d⁻¹)

0.98	0.29	1.86	2.72	2.48	1.67
------	------	------	------	------	------

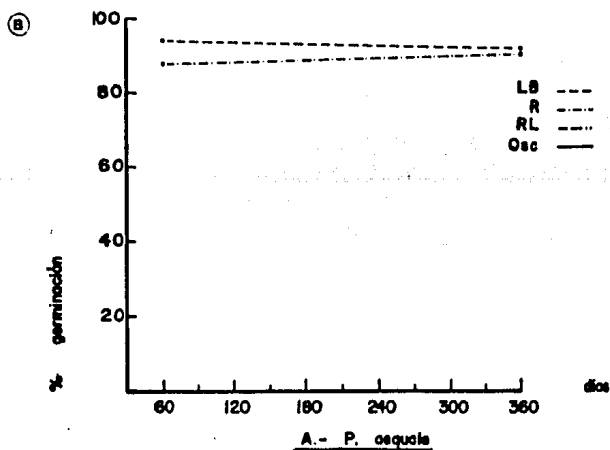
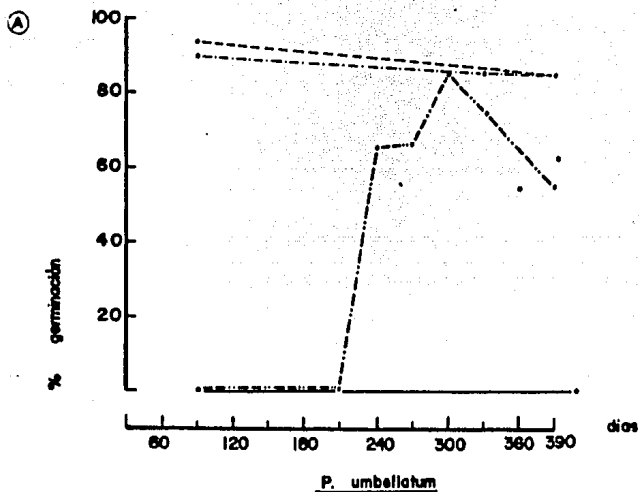
% de PFD total diario debido a los rayos solares

Incidente sobre la hoja

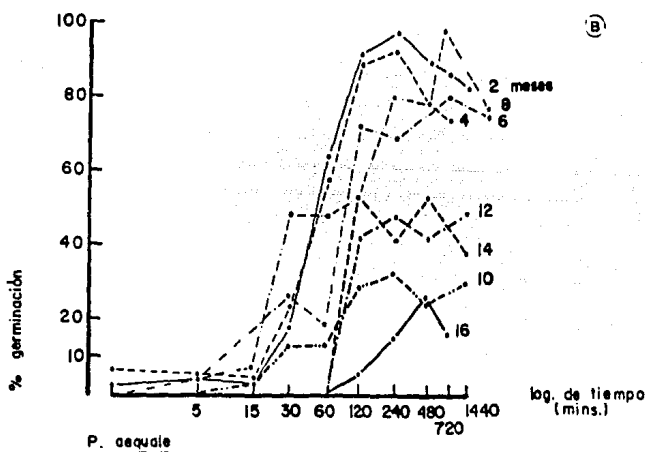
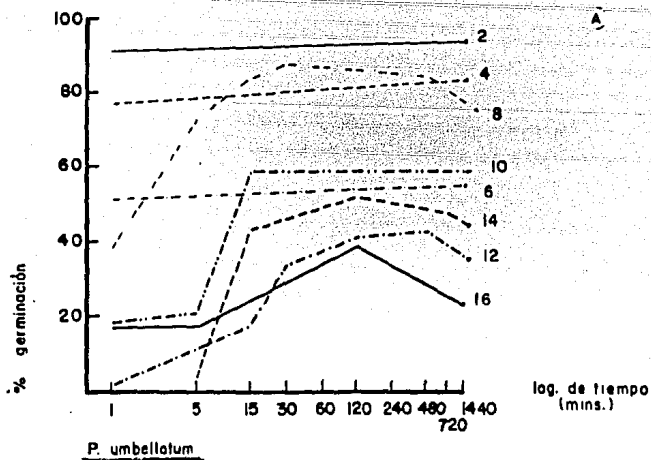
90.00	53.64	91.20	93.24	92.27	84.07
-------	-------	-------	-------	-------	-------

Incidente sobre una superficie horizontal

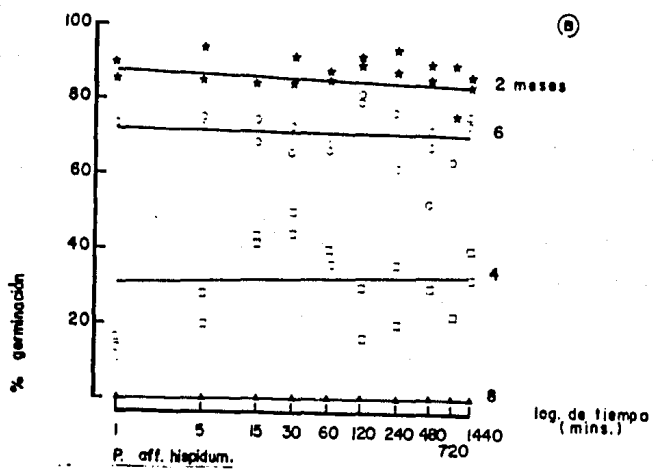
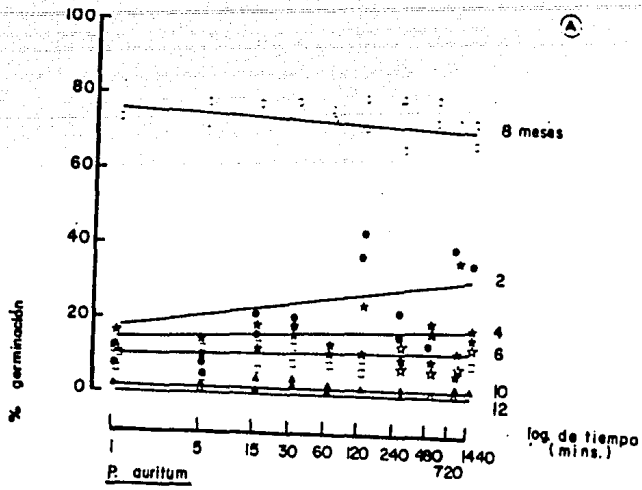
90.00	53.64	91.20	93.24	92.27	84.07
-------	-------	-------	-------	-------	-------



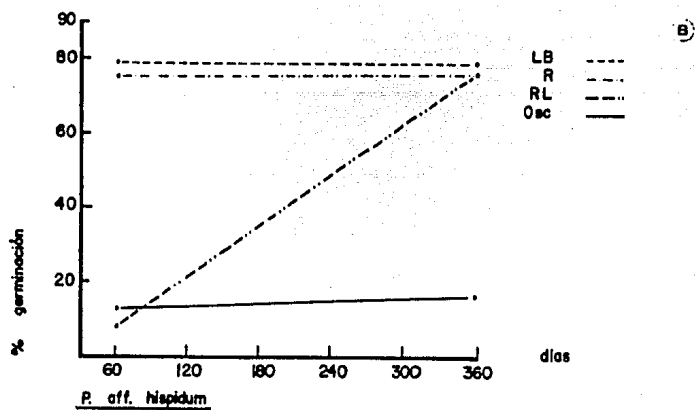
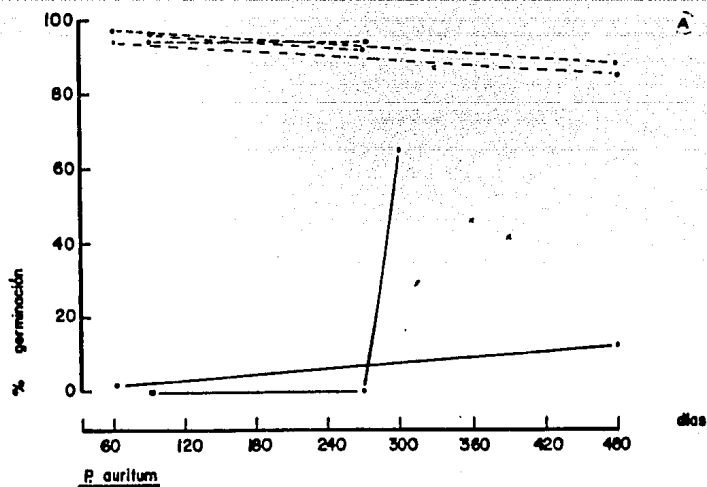
Esquematización de la germinación de semillas embebidas en la oscuridad, de P. umbellatum (A) y P. aequale (B), al ser expuestas a luz blanca (LB), rojo (R) y rojo lejano (RL) después de diferentes períodos de almacenamiento, en esta condición.



Germinación de semillas enterradas de p. umbellatum (A) y p. aequale (B) al ser desenterradas y exponerlas a diferentes fotoperíodos. Las semillas fueron desenterradas cada dos meses y sembradas sobre agar antes de exponerlas. El tiempo se reporta en minutos, en escala logarítmica.



Germinación de semillas enterradas de *P. auritum* (A) y *P. aff. hispidum* (B) al ser desenterradas y exponerlas a diferentes fotoperíodos. Las semillas fueron desenterradas cada dos meses y sembradas sobre agar antes de exponerlas. El tiempo se reporta en minutos, en escala logarítmica.



Esquematación de la germinación de semillas embebidas a la oscuridad, de P. auritum (A) y P. aff hispidum (B), al ser expuestas a luz blanca (LB), rojo (R) y rojo lejano (RL) después de diferentes períodos de almacenamiento en esta condición.