

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Facultad de Ciencias
Departamento de Biología



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

DISEÑO Y USO DE UN GRADIENTE DE LUZ
ROJO-ROJO LEJANO, PARA EL ESTUDIO
DE LA GERMINACION

T E S I S

Que para obtener el Título de

B I O L O G O

PRESENTA:

JORGE RAMON TOLEDO GARCIA

dedico esta tesis

a mi querido profesor y amigo el Dr. Carlos Vázquez Yanes

a mis padres y hermanos:

con el mismo amor y cariño que han llenado mi vida

a mi adorada Isilda y a mi hijo Jorgito

a quienes sólo deseo darles el mejor ejemplo posible

a los amigos que me han brindado su apoyo, entusiasmo y cariño

AGRADECIMIENTOS.

El proyecto de esta tesis partió de la interacción entre las ideas de tres investigadores del Centro de Ecología de la U.N.A.M., a quienes reconozco su apoyo continuo e interés. Ellos fueron en orden alfabético: La Dra. Alma Orozco Segovia el Dr. Emmanuel Rincón Saucedo y el Dr. Carlos Vázquez Yanes. Este último se hizo cargo de la dirección de la tesis hasta su culminación. Además se contó con las invaluableles sugerencias de la ya mencionada Dra. Orozco Segovia y de los demás sinodales: el Dr. Sergio Antonio Guevara Sada, el Dr. José Guadalupe Palacios Vargas y la bióloga María Esther Sánchez Coronado.

También deseo dar mi más sincero agradecimiento a todas aquellas personas que de alguna manera contribuyeron en la realización de esta tesis.

Este proyecto fué hecho posible, gracias al apoyo económico obtenido a partir de los subsidios recibidos por el Dr. Vázquez Yanes del Centro de Ecología de la UNAM. y CONACYT a través del apoyo No. PCAFBNA-022636.

RESUMEN

En este trabajo se presenta un nuevo dispositivo experimental que ha permitido obtener diferentes valores del cociente rojo/rojo lejano (R/RL), con lo que se logra obtener un gradiente de estos valores en forma similar al encontrado entre el interior de una comunidad vegetal y un amplio claro o una zona desforestada.

El poder contar con un amplio rango de valores de este cociente, ha permitido conocer la respuesta germinativa de semillas fotoblásticas de diferentes especies, al encontrarse bajo cierta calidad de luz y que corresponden en este caso a un determinado valor de la relación R/RL.

Con este dispositivo pudimos conocer finalmente, los requerimientos mínimos y óptimos de la proporción R/RL que las semillas de Cecropia obtusifolia y Piper auritum necesitan para desencadenar los procesos fisiológicos, que desactivan el periodo de latencia y dan inicio al disparo de los mecanismos de germinación.

C O N T E N I D O

- I. INTRODUCCION
 - OBJETIVOS
- II. ANTECEDENTES
 - A. Luz en el medio natural
 - B. Influencia de la cantidad y calidad de luz roja (R) y rojo lejano (RL) en la comunidad vegetal
 - C. El fitocromo y la germinación
 - D. Simulación experimental para la obtención de diferentes valores del cociente R/RL
- III. DESCRIPCION DEL GRADIENTE DE LUZ R/RL
 - A. Una placa de gradiente térmico, la base del gradiente de luz
 - B. El gradiente de luz R/RL
 - C. Funcionamiento del gradiente de luz
 - D. Limitaciones del dispositivo gradiente de luz
- IV. USO DEL GRADIENTE DE LUZ EN UN EXPERIMENTO CON SEMILLAS
- V. MATERIALES Y METODOS
 - A. Lugar de trabajo
 - B. Areas de trabajo y su caracterización lumínica
 - C. Colecta de semillas
 - D. Pruebas de germinación en el gradiente de luz
 - E. Pruebas de germinación en el campo
- VI. RESULTADOS
- VII. DISCUSION
- VIII. CONCLUSIONES
- IX. BIBLIOGRAFIA

I. INTRODUCCION

Es bien sabido que la luz es un recurso primordial para las plantas y que ésta llega a la superficie terrestre en cantidad más que suficiente para promover la fotosíntesis en todas las plantas; sin embargo, en las comunidades vegetales pluriestratificadas, las plantas de mayor altura suelen captar la mayor parte de la luz y las plantas de pequeña talla están adaptadas a vivir en condiciones de luz limitadas.

No sólo la intensidad de la luz se reduce bajo una cobertura vegetal, otro de los cambios más notables que esta sufre cuando es filtrada por el dosel, es la modificación de la relación existente entre la longitud de onda de luz roja (R), con pico en 660 nm y la longitud de onda de luz rojo lejano (RL), con pico en 730 nm (Satter y Galston, 1977). Se reduce considerablemente el flujo fotónico del R, en tanto que se mantiene constante el RL (Smith, 1973).

Esta modificación ha sido demostrada en numerosos trabajos en que se han empleado hojas a manera de filtros así como a través de mediciones de la proporción de luz R/RL existente en el medio natural, principalmente en campos de cultivo (Smith, 1982), aunque recientemente han aparecido estudios en comunidades naturales tropicales (Lee, 1987).

Existen sin embargo pocos estudios para las selvas tropicales en los que se registren las condiciones de luz en estas longitudes. Uno de los trabajos pioneros es el de Mujas y Del Amo (1985), en la selva de "Los Tuxtlas", utilizando el espectrofotómetro de François, et al (1985).

Actualmente se ha diseñado y comercializado equipo para

medir la calidad espectral de la luz en el medio natural (Espectroradiómetro LICOR, Nebraska USA) y para medir específicamente la relación R/RL de la luz, como el radiómetro que se utilizó en este trabajo (ver III B. Descripción del gradiente de luz), el cual ha facilitado enormemente el estudio preciso de esta característica de la luz.

En los estudios realizados en diferentes bosques y selvas, se ha observado que la relación R/RL varía notablemente en el interior de la comunidad y que esta propiedad depende de factores como: espesor del dosel vegetal, especies que lo forman, orientación de las laderas, hora del día y tamaño de los claros (Bjorkman y Ludlow, 1972; Stoutjesdijk, 1972b; Morgan, et al, 1981; Holmes, 1981; Lee, 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982a, 1982b, 1984 y 1987).

Una parte importante de las plantas heliófitas producen semillas que requieren de luz para germinar, las cuales han sido denominadas fotoblásticas. La germinación de estas semillas está regulada por un pigmento sensible a la luz, que actúa como sensor ambiental llamado fitocromo. La proporción de fitocromo activo con respecto al fitocromo total (Pfr/Pt) que la semilla contiene al momento de arribar al sitio en donde puede germinar, determina el momento en que la germinación se inicia o en que se induce o fuerza la latencia. La cantidad de fitocromo activo presente en la semilla depende (entre otros factores), del cociente R/RL de luz del medio en que se encuentra; siendo una característica específica.

Algunos autores como Montheit (1976), denominan a este cociente (o relación) como sigma (σ), aunque no todos lo

aceptan. En este trabajo usaremos el término cociente, relación o proporción, para referirnos al flujo fotónico de la luz roja que haya con respecto al flujo fotónico de la luz rojo lejano; así, cuando la proporción R/RL sea igual a 1.00 el flujo fotónico en ambos tipos de luz será el mismo y cuando la relación sea mayor o menor de 1.00, entonces será mayor o menor, respectivamente, el flujo fotónico de la luz roja que del rojo lejano y viceversa.

Siendo las semillas las estructuras de diseminación y persistencia más importantes de las plantas, el estudio de su fisiología y sus respuestas ecológicas ha sido muy extenso. Entre los varios mecanismos de regulación de la latencia y germinación que se han descrito, el fotoblastismo resulta ser uno de los más fascinantes, pues está relacionado con la sobrevivencia de las semillas en dos tipos de condiciones desfavorables para el establecimiento de las plantas que son: cuando las semillas se encuentran enterradas en el suelo en condiciones de total oscuridad y cuando las semillas de especies heliófitas se encuentran bajo un dosel vegetal demasiado denso. La inducción de la latencia bajo estas condiciones alarga el tiempo de espera a que se produzca un cambio que incremente las posibilidades del establecimiento: desenterramiento, apertura del dosel, etc. Obviamente cualquier mecanismo que incremente la persistencia de las semillas vivas en el seno de la comunidad, resultará favorable para la sobrevivencia de la especie que las produce y por lo tanto es lógico que en el curso de la evolución de las plantas, hayan aparecido mecanismos de latencia capaces de verse afectados por los cambios ambientales, aún los más finos como pueden ser

las sutiles diferencias en la composición espectral de la luz.

OBJETIVOS

Con base en las consideraciones anteriores surgió la necesidad de diseñar y construir un dispositivo experimental que permitiese obtener una amplia gama de valores del cociente R/RL, y así poder determinar con precisión la respuesta germinativa de diferentes especies a esta característica de la luz, y usar este dato como una ayuda en la interpretación del rendimiento de las semillas en el medio natural. No existe hasta ahora un dispositivo asequible de esta naturaleza, ni se han descrito en la literatura.

A. Luz en el medio natural.

Todos los organismos que habitan sobre la tierra dependen de la pequeña cantidad de la energía total emitida por el sol que llega hasta la biosfera, para mantener sus funciones vitales. El flujo de energía solar que llega a la superficie terrestre representa tan solo el 47 % (en promedio) de la radiación que hay en la frontera exterior de la atmósfera (1.39 KW/m² o bien 140 mW/cm²), ya que la mayor parte de ésta se pierde al ser reflejada por las nubes principalmente, y por la absorción y dispersión provocada por las partículas suspendidas en el aire (Larcher, 1983).

En los trópicos la radiación solar es superior a la promedio, ya que a estas regiones llega cerca del 70 % de la radiación (Larcher, 1983). De éste flujo de energía, la cantidad que llega a la cubierta vegetal se fija a través de la fotosíntesis, transformándose de inmediato en energía química latente que se utilizará posteriormente, en el mantenimiento de los procesos metabólicos del crecimiento y desarrollo de las plantas. Por otra parte, la luz solar al llegar al suelo produce calentamiento dependiendo de la duración y de la inclinación de los rayos solares durante el día: debido a que en el suelo la temperatura se absorbe y disipa rápidamente, se generan fluctuaciones energéticas de temperatura durante el día y la noche. Las condiciones térmicas de cada lugar condicionan la distribución de los organismos.

La energía de radiación solar que llega a la biósfera, se encuentra dentro del rango de distribución espectral fotó-

nica de 290 a 3000 nm ($1 \text{ nm} = 10^{-9} \text{ m}$) de longitud de onda. Esta radiación al atravesar la atmósfera es atenuada por varios factores; la radiación solar con longitud de onda corta es principalmente absorbida en las capas superiores de la atmósfera por el ozono y el oxígeno en el aire, mientras que la radiación con longitud de onda larga es absorbida por el dióxido de carbono y el vapor de agua contenido en la atmósfera (Larcher, 1983).

Dentro del rango de energía de radiación solar solamente una pequeña parte del espectro electromagnético la percibimos como luz visible (Fig. 1), la cual comprende el rango de longitud de onda de 380 a 780 nm, ya que las restantes regiones de dicho espectro son radiaciones electromagnéticas y por tanto no visibles, y mientras que la radiación ultravioleta (UV 100 - 380 nm), se une a la zona de menor longitud de onda, la radiación infrarroja (IR 780 - 3000 nm) queda unida en el extremo opuesto (Cathey y Campbell, 1987).

Es la luz uno de los factores ambientales que desempeñan el papel fundamental en la vida de los vegetales, sin embargo, no siempre es necesaria para el crecimiento de todas las plantas. Algunos hongos y fanerógamas parásitas pueden crecer y desarrollarse en ausencia de luz, aunque la falta de ésta en la mayoría de las plantas, puede producir graves daños o cambios en su morfología e incluso la muerte. Los procesos fisiológicos regulados por la luz en las plantas se sintetizan en el cuadro 1.

En el ecosistema y en cada uno de los individuos que la forman, la radiación solar produce diferentes efectos que se

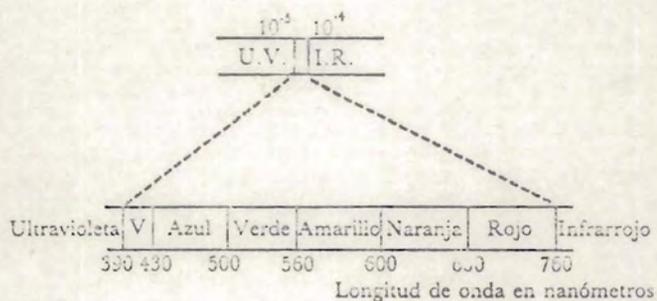


Fig. 1 La zona del espectro que percibimos como luz visible esta comprendida en el rango de longitud de onda de 380 a 780 nm y la radiación fotosintéticamente activa (RFA), se da en el rango de 400 a 700 nm; ya - que no todas las longitudes son igualmente efectivas en promover la germinación, entre muchos otros procesos fisiológicos (Tomado de Vázquez-Yanes, 1987).

Procesos fisiológicos regulados por la luz	Receptor Pigmentario	Longitud de onda (nm)	Energía luminosa mínima requerida (W/m ²)
Fotosíntesis	Clorofilas	400-700 RFA	10 ⁻¹
Fototropismo	Carotenos	430-500	10 ⁻⁵
Fotomorfogénesis	Fitocromo	660-730	10 ⁻¹⁰
Fotoperiodicidad	Fitocromo	660-730	10 ⁻³
Fototactismo	Fitocromo	660-730	10 ⁻²
Fotoblastismo	Fitocromo	660- 730	10 ⁻⁴

Procesos fisiológicos de las plantas afectados por la luz.

manifiestan a través de la capacidad de captación cuántica que cada organismo presenta; sin embargo, la manifestación de los efectos también depende de la energía de los cuantos luminosos que cada longitud de onda contiene. Así, cuando las condiciones de iluminación son apropiadas para el desarrollo de las plantas, éstas presentan una coloración verde intenso y bien extendidas (Catley y Campbell, 1987). Debido a que la luz solar se reduce de manera exponencial conforme atraviesa las capas de vegetación forestal densa, la calidad espectral se ve modificada, predominando entonces las radiaciones con longitud de onda cercanas a los 500 nm y por arriba de los 800 nm (Larcher, 1983).

Estas características de la luz bajo el dosel se deben a la presencia de radiación no filtrada (luz directa y difusa), que pasa a través de los pequeños claros existentes en la cubierta vegetal y, a la radiación filtrada que ha pasado por las hojas y que ha estado sujeta a los procesos de absorción, refracción y transmisión. La forma en que cada proceso modifica la luz varía, dependiendo de la estructura de la cobertura vegetal, de la dinámica de sus interacciones y de la intensidad luminosa que llega a ésta; lo cual determina la calidad espectral de la luz en el interior de la comunidad (Whatley y Whatley, 1980).

Las superficies fotorreceptivas de las plantas, no presentan una orientación uniforme a la radiación incidente (Smith, 1982), pues al llegar a la hoja, cierta cantidad de la radiación es reflejada por la superficie, otra buena parte es captada y absorbida por algunos pigmentos contenidos en ésta para producir reacciones fisiológicas y, la cantidad de

radiación restante que no ha podido ser utilizada por las plantas se transmite, pasando a los estratos inferiores donde será nuevamente reflejada, absorbida y transmitida (Larcher, 1983).

Dentro de los mecanismos fisiológicos que las plantas han desarrollado para la captación de los cuantos de luz se encuentra la fotosíntesis, en la que intervienen las clorofilas alfa y beta, las cuales tienen su pico de absorción entre las longitudes de onda de 430 a 465 nm (Vicente y Cifuentes, 1981); sin embargo, su eficiencia durante la absorción, esta relacionada con el grado de intercepción de la luz directa que llega a la superficie de la hoja y con la cantidad total mínima transmitida por ésta (Anderson, 1968). En los procesos fotosintéticos participan además, las radiaciones comprendidas entre los 400 y 700 nm y que en conjunto reciben el nombre de (RFA) radiación fotosintéticamente activa (Cathey y Campbell, 1987); no obstante en la hoja, sólo el 70 % de esta radiación llega al mesófilo para ser absorbida por la clorofila, ya que del 6 al 12 % de ésta es reflejada. La mayor reflexión (10 - 20 %) se da en la longitud de onda de 530 nm que corresponde a la luz verde, mientras que la menor reflexión (3 - 10 %) se da en la luz roja (660 nm) o naranja (550 nm), este fenómeno de absorción y reflexión depende de las características estructurales que conforman a la hoja (Larcher, 1983).

Muchas especies han desarrollado un sistema asimilatorio fotorreceptivo más eficaz, para incrementar el área de absorción; este sistema está formado, aunque de manera diferente,

por una serie de hojas que se superponen y producen sombra mutuamente. La RFA se reduce al atravesar una hoja, después de que parte de ésta ha sido absorbida y otra reflejada; la luz que se transmite puede llegar a otra hoja o más, aunque en cantidad muy reducida, pues mientras que algunas hojas como las mesomórficas permiten la transmisión de un 10 a un 20 % (Larcher, 1983), muchas otras inmaduras o muy delgadas transmiten hasta un 40 %, en contraste con las hojas muy gruesas y ricas que pueden impedir completamente su paso. A esto se debe que la radiación solar filtrada sea rica, como se dijo anteriormente, en longitudes de onda cercanas a los 500 nm y por encima de los 800 nm; y por tanto a nivel del suelo sólo llega un pequeño porcentaje (1 %) de la iluminación inicial, incidente sobre el dosel (Holthuijzen y Boerboom, 1982).

La luz no sólo influye en la activación de los mecanismos de germinación, sino también determina los periodos de floración y defoliación (al inducir en las plantas los periodos de reposo y actividad), y aspectos del metabolismo y desarrollo que les permite adaptarse a la cantidad y calidad de luz que predominan en su lugar de crecimiento (Larcher, 1983), como resultado de las diferentes estrategias que presentan durante las fases de su ciclo de vida. La respuesta germinativa de las semillas en relación a la luz (Vázquez-Yanes, 1980b), puede ser vista como parte de las respuestas estratégicas de la planta a la sombra vegetal (Del Amo, 1985).

Las comunidades vegetales por su estructura tridimensional, presentan una variación espacial a través del tiempo.

Esto tiene un efecto directo en el clima lumínico, dado que los componentes de la luz difusa y directa difieren en su distribución en espacio y tiempo (Anderson, 1968). Estos factores: calidad, intensidad y duración de la luz pueden afectar en forma independiente el desarrollo de la planta (Whatley y Whatley, 1980).

La intensidad y la calidad de la luz que se registra bajo la cubierta vegetal es consecuencia de la estructura y forma del dosel (Montheith, 1976), así como del número de individuos de la especie o especies que la forman y por tanto, de la cantidad y tipo de pigmentos contenidos en las hojas, ya sean fotosintéticos o no; algunos de éstos son descritos más ampliamente por Vicente y Cifuentes (1981).

La elevada frecuencia con que aparecen pequeños claros en el estrato arbóreo, permiten el paso de gran cantidad de luz directa que enriquece la energía cuántica del sotobosque; no obstante, el tiempo que permanece cada rayo de luz solar a nivel del suelo varía durante el día (Bjorkman y Ludlow, 1972; Chazdón y Field, 1987; Chazdón y Fetcher, 1984), y esto hace posible que lleguen a diferentes puntos, pues mientras que surgen unos desaparecen otros.

B. Influencia de la cantidad y calidad de luz R y RL en la comunidad vegetal.

Las semillas de muchas plantas heliófitas requieren de luz para poder germinar y la ausencia de la calidad de luz específica las induce a permanecer en estado latente (aún hidratadas) en la oscuridad, bajo el suelo o bajo el dosel

inalterado (Smith, 1982). En muchos trabajos (Vázquez-Yanes, 1974, 1979, 1980a), se ha demostrado que las semillas fotoblásticas permanecen en latencia bajo el dosel inalterado de la selva, debido a la baja proporción R/RL en la luz, ya que esta tiene más importancia que la intensidad de la luz al inhibir la germinación en zonas cubiertas de vegetación densa.

En días nublados la transmisión de la radiación a través del dosel es menos selectiva, debido a que hay más contribución de luz difusa bajo la cubierta vegetal, dando como resultado un incremento de valores en la relación R/RL; a lo largo del día, conforme el sol se eleva contribuye cada vez más con luz directa, que al atravesar el dosel enriquece el flujo fotónico de la luz RL y así va disminuyendo el valor de la relación R/RL (Mujaes y Del Amo, 1985).

Naturalmente surgen claros de luz en el dosel vegetal que juegan un papel importante en la dinámica de la vegetación y en los procesos de regeneración interna de la selva (Vázquez-Yanes y Smith, 1982). Al formarse un claro se modifican las condiciones de luz de la siguiente manera: la cantidad de luz R que llega al piso de la comunidad se incrementa, cambiando la relación R/RL, en una proporción que depende de la magnitud del disturbio en el dosel; también se establece una amplia variación de la temperatura del suelo cuya amplitud y duración dependen igualmente del tamaño del claro, de su orientación y de la época del año (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1985).

Orozco-Segovia (1986), considera que tanto las semillas que están completamente expuestas a la luz, como las que quedan ligeramente enterradas pueden germinar después de la

apertura del dosel, debido al drástico incremento del flujo fotónico y de la calidad de la luz R, que la lleva a niveles muy superiores para inducir la germinación.

Muchos claros son producidos por la caída de árboles y la frecuencia de estos eventos, dependen de la presencia de fuertes vientos y el tipo y dimensión de la altura de los árboles en cada región (Vázquez-Yanes y Smith, 1982). La aparición de claros en "Los Tuxtlas" es de 1.6/ha/año, con un tamaño cercano a los 100 m² (Torquebiau, 1981, *in*: Martínez-Ramos, 1985). Además, la modificación de la estructura del suelo provocada por los diferentes factores ambientales, pueden dejar expuestas a las semillas a la acción de la luz (Sauer y Struick, 1964), que las induce a desactivar los mecanismos de la latencia impuesta (Bliss y Smith, 1985), originada por este factor ambiental.

Un registro de luz está relacionado de algún modo con el clima lumínico del lugar o comunidad vegetal en que se haga; dicho registro debe ser además, un reflejo de la calidad espectral de la zona y será más representativo de esa comunidad en la medida en que los datos sean numerosos, repetidos, estacionales y tomados con instrumentos precisos, tales como el detector esférico integrado (Anderson, 1968), entre muchos otros que proporcionan una aproximación verdadera de la radiación recibida por una planta individual; aunque la información más completa se obtiene hoy en día con el uso de espectrofotómetros y espectrorradiómetros (Smith, 1973, 1982 y Lee, 1987), o mediante fotos hemiesféricas (Chazdón y Field, 1987).

Yoda (1974) y Leigh (1975), (in Salmerón, 1984), registraron en el suelo de una selva tropical húmeda, entre 0.1 y 2.0 % de la energía solar que incide en el dosel, considerando de gran importancia las condiciones atmosféricas y la estructura de la vegetación. Más recientemente Salmerón (op. cit.), registró la RFA en tres comunidades de la selva de "Los Tuxtlas", encontrando un máximo al medio día con variaciones estacionales. De los resultados obtenidos concluye que el claro estudiado recibía en promedio el 30.56 % de la luz que llega al sitio abierto; bajo el dosel se registró el 14.03 % de la luz que penetra en el claro y el 4.30 % de la que recibe el sitio abierto.

Utilizando el espectrofotómetro de François et al (1975) Mujas y Del Amo (1985), registraron valores del cociente R/RL en tres zonas del interior de la selva y encontraron que la relación R/RL es relativamente baja (de 0.01 a 0.29), en contraste con los valores registrados en tres zonas de vegetación secundaria, donde la relación R/RL fluctuaba entre 0.51 y 0.66. En sitios abiertos dentro de la comunidad vegetal, se han registrado además valores altos del cociente R/RL para la luz directa, con un rango de 0.99 - 1.32 y un valor promedio de 1.03 ± 0.02 (Smith, 1981); mientras que bajo la sombra vegetal se han registrado valores de entre 0.22 y 0.77 (Stoutjesdijk, 1972b); aunque también se han registrado valores como 0.10 en cereales y aun más reducidos como 0.05 en la remolacha (Smith, 1981). La diferencia en los datos registrados (considerando el equipo de medición utilizado), se debe principalmente al tiempo, la hora del día, la época del año, las condiciones de humedad atmosférica, la latitud y la loca-

lización geográfica (Smith, 1982). Estos datos indican claramente que la cantidad y la calidad de la luz difusa del interior de los bosques o selvas tienen gran influencia en el establecimiento y desarrollo de ciertas especies.

C. El fitocromo y la germinación.

Como se mencionó anteriormente, muchas de las plantas heliófitas presentan semillas fotoblásticas que requieren de luz para poder germinar. En este tipo de semillas existe un pigmento fotorreceptor llamado fitocromo, que absorbe la longitud de onda de 660 nm para activar el proceso germinativo, pero que también puede absorber la longitud de onda de 730 nm para desactivar dicho proceso (Hendricks, et al 1956; Smith, 1976; Smith y Kendrick, 1976; Satter y Galston, 1977).

El funcionamiento del fitocromo en la germinación, fue descrito por Borthwick et al, (1952), luego de realizar una serie de experimentos con semillas de lechuga de la variedad "Grand Rapids". Este pigmento fotorreceptor es una proteína que se solubiliza en agua y tiene un peso molecular de 120,000 daltons (Smith y Kendrick, loc. cit.). Esta cromoproteína azul está presente en el citoplasma de las células vegetales, sobre todo en los meristemas, localizándose principalmente en la cercanía de las membranas (Kendrick y Frankland, 1983).

El fitocromo ha sido detectado directamente en raíces, hipocótilos, cotiledones, inflorescencias y en el desarrollo de frutos y semillas; ha sido también detectado en tejidos de crecimiento primario y secundario, y hay evidencias direc-

tas e indirectas que indican la presencia del fitocromo en muchas otras estructuras de las plantas (Satter y Galston, 1977); en angiospermas, gimnospermas, pteridofitas, briofitas y algas. Estudios detallados de diferentes partes de plántulas, sugieren que el mayor contenido de fitocromo (aproximadamente 10^{-6} M) está en las regiones de mayor actividad de crecimiento, tales como el epicótilo de chícharos y nódulos cotiledonarios de avena (Whatley y Whatley, 1980; Kendrick y Frankland, 1983).

El fitocromo presenta un grupo activo sensible a la luz, el cual consiste en un cromóforo formado por cuatro grupos pirrólicos (Galston y Davies, 1970), con abundantes aminoácidos polares y no polares, que pueden modificar su estructura al pasar de una forma circular a lineal y viceversa (Smith, 1975), la cual depende de su estado de activación (Song y Chae, 1979). Una vez que el fitocromo se activa (Pfr), el cromóforo se rearregla y adquiere una forma circular que le hace absorber la longitud de onda de 730 nm; por el contrario, al mantenerse en su forma inactiva (Pr), metabólicamente inerte, presenta un arreglo lineal y entonces absorbe la longitud de onda de 660 nm (Smith, 1976). El espectro de respuestas fisiológicas, sugerida por Hendricks, *et al* (1956), ha mostrado que el cromóforo tetrapirrólico del fitocromo es similar al pigmento fotosintético c-ficocianina de cianobacterias.

El fitocromo solamente está involucrado en el control de la germinación, sino también en los procesos de la floración, el crecimiento y en otros aspectos del desarrollo de la planta (Black, 1972).

En los experimentos de Borthwick, et al (1952), las semillas de lechuga fueron irradiadas con luz R y RL y encontraron que al exponer las semillas a los tratamientos con estos tipos de luz, se induce o inhibe, respectivamente, el proceso de la germinación. Esto sugiere que hay una continua reconversión de Pr a Pfr con un equilibrio dinámico fotoestacionario (Van Der Veen, 1970). La naturaleza de estas reacciones y las intermedias entre Pr y Pfr han sido investigadas con diversas técnicas como la fotólisis (Mancinelli y Tol-kowsky, 1968), que han mostrado que después de exponer el Pr a un rayo de luz R se presentan estados intermedios (Song y Chae, 1979), antes de que el Pfr se forme.

De acuerdo a los estudios de inmunocitoquímica el Pr y el Pfr son idénticos (Satter y Galston, 1977 y Mackenzie, et al 1978), no obstante se han detectado finas diferencias entre las dos formas; por ejemplo, los cambios en la absorción de luz UV indican un cambio de conformación en la proteína, en la vecindad del cromóforo (Kendrick y Franckland, 1983).

En cuanto a la cantidad de fitocromo presente en la semilla, Orozco-Segovia (1986), señala que "el contenido total de fitocromo que contiene una semilla puede variar en la relación fitocromo activo / fitocromo total (Pfr/Pt), que la semilla contenga y que estos 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 la vida de la semilla".

Las semillas que requieren de luz al encontrarse en la oscuridad, presentan el pigmento fotosintético como Pr y en

iluminación roja es convertido a Pfr, el cual le permite desencadenar los procesos de emergencia de la radícula. A causa de la absorción del Pr y del Pfr sobre un amplio rango del espectro, la iluminación continua con una longitud de onda particular, produce en la semilla una mezcla de Pr y Pfr; en luz R la proporción es 80 % del Pfr y 20 % del Pr, en luz RL la proporción es 2 % del Pfr y 98 % de Pr (Black, 1972).

La fotoinducción o fotoinhibición de la germinación es uno de los casos más claros de control de un proceso fisiológico por un factor ambiental. Normalmente los cambios que sufre el fitocromo, se realizan a muy bajas intensidades de luz en semillas pequeñas; sin embargo, la conversión de Pr a Pfr sólo puede llevarse a cabo cuando la semilla se encuentra altamente hidratada. (Frankland, 1976; Kendrick y Russel, 1975; Mc Arthur, 1978; Bartley y Frankland, 1984 y Grozco-Segovia, 1986).

D. Simulación experimental para la obtención de diferentes valores del cociente R/RL.

Sabemos ahora que las diferencias cualitativas y cuantitativas existentes entre la luz directa del sol y la luz filtrada por el dosel, son enormemente significativas; sin embargo, en la naturaleza, los cambios en la calidad de luz nunca ocurren sin cambios simultáneos en su cantidad (Holmes, 1981). Experimentalmente ha sido necesario alterar las dos variables a fin de conocer los mecanismos de acción independiente de cada variable. La variación de los valores del cociente R/RL, sólo han podido ser obtenidos utilizando fuentes de luz artificial con alta proporción de luz R y RL. La simu-

lación separada (cantidad y calidad) de condiciones lumínicas ha requerido de cámaras de crecimiento (por ejemplo), en donde la RFA se mantiene constante mientras que el valor del cociente puede ser fluctuante por la adición o disminución de luz R o RL.

Todo dispositivo experimental que permita obtener un gradiente de variación continuo de un factor ambiental, como puede ser temperatura, intensidad o calidad de luz, humedad, etc., tienen gran valor en la experimentación ecofisiológica por dos motivos principales:

1.- El tratar de obtener independientemente, utilizando dispositivos diferentes, una gama de condiciones experimentales resulta costoso y no permite obtener la continuidad de valores que el gradiente proporciona. Por ejemplo, si se quiere obtener varias temperaturas, se requerirían de varias incubadoras de temperatura mientras que un solo dispositivo permite obtener todas las temperaturas que proporcionan las incubadoras con mucha mayor continuidad.

2.- Los gradientes permiten detectar con mucha precisión los puntos fisiológicos importantes de la condición experimental que se analiza, así como la desviación de la respuesta a partir de ese punto. Cuando no se emplean gradientes es posible que el punto crucial del experimento se de en una condición que no fué programada en una batería de incubadoras de temperatura, de luz, etc., que se estén empleando.

En la literatura se han reportado diversos dispositivos experimentales, para producir luz con una composición espectral definida, y poder realizar bajo condiciones conocidas,

los experimentos de fotomorfogénesis o germinación. Los problemas técnicos surgen con la necesidad de suministrar grandes cantidades de radiación RL extra para así reducir el valor de la relación R/RL hasta los niveles registrados bajo la sombra vegetal, a la vez que se mantenga fija suficiente RFA sobre el punto de compensación necesario para la fotosíntesis. Sin embargo, todos los dispositivos que se han descrito sólo han permitido obtener un determinado valor de la relación R/RL, en forma permanente durante el desarrollo de cada experimento y la necesidad de contar con un nuevo valor del cociente, implica un incremento o reducción del flujo fotónico de la luz R o RL.

Generalmente se han utilizado lámparas fluorescentes (Overaa, 1962; Wagner, 1967; Van Rooden, et al 1970; Valio y Joly, 1979; Vicente, et al 1982; Mujaes y del Amo, 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1986); las cuales, dependiendo del tipo que se trate (Daylight, Sylvania, Philips, etc.), tienen un valor en la relación R/RL de entre 2.0 y 9.5; sin embargo, para la simulación de ambientes de luz natural (Vázquez-Yanes, 1974; Heathcote, et al 1979; Vázquez-Yanes y Smith, 1982; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1986; Pita y Duran, 1986 y Orozco-Segovia, 1986), las fuentes del tipo fluorescente han sido complementadas con luz RL que proporcionan las lámparas incandescentes, ya que producen la longitud de onda necesaria adicional, con la desventaja de que emiten relativamente altos niveles de IR (>760 nm).

Por otra parte, para obtener la longitud de onda requerida en cada experimento, se han empleado filtros de luz como el papel celofán; filtros formados por acetatos de colores;

filtros de gelatina; filtros de material acrílico como el perspex (Rohm & Hass); filtros Corning y los filtros de interferencia "Balzer" entre otros (Biggs, et al 1971).

Para los estudios de germinación de semillas se han diseñado diversos tipos de dispositivos, en los que las condiciones de iluminación se conocen con mayor o menor profundidad. El diseño del equipo gradiente de luz R/RL, que más adelante se describe, está basado en dos tipos de dispositivos: barras para gradiente térmico y simulación experimental de sombras vegetales; algunos ejemplos de estos tipos de dispositivos son:

Una barra de gradiente térmico descrita por Wagner en 1967, para el estudio de la germinación, en la cual utilizó como fuente de luz 8 lámparas fluorescentes suspendidas 18" (pulgadas) sobre la superficie de la barra, con un fotoperiodo de 15 hrs. de luz y 9 hrs. de oscuridad.

Básicamente, un germinador consta de una barra de aluminio, a lo largo de la cual se produce un gradiente de temperatura, que se obtiene conectando en los extremos de la barra, dos recipientes con agua a diferentes temperaturas manteniéndose constantes mediante resistencias termoeléctricas y refrigerantes. Para superar los inconvenientes que presentan las barras de termogradiente, como la pérdida de calor hacia el medio ambiente, Macías, et al (1982), diseñaron un germinador de temperatura controlada; el dispositivo consta de dos partes principales: un control electrónico de temperatura y los módulos de germinación, formados por una barra horizontal de aluminio, cilíndrica, con cinco perforaciones en la parte

superior en donde se colocan los receptáculos de vidrio con las semillas que se requieren germinar.

Se han descrito muchos otros tipos de gradiente térmico y otro ejemplo de éstos se da más adelante (ver III A. Descripción del gradiente de luz).

Muchos investigadores han desarrollado experimentos que permiten la simulación de sombras vegetales, para conocer la respuesta germinativa y el crecimiento de las plántulas bajo el efecto de la luz filtrada; por ejemplo:

Vázquez-Yanes, et al (1973), para conocer la respuesta germinativa bajo condiciones de luz en el medio natural, utilizó dos cajones herméticamente cerrados y forrados con papel de aluminio en el interior y en el exterior. La única entrada de luz fue a través de una pequeña perforación en la parte superior, la cual en uno de los cajones fué cubierta con un filtro Corning rojo que permitió el paso de la longitud de onda de 620 a 650 nm con pico en 630 nm, (con el 15 % de transmitancia); mientras que en el otro cajón, la perforación fué cubierta con una película de polietileno incoloro para permitir el paso de todo el espectro de luz. A pesar de la gran diferencia en la intensidad de luz existente en el interior de las cajas, encontraron que la germinación fue mayor en la caja con filtro, en una proporción estadísticamente muy significativa.

Vázquez-Yanes (1974), realizó también una serie de experimentos con dispositivos especiales, para conocer la respuesta germinativa de diferentes especies. Uno de estos dispositivos simulaba el efecto de un rayo de luz directa entre la vegetación, para lo cual utilizó una lámpara fluorescente

de 40 W y una lámpara incandescente de 150 W, filtrando la luz de esta última a través de un filtro de gelatina (Kodak No. 97), que dejó pasar sólo la longitud de onda del rojo lejano. Este experimento le permitió al autor llegar a la conclusión de que "es posible que las plantas heliófitas de la vegetación secundaria, posean mecanismos que les impidan responder al "engaño" que los rayos directos presentan, puesto que no son indicadores de las verdaderas condiciones de luz para el crecimiento, que existen en el suelo de la selva".

En otro aparato para probar el efecto de combinaciones de luz R y RL sobre la germinación, este mismo autor, utilizó dos proyectores compuestos de: ventilador, pantalla reflejante, focos incandescente de 150 W con controles de intensidad de luz y lentes. La luz de estas lámparas fué filtrada con filtros Corning, uno de color rojo para obtener luz R con longitud de onda de 640 nm y a través de un filtro rojo lejano para obtener luz RL con longitud de onda de 720 nm. Las semillas fueron colocadas en una cámara de acrílico, con circulación de agua a temperatura constante. En estos experimentos demostró que las semillas fotoblásticas, requieren de altos valores de la proporción R/RL, para desencadenar los mecanismos de germinación, cuando se aplican simultáneamente ambos tipos de luz.

Valio y Joly (1979), bajo luz directa del sol utilizaron papel celofán como filtros de luz para conocer la sensibilidad de las semillas de Cecropia glaziovii a la luz R (celofán rojo) y RL (celofán rojo y azul), registrando 41 % de germinación con luz no filtrada y 32 % de germinación bajo la luz

R luego de 14 días de exposición a la luz, y 0 % de germinación bajo la luz RL y en la oscuridad.

Heathcote, et al (1979), diseñaron y construyeron una cámara de crecimiento para simular las distribuciones espectrales fotónicas que se encuentran bajo la cobertura vegetal natural. La cámara fue construida de madera y recubierta con lámina de poliuretano para su aislamiento y, dividida en dos secciones iguales, cada una de las cuales se pudo dividir en dos subsecciones. Las 4 subsecciones contaban con RFA uniformemente producida por tubos fluorescentes; la cantidad adicional de luz RL para cada compartimento estuvo dada por lámparas de tungsteno-halógeno, filtrada a través de placas Perpex (rojo 400 y verde 600). La temperatura fue controlada por un sistema común de aire acondicionado. En esta cámara, el valor de la relación R/RL pudo ser controlado entre 0.1 y 3.0 (Smith, 1981).

Vázquez-Yanes y Smith (1982), utilizaron una lámpara proyector de teatro de 500 W y un filtro "Balzer" con banda de interferencia para obtener las diferentes longitudes de onda como son: 397, 452, 493, 544, 599, 660 y 730 nm, bajo las cuales expusieron a las semillas de *C. obtusifolia* y encontraron que sólo bajo la longitud de onda de 660 nm pueden germinar. Por otra parte, en cámaras de germinación, donde cada una producía un sólo tipo de luz, cuyo cociente R/RL estaba fijado en forma precisa y estable (0.20, 0.23, 0.58 y 2.3), con una intensidad de 16 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{seg}$ para la luz R y 32 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{seg}$ para la RL (una intensidad luminosa varias veces mayor a la encontrada para las relaciones bajas (Tabla 3), en condiciones naturales). Encontraron que más del 80 % de las

semillas germinaban en cada una de las relaciones siempre que el tiempo de exposición a la luz hubiese sido suficiente.

Vicente, et al (1982), estudiaron el efecto de doseles simulados sobre el alargamiento de la radícula y el hipocótilo de Trifolium repens. Un dosel experimental formado a partir de Cedrus atlantica Lond. var. "glauca", cuyas características espectrales de este dosel consiste de dos anchos picos de absorbancia, uno de entre 410 - 440 nm y otro entre 660 y 670 nm y dos anchas bandas de transmitancia, una desde 510 - 630 nm y otra a partir de 710 nm. Por otra parte irradian a las semillas con luz R obtenida a partir de lámparas fluorescentes de 40 W, filtrándola con una capa de Cinemoid No. 1 y una capa del No. 14, con un valor para el cociente R/RL de 13.4; y luz RL obtenida a partir de lámparas incandescentes filtrando la luz con una capa de Cinemoid No. 5A y una capa del No. 20 que dan una relación R/RL de 0.001. Cada semilla interceptaba 1.3 (R) o 3.0 (RL) nE/cm²/seg.

Williams (1983), irradió semillas con luz R o RL producida por una lámpara de cuarzo halógeno de 250 W para proyector en combinación con un filtro de interferencia "Balzer". El flujo fotónico sobre las semillas fué de 1.4 y 1.7 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{seg}$ para la luz R y RL respectivamente.

Orozco-Segovia (1986), realiza una serie de pruebas para conocer la fisiología del fotoblastismo en semillas de cuatro especies del género Piper L. Dicha autora utilizó cajas negras de material plástico con una ventana superior, cubierta con plexiglass (Rohm & Hass). Para obtener luz RL utilizó una capa de plexiglass rojo y una capa de azul; usó también dos

capas de plexiglass rojo para obtener luz R y finalmente dos capas de azul para obtener luz azul. Por otra parte, utilizó otras cajas de plexiglass en su totalidad, de los mismos colores (R, RL y azul) para crear las mismas condiciones de luz. Dentro de cada uno de los diferentes tipos de cajas, colocó las semillas y las expuso a los diferentes tipos de luz, tanto en el laboratorio como en el medio natural.

En el laboratorio utilizó cámaras de germinación (Convieron modelo E 15 Controlled Environments, Winnipeg, Canada), provistas de tubos fluorescentes de 20 W, que proporcionaron $8 \text{ umol/m}^2/\text{seg}$; en los casos en los que se requirió de luz RL, se empleó en vez de luz fluorescente, focos incandescentes repelentes de insectos de 60 W que proporcionaron $5 \text{ umol/m}^2/\text{seg}$.

Todos estos dispositivos experimentales usados por los diferentes investigadores, tienen el inconveniente de que carecen de flexibilidad para proveer de un amplio rango de valores de la relación R/RL, y que permitan determinar con precisión las condiciones óptimas de luz que cada una de las especies requiere, para la activación y la modificación de la respuesta germinativa a lo largo del tiempo. Ello nos llevó a diseñar y construir el gradiente de luz que a continuación se describe.

III. DESCRIPCIÓN DEL GRADIENTE DE LUZ

A. Para la construcción del gradiente de luz se tomó como base una barra de gradiente térmico construida por Vázquez Yanes (1974), la cual fué transformada en una barra de temperatura constante. A continuación se describen las características de la barra y sus modificaciones:

Este aparato fué construido en su totalidad con láminas de aluminio, unidas con soldadura de argón y, para el aislamiento térmico se emplearon láminas de poliuretano de 2.0 cm de grosor. Como se puede observar en la figura 2, el dispositivo cuenta con dos tanques cúbicos de 25.0 cm de lado, cada uno con su tapa correspondiente. La placa o barra de aluminio con 115.0 cm de largo por 15.0 cm de ancho y 3.0 cm de grosor, queda unida a los tanques en cada uno de sus extremos, llegando al interior de cada uno de los tanques 12.5 cm de la barra; la zona de la barra que queda dentro de los tanques, presenta perforaciones para incrementar el intercambio térmico. De esta manera, la zona utilizable de la barra es de 86.0 cm de largo. A diferencia de Vázquez-Yanes op. cit., el dispositivo fue empleado para mantener una temperatura constante; para lo cual en cada uno de los tanques (con una capacidad de 15,625.0 cm³ de agua), se colocó en su interior un calentador con termostato (Jewel Industries Incorporated, Chicago). La temperatura en cada uno de éstos, se registró en un teletermógrafo 46-R de -15 °C a +50 °C. (Rossbach), mientras que la temperatura de la barra se registró con las terminales de un teletermómetro (YSI, modelo 44TD); introducidas entre

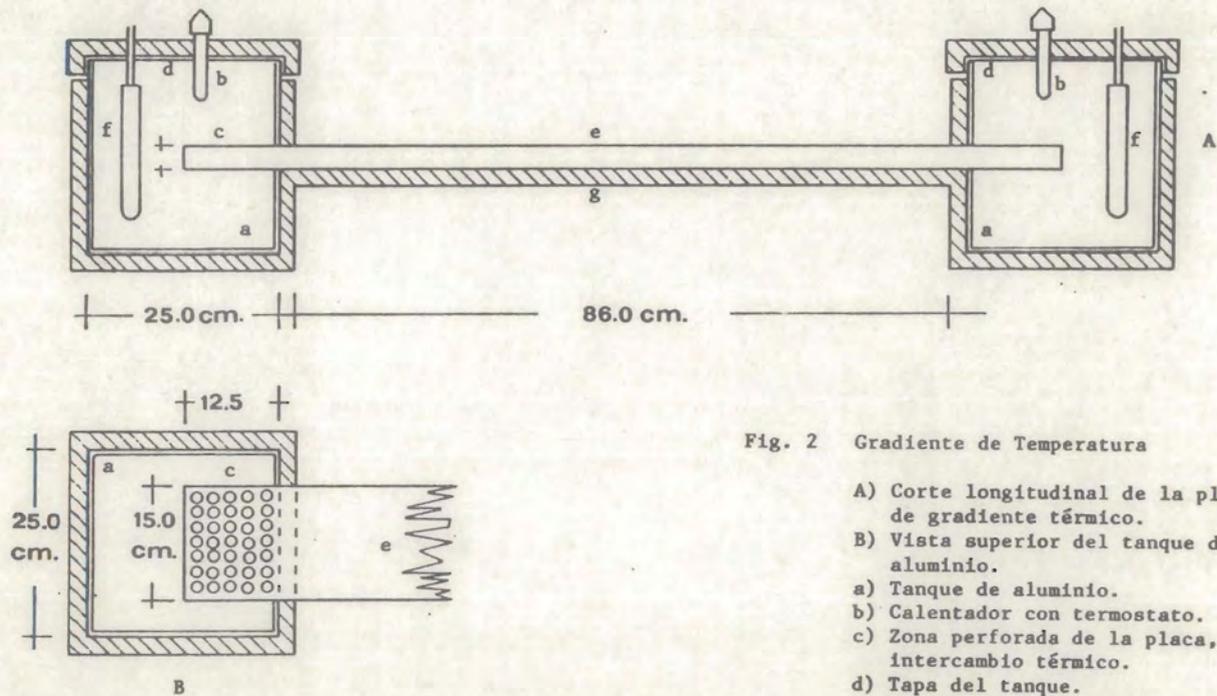


Fig. 2 Gradiente de Temperatura

- A) Corte longitudinal de la placa de gradiente térmico.
- B) Vista superior del tanque de aluminio.
- a) Tanque de aluminio.
- b) Calentador con termostato.
- c) Zona perforada de la placa, para intercambio térmico.
- d) Tapa del tanque.
- e) Zona útil de la placa.
- f) Sensor de temperatura.
- g) Lámina aislante de espuma de poliuretano.

esc. 1:75

la parte inferior de la barra y la lámina aislante de poliuretano, a una distancia de 8.8 cm entre una y otra terminal. No se registró diferencia alguna entre la temperatura de la parte inferior y/o superior de la barra. Para las pruebas de germinación con este dispositivo se mantuvo una temperatura constante de 25 °C, con una fluctuación en el rango de 25.75 ± 0.75 °C uniformemente en toda la barra; rango que incluye la media de temperatura (26°C) óptima de germinación para todas las especies (Vázquez-Yanes, 1974). La temperatura mínima (25°C) estuvo controlada por los termostatos y su incremento fué debido al calor producido por las lámparas del gradiente de luz R/RL durante el foroperiodo.

B. El gradiente de luz R/RL.

Este gradiente de luz es una modificación del gradiente construido por el Dr. Philip Grime, en el laboratorio de la Unidad de Ecología Vegetal Comparada, del Departamento de Botánica de la Universidad de Sheffield Inglaterra (Diseño inédito).

En la figura 3, se puede observar que dicho gradiente consiste de una caja de lámina de aluminio de 86.0 cm de largo por 16.0 cm de ancho y 30.0 cm de altura.

En el interior de la caja, en un extremo se colocó en la parte superior un foco incandescente de 60 W (amarillo), mientras que en el extremo opuesto se instaló en la parte superior y lateral una lámpara fluorescente de 4 W.

Para asegurar que la calidad de luz R y RL requeridas en el experimento fueran las adecuadas, se colocaron en el

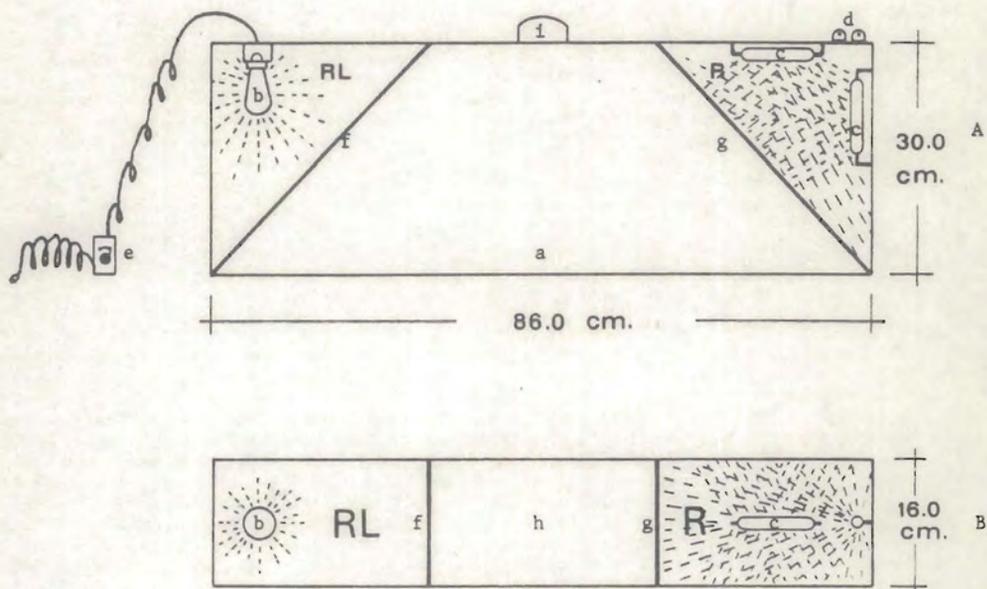


Fig. 3 Gradiente de luz rojo-rojo lejano

- A) Corte longitudinal del gradiente.
- B) Vista superior e interior del gradiente.
- a) Caja de aluminio.
- b) Foco incandescente de 60 watts.
- c) Lámpara fluorescente de 4 watts.
- d) Resistencias para c).
- e) Regulador de intensidad.
- f) Filtro de luz rojo lejano.
- g) Filtro de luz rojo.
- h) Techo de la caja del gradiente.
- i) Agarradera para levantar la caja.

esc. 1:75

interior de la caja a la lámpara incandescente un filtro de luz RL y a las lámparas fluorescentes un filtro de luz R, ambos con un ángulo de 45° desde la base hasta el techo de la caja sostenidos con ángulo de aluminio. Los filtros se hicieron con material plexiglass (Rohm & Hass), de 3.0 cm de grosor y 41.0 cm de largo por 15.7 cm de ancho. El filtro de luz RL consiste de dos capas de plexiglass, una de color rojo y una capa de color azul. El filtro de luz R consiste sólo de una capa de plexiglass de color rojo. La transmitancia adecuada de estos filtros fué corroborada por Orozco-Segivia, 1986.

Este dispositivo quedó instalado sobre la placa de gradiente térmico, como se observa en la figura 4.

La cantidad de luz R y RL y su relación, así como el flujo fotónico (en $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{seg}$), producida por las lámparas a lo ancho y largo de la barra, se pueden observar en la figura 5. Las lecturas respectivas se tomaron sobre la barra, a partir del extremo en que se colocó la fuente de RL. Los valores del cociente R/RL y el flujo fotónico pueden ser modificados; es decir, se pueden ampliar o reducir con tan solo incrementar o disminuir la intensidad de la luz del foco incandescente. Esto se logró con un interruptor con control de intensidad luminosa (quinzafosticino, 600 W, 120 V.). En la figura 6 se pueden observar los datos obtenidos, después de disminuir el flujo fotónico del RL (por ejemplo), partiendo de lo registrado en la figura 5 y con la que se puede comparar. Por otra parte, al incrementar la distancia entre la barra y la caja de luz, también se reducen los valores de la relación R/RL y su flujo fotónico.

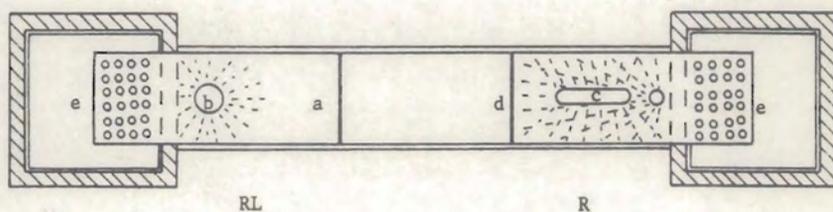


Fig. 4 Vista superior del gradiente de luz R/RL, sobre una placa de gradiente térmico.

- a) Filtro de luz rojo lejano.
- b) Foco incandescente de 60 watts.
- c) Lámpara fluorescente de 4 watts.
- e) Zona perforada de la placa, para intercambio térmico.

esc. 1:1

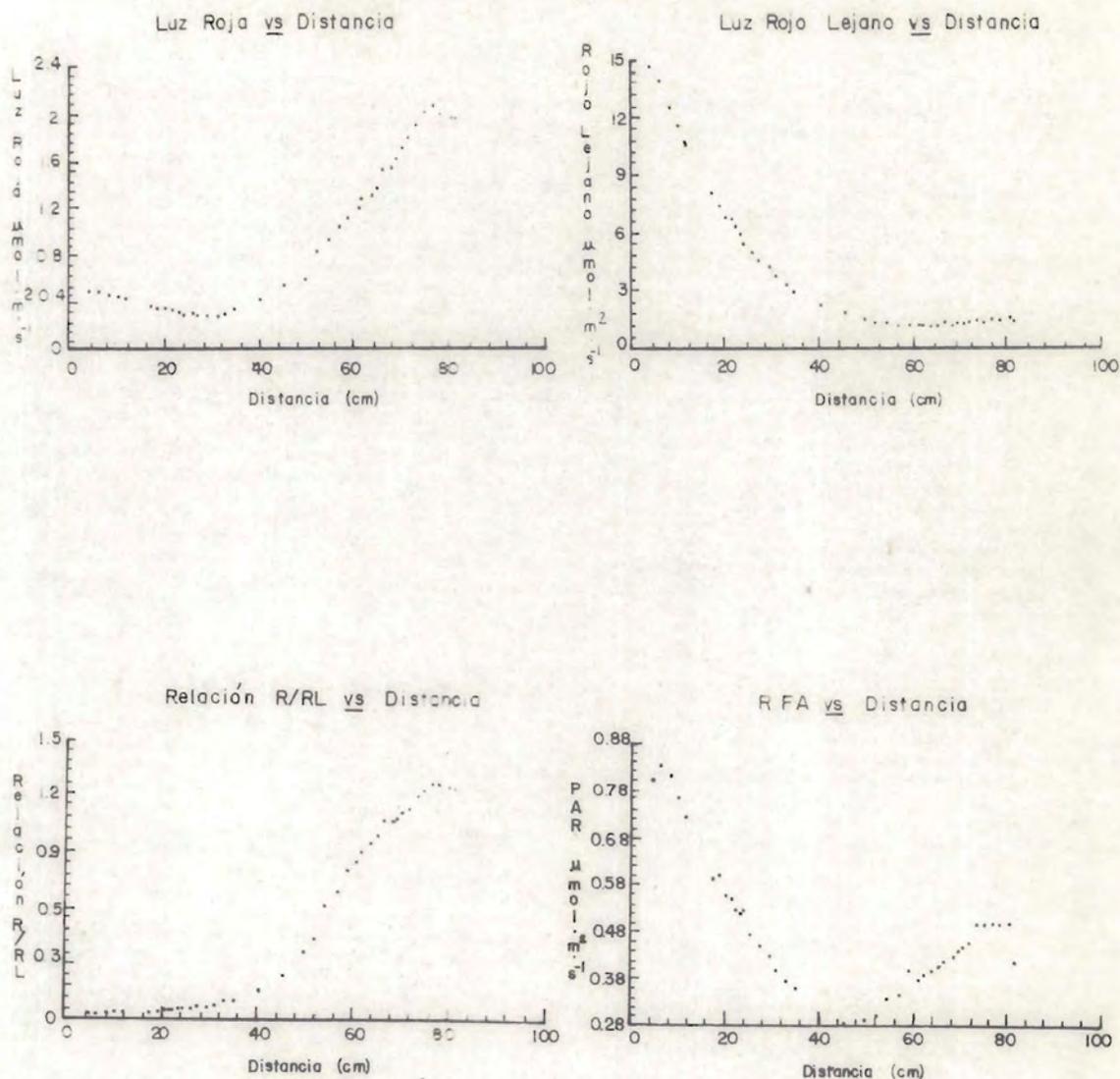


Fig 5 Caracterización lumínica registrada y utilizada en las pruebas experimentales de germinación con el gradiente de luz R/RL.

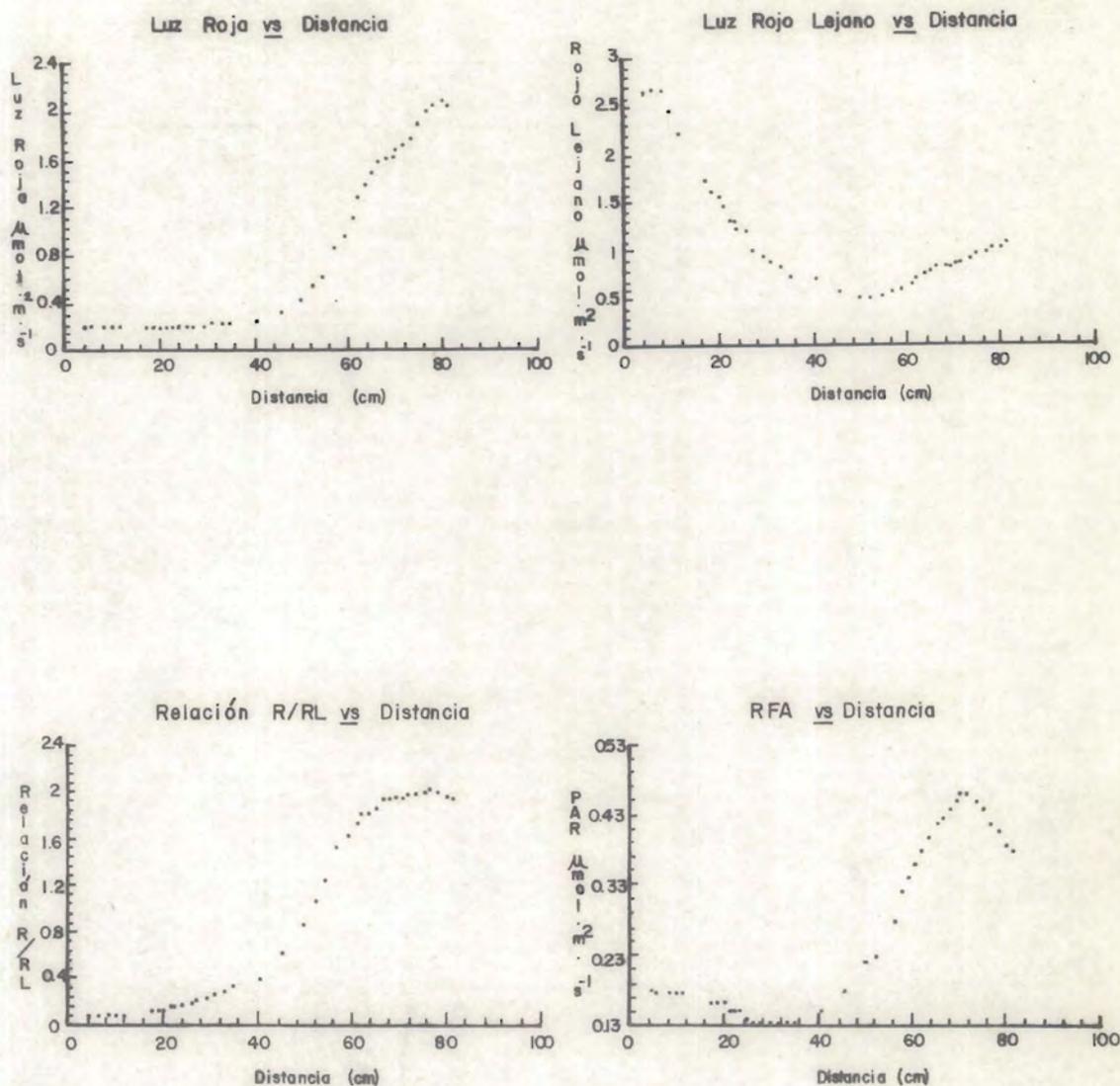


Fig. 6 Caracterización lumínica del gradiente de luz después de reducir el flujo rotónico, a partir de los datos registrados en la figura 5.

El registro de luz R, RL y su relación R/RL, se hizo con un radiómetro 660/730 (Radiation measuring system, marca SKYE). La intensidad se midió con un fotómetro (Photometer, marca LI-COR) y un sensor (Quantum No. 2898 7902).

Una vez obtenido el rango de valores R/RL requerido, sobre la placa de gradiente térmico se marco una serie de puntos para realizar la calibración del gradiente de luz; luego entonces, para hacer el ajuste, se colocó en cada punto la fotoselda del radiómetro y se procedió a ajustar la intensidad de la lámpara incandescente por medio del reóstato hasta obtener los valores óptimos programados para los experimentos de prueba.

El fotoperiodo estuvo controlado por un "timer" electrónico (Chontrol CD-4 FZBN).

Teniendo como base los valores del cociente R/RL registrados en la figura 5, se seleccionaron 13 áreas de 3.0 cm de ancho y que corresponden cada una a un valor (R/RL) determinado (Tabla 1).

Finalmente, el gradiente quedó instalado sobre una mesa metálica (Fig. 7) de 152.5 cm de largo por 76.0 cm de ancho y 74.0 cm de altura. Sobre esta mesa se colocó otra de madera con las mismas dimensiones, pero con 110.0 cm de altura. Esta fué cubierta con tela plastificada negra para formar una cámara oscura y en su interior quedó el gradiente de luz. Sobre la mesa de madera, en la parte superior central se instaló un motor extractor, para ventilar el cuarto oscuro; alrededor del motor se hicieron perforaciones de 0.6 cm de diámetro en una área de 5.0 cm, de tal manera que el motor quedo colocado

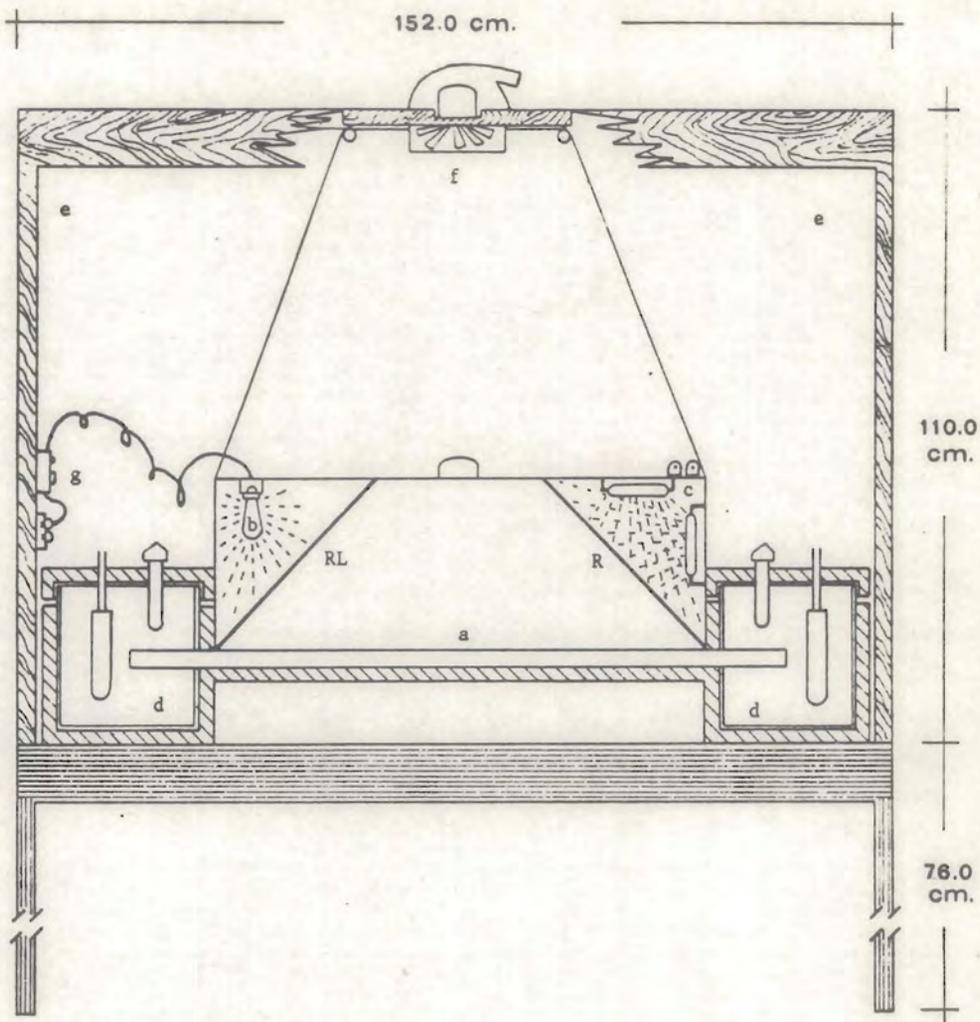


Fig. 7 Instalación del gradiente de luz R/RL sobre una placa de gradiente térmico, dentro de un cuarto oscuro.

- a) Placa del termogradiente.
- b) Foco incandescente de 60 watts.
- c) Lámpara fluorescente de 4 watts.
- d) Tanques con termostato.
- e) Cuarto oscuro.
- f) Motor extractor.
- g) Regulador de intensidad.

esc. 1:1

sobre la mesa y las aspas por debajo de ésta. La velocidad del extractor fué controlada por un regulador de intensidad (quinzafofosticino). La función de la cámara oscura sobre el gradiente, es la de evitar la entrada de luz ajena a las semillas, con lo que se aseguró que la luz que llegaba a éstas era solamente la del gradiente de luz. Se puede prescindir de esta parte del dispositivo cuando se cuenta con un cuarto oscuro.

C. Funcionamiento del gradiente de luz.

En el gradiente de luz R/RL, las pruebas de germinación pueden consistir en sembrar las semillas sobre papel filtro, extendido en la superficie de la barra del termogradiente y manteniéndolo húmedo por capilaridad, desde una canaleta rectangular (Fig. 8), de 86.0 cm de largo por 5.0 cm de ancho y 3.0 cm de altura, con una capacidad de 645.0 cm³ para agua destilada. La cantidad de humedad en el interior de la caja de luz (colocada sobre la placa), es altamente saturada y por tanto, la cantidad de agua que se evapora se condensa en las paredes y resbala hasta llegar nuevamente a la barra, lo que ayuda a evitar una excesiva pérdida de agua por evaporación; de esta manera la canaleta se mantiene con un alto nivel de agua debiendo reponerse ésta con poca frecuencia durante el experimento.

También se pueden utilizar recipientes como las cajas de Petri o cualquier recipiente de plástico *ad hoc*, en los que las semillas se siembran en agar al 1% en agua destilada, o en cualquier otro medio de crecimiento que se considere adecuado para los propósitos que se tengan.

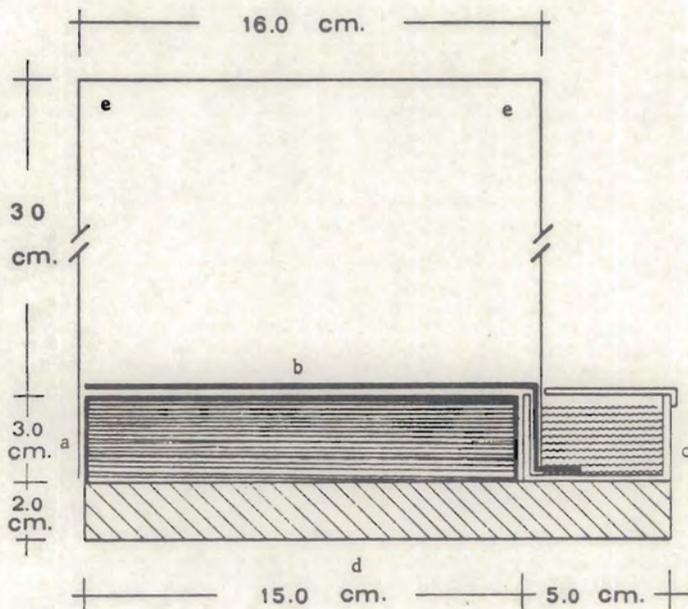


Fig. 8 Corte transversal del termogradiente.

- a) Barra del termogradiente.
- b) Papel filtro.
- c) Canaleta rectangular para agua destilada.
- d) Lámina aislante de espuma de poliuretano.
- e) Caja de aluminio del gradiente de luz.

esc. 1:200

El conteo de semillas germinadas puede hacerse cotidianamente o con la frecuencia que se estime conveniente, usando para ello una lámpara seguridad con luz verde, para iluminar el campo experimental, ya que esta luz no interviene en la germinación.

El requisito primordial de una lámpara de seguridad, es que carezca de luz R y RL, para lo cual se utilizan lámparas fluorescentes y filtros verdes que dan una iluminación verde intenso.

D. Limitaciones del dispositivo gradiente de luz.

Todo dispositivo experimental en el que se pretenda reproducir alguna condición ambiental, tiene limitaciones que impiden generalizar en forma absoluta que lo que ocurre en el experimento es lo que ocurre en la naturaleza; por ejemplo, en este gradiente de luz se mantienen constantes la humedad y la temperatura que en la naturaleza varían y pueden modificar la respuesta de la semilla a la relación R/RL también esta misma relación es variable en el tiempo y en el espacio en el medio natural.

La disposición y la forma del gradiente lo hace mucho más eficiente con semillas pequeñas que con semillas grandes.

A pesar de estas limitaciones, el dispositivo proporciona más información que los cajones de luz R y RL que emplean la mayoría de los investigadores.

IV. USO DEL GRADIENTE DE LUZ EN UN EXPERIMENTO CON SEMILLAS

Una vez diseñado y construido el gradiente de luz se creyó necesario realizar un experimento, con el fin de afirmar los aspectos metodológicos y así conocer el grado de precisión con el que es posible describir el comportamiento germinativo de las semillas, al someterlas a este gradiente de luz R/RL.

Para realizar este experimento, se escogió como material biológico las semillas de Cecropia obtusifolia Bertol y Piper auritum H.B.K. cuyas características son las siguientes:

Se trata de plantas pioneras de rápido crecimiento características de las selvas tropicales húmedas de Norte y Centroamérica, que se establece en claros grandes de la selva, producidos por la caída de árboles, así como también en zonas recién desmontadas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984, 1985 y 1987).

Las semillas de estas especies son pequeñas y se producen en gran número, casi en forma continua durante todo el año, en infrutescencias carnosas que son devoradas por aves, mamíferos, etc. (Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1982; Estrada, et al 1984). Estas semillas han sido utilizadas para numerosos estudios de germinación y se ha demostrado que presentan un fotoblastismo muy marcado, el cual está relacionado con su germinación en claros (Vázquez-Yanes, 1980; Vázquez-Yanes y Smith, 1982; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1985; Orozco-Segovia, 1986).

Las características más importantes del fotoblastismo en

estas especies son: a), el absoluto requerimiento de luz para germinar; b), el requerimiento de varios días consecutivos de iluminación con luz R o blanca para estimular la germinación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1987), en el caso de fotoperiodos cortos se requiere de mayor número de días consecutivos de luz (Vázquez-Yanes y Smith, 1982), y c), el fuerte efecto inhibitorio de la luz difusa de la selva sobre la germinación de las semillas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). Se trata pues de un material ideal para probar la eficiencia del gradiente de luz.

Se utilizaron las semillas de varios individuos para realizar con ellas las pruebas experimentales de germinación, tanto en el gradiente de luz, como en el medio natural de una comunidad vegetal; además se hicieron mediciones de luz en el campo, con el fin de comparar estas respuestas con las obtenidas en el gradiente.

Existen muchas otras semillas bien conocidas desde el punto de vista de su fotoblastismo que podrían haberse usado en este gradiente de luz, por ejemplo plantas cultivadas como lechuga, mostaza o rabano, o plantas silvestres como Chenopodium, Rumex o Verbascum, etc., que pueden ser recomendables para las personas que construyan este gradiente y que no dispongan de las semillas utilizadas por nosotros. La elección de Piper y Cecropia se debió principalmente al profundo conocimiento que se tiene de estas especies, como se demuestra por las numerosas publicaciones que han aparecido al respecto.

A. Lugar de Trabajo.

El trabajo de campo y la recolección de semillas se llevaron a cabo en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" en el Estado de Veracruz, México. Las características de esta reserva ecológica pueden ser consultadas en: Miranda y X. Hernández, 1963; Lot, 1976; Gómez-Pompa, et al 1976; Gómez-Pompa y Del Amo, 1985.

B. Areas de trabajo y su caracterización lumínica.

Dentro de la misma estación se escogieron cuatro sitios de trabajo para efectuar los experimentos de campo y los registros de luz que se describirán con detalle más adelante. Tres de éstos fueron elegidos en el interior de la selva, los que se identificaron como S-1, S-2 y S-3; y el cuarto dentro de un amplio claro, identificado como C-1. En cada uno de estos sitios (durante el tiempo que se expusieron las semillas a la luz del medio natural, en total 5 días), se registraron los valores del cociente R/RL y la RFA que incidía a diferentes horas del día (9, 11, 13 y 17 hrs). La caracterización lumínica de los sitios de trabajo se encuentra en la tabla 2.

Por otra parte, en el sitio S-3 y en un claro diferente al mencionado, se registró a distintas horas del día (9, 11, 13, 15 y 17 hrs), para cada mes a lo largo de un año la relación R/RL y la RFA que llegaba a éstos; en la tabla 5 se muestran los valores promedio de los datos registrados.

TABLA 1

Distancia (cm)		R/RL
4.5	- 7.5	0.03
13.0	- 10.0	0.04
20.0	- 23.0	0.05
27.0	- 30.0	0.07
33.5	- 36.5	0.11
38.5	- 41.5	0.15
43.5	- 46.5	0.20
49.5	- 52.5	0.40
54.5	- 57.5	0.60
59.5	- 62.5	0.80
66.0	- 69.0	1.00
70.5	- 73.5	1.10
77.5	- 80.5	1.20

Valores del cociente rojo/rojo lejano obtenidos en el gradiente de luz R/RL y que se utilizaron en las pruebas de germinación.

TABLA 2

Sitio	R	DS	RL	DS	R/RL	DS	RFA	DS	Hora
S-1	0.37	0.16	1.98	0.68	0.21	0.05	4.34	1.26	9:00
S-1	0.15	0.04	0.74	0.16	0.18	0.11	3.50	0.36	11:00
S-1	0.17	0.05	0.74	0.20	0.23	0.01	2.16	0.39	13:00
S-1	0.07	0.01	0.14	0.05	0.54	0.14	0.78	0.33	17:00
S-2	0.19	0.09	0.77	0.14	0.22	0.07	2.26	0.58	9:00
S-2	0.14	0.07	0.90	0.72	0.15	0.07	3.33	0.12	11:00
S-2	0.15	0.06	0.70	0.23	0.19	0.04	1.54	0.60	13:00
S-2	0.18	0.21	0.32	0.35	0.51	0.09	0.63	0.18	17:00
S-3	0.19	0.02	0.59	0.06	0.29	0.06	1.04	0.75	9:00
S-3	0.16	0.01	0.84	0.12	0.19	0.08	1.38	0.64	11:00
S-3	0.16	0.02	0.84	0.02	0.19	0.01	1.59	0.36	13:00
S-3	0.13	0.08	0.27	0.07	0.48	0.06	1.43	0.25	17:00
C-1	3.63	0.11	5.21	0.05	0.74	0.06	131.20	34.83	9:00
C-1	8.52	0.46	9.40	0.20	0.90	0.09	901.00	23.18	11:00
C-1	6.01	2.24	8.25	2.19	0.86	0.24	483.00	39.23	13:00
C-1	1.11	0.13	1.21	0.23	0.94	0.04	20.24	4.34	17:00

Caracterización lumínica de los sitios de trabajo en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" Selva (S), Claro (C). Se presentan los promedios de cinco registros de luz roja (R); rojo lejano (RL); relación rojo/rojo lejano (R/RL) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA), en $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ a diferentes horas del día, con sus respectivas desviaciones estándar (DS).

C. Colecta de semillas.

Se colectaron semillas de 4 a 15 individuos, durante los meses de octubre de 1986 y junio de 1987, los frutos maduros se tomaron directamente del árbol depositandolos en bolsas de papel después de su colecta, para trasladarlos a la Cd. de México. En el laboratorio las semillas fueron colocadas en charolas de plástico y se mantuvieron dentro de una cámara a 25°C. y a la oscuridad, hasta secarlas completamente por corriente de aire; posteriormente fueron separadas de las fibras que las envuelven cuando están en el fruto y se homogeneizaron. Inmediatamente después se almacenaron en cajas de plástico negras para revelado (marca Kodak), impidiendo así el paso de luz.

D. Pruebas de germinación en el gradiente de luz.

Las pruebas de germinación en este dispositivo (cada una con 3120 semillas), se realizaron de la siguiente manera: se distribuyeron las semillas sobre papel filtro extendido en la superficie de la barra y manteniendolo húmedo por capilaridad, como se menciona en el punto III C. Para cada uno de los diferentes valores de la relación R/RL mostrados en la tabla 1, se colocaron 240 semillas divididas en 5 grupos (réplicas) así, cada grupo contaba con 48 semillas dentro de un espacio de 3.0 por 2.5 cm y separada una réplica de otra por 1.0 cm a lo ancho de la barra (Fig. 9). Al sembrar estas semillas se utilizó una luz de seguridad que consistió en una lámpara (HANSA), con un foco incandescente de 10 W y un filtro (Safe Light Glass No. 3, marca HANSA), color naranja-verde mientras

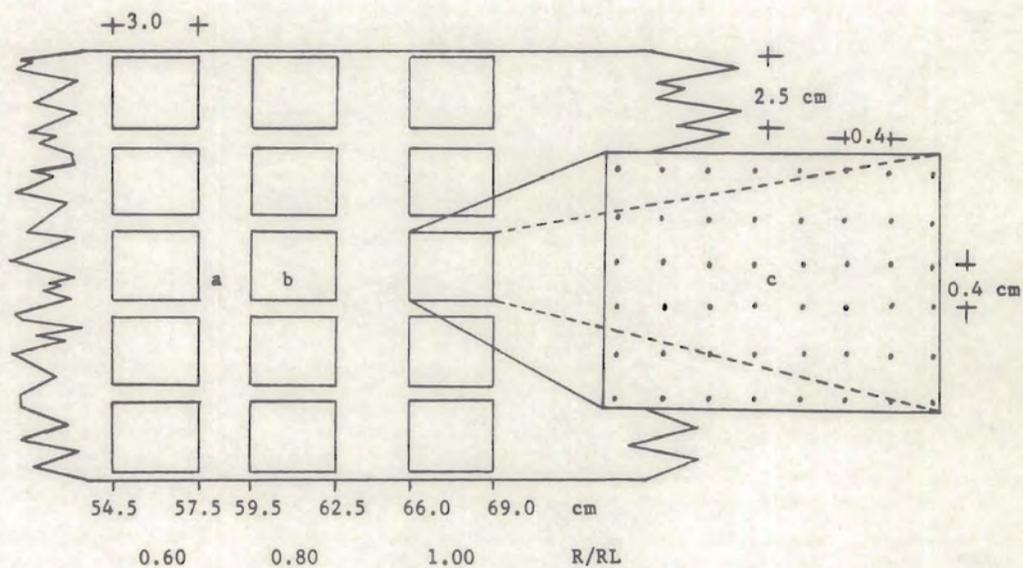


Fig. 9 Esquema de distribución para la siembra de semillas sobre la placa de termogradiente, de acuerdo a los valores de sigma R/RL obtenidos en el gradiente de luz.

- a) Barra de gradiente térmico.
- b) Grupos o réplicas de semillas.
- c) Distribución de las semillas.

esc. 1:200

tanto, las lámparas del gradiente de luz permanecieron apagadas.

El fotoperiodo en estas pruebas de germinación fué de 12 hrs de luz y 12 hrs de oscuridad durante 9 días, más un periodo de oscuridad de 9 días posterior al tratamiento de luz, para conocer con exactitud el número de semillas germinadas.

Los experimentos realizados fueron los siguientes:

1.- Para conocer el % de germinación bajo los diferentes valores del cociente R/RL obtenidos en el gradiente de luz antes descrito, se sembraron semillas de cuatro individuos de la especie Cecropia obtusifolia (colectadas en 1986), luego de 94 días de almacenamiento en la forma mencionada.

2.- En una segunda prueba de germinación se sembraron en el gradiente de luz, semillas de diez individuos de Piper auritum, después de 108 días de almacenadas en la oscuridad.

E. Pruebas de germinación en el campo.

Además de los experimentos llevados a cabo en el gradiente de luz antes descrito, se realizó una prueba diseñada para conocer la respuesta germinativa en cuanto a porcentaje (%) de germinación de las semillas sembradas en cajas de Petri, por el procedimiento tradicional ampliamente probado en esta especie, de utilizar agar al 1 % en agua destilada, con el objeto de ver si las respuestas germinativas obtenidas en el gradiente de luz eran comparables a las que se obtuvieran con este procedimiento. Las cajas de Petri se expusieron a las diferentes condiciones de luz y temperatura que se describen a continuación:

Para esta prueba de germinación en el campo, se sembra-

ron las semillas de 15 individuos de *C. obtusifolia*, colectadas en junio de 1987, después de que permanecieron almacenadas en la oscuridad durante 76 días; se sembraron 50 semillas en cada caja de Petri, con tres repeticiones para cada tratamiento. Cada una de las cajas se depositó en una bolsa de plástico que fué sellada con calor para evitar la desecación del agar.

Estas semillas se expusieron durante 5 días a la luz que incidía en cada uno de los sitios (S-1, S-2, S-3 y C-1), a nivel del suelo; así como también, otras réplicas se expusieron a las condiciones ambientales del laboratorio (de la estación de "Los Tuxtles"), sobre una mesa junto a la ventana.

Después de 5 días del tratamiento con luz, las semillas se mantuvieron en la oscuridad por un periodo de 9 días e inmediatamente después se registró la germinación.

Por otra parte, para cada una de las pruebas de germinación realizadas en el gradiente de luz R/RL y en el campo, se hicieron pruebas de germinación en oscuridad, para lo cual se sembraron 150 semillas en tres cajas de Petri (50 en C/U) con medio agar al 1 % en agua destilada. Una vez sembradas las semillas, las cajas de Petri fueron depositadas dentro de cajas de plástico negras para revelado (marca Kodak), y selladas con cinta aislante de plástico negra, asegurando con ello la no penetración de la luz.

El tiempo que permanecieron las semillas dentro de las cajas negras, fué el mismo que duró la exposición de las semillas a la luz más el periodo de oscuridad en cada experimento.

Dentro de los resultados obtenidos se muestran, para cada uno de los experimentos realizados, el promedio (\bar{X}) del porcentaje (%) de germinación de cada uno de los valores R/RL simulados en el gradiente de luz, así como también, para cada sitio experimental de la comunidad vegetal. Además, para el análisis estadístico se hizo un análisis de varianza, utilizando el programa estadístico computarizado STATGRAPHICS (versión 1); previa transformación de los porcentajes de germinación al arco-seno.

Como resultado de las pruebas experimentales llevadas a cabo (bajo las condiciones antes descritas), en el gradiente de luz, encontramos lo siguiente:

Cecropia obtusifolia respondió al estímulo luminoso recibido (Tabla 4 y Fig. 10), con el porcentaje de germinación más bajo (2.08 %), para el cociente R/RL 0.03 y el más alto (63.78 %), bajo la relación R/RL de 1.20.

El análisis de varianza realizado para esta especie (Tabla 7), nos permitió agrupar en cuatro bloques que difieren significativamente entre sí ($p < 0.05$), a las respuestas obtenidas a lo largo del gradiente de luz en cuanto a la cantidad de semillas germinadas.

El primer grupo está constituido por la germinación registrada desde la relación R/RL de 0.03, hasta la relación R/RL de 0.20, con porcentajes menores al 10 % de germinación, y sin diferencia significativa entre estos ($p > 0.05$), por lo que las variaciones obtenidas no fueron debidas al tratamiento de luz que recibieron las semillas. En este grupo se encuentran los porcentajes mínimos de germinación (2.08 % a 7.92 %).

El segundo grupo incluye el porcentaje de germinación registrado en la relación R/RL de 0.40 (29.17 %).

En el tercer grupo, el porcentaje de germinación registrado fué entre 45 y 50 %, bajo la relación R/RL de 0.60.

Finalmente, en el cuarto grupo se incluyen los porcentajes de germinación máxima (entre 57 y 65 %) sin diferencia significativa entre sí ($p > 0.05$), registrados bajo las pro-

porciones R/RL de 0.80 a 1.20.

En las pruebas de germinación en la oscuridad con esta especie, no se registró germinación alguna.

En un segundo experimento con el gradiente de luz R/RL, la especie Piper auritum sólo germinó a partir de la relación 0.40, hasta la de 1.20 (Tabla 5 y Fig. 11). Sin embargo, los porcentajes de germinación obtenidos en las relaciones R/RL de 0.40 y 0.60 (0.83 % y 4.17 % respectivamente), de acuerdo al análisis de varianza realizado para esta especie (Tabla 6), estos porcentajes de germinación no presentan diferencia significativa alguna entre sí ($p > 0.05$), y puede considerarse que dichos porcentajes son debidos al asar.

Entre los porcentajes de germinación registrados entre las relaciones de 0.80, 1.0 y 1.1 si hay diferencia significativa y no la hay entre 1.1 y 1.2; por lo que se considera que a partir de la relación de 1.1 se puede obtener la máxima germinación para este lote de semillas y bajo las condiciones experimentales descritas en la metodología. En las pruebas de germinación en la oscuridad no registramos germinación alguna.

Las pruebas de germinación en el campo con semillas de Cecropia obtusifolia, nos permiten apreciar claramente la modificación de la respuesta germinativa bajo el efecto de la luz de diferentes microclimas de la comunidad vegetal, en donde los valores del cociente R/RL registrados (Tabla 2) fluctuaron entre 0.15 y 0.54 durante el día.

En esta prueba encontramos grandes diferencias entre los porcentajes de germinación de los sitios experimentales (S-1,

S-2 y S-3), después de haber expuesto las semillas durante cinco días a las condiciones de luz de cada uno de los sitios mencionados; obteniendo para el primero (S-1) el 15.33 % de germinación, para el segundo (S-2) el 0.00 % y en el tercero (S-3) sólo un 0.67 %. Posteriormente, después de nueve días de almacenarlas en la oscuridad se registró para cada uno de los sitios el porcentaje de germinación, obteniéndose para el S-1, 18.67 %; para el S-2, 2.67 % y para el S-3, el 0.67 % (Tabla 8).

Por otra parte, en el claro de la comunidad vegetal (Sitio C-1) encontramos que el porcentaje de germinación fué muy elevado con sólo 5 días de luz natural (88.00 %), incrementándose al 89.33 % después del tratamiento de oscuridad durante nueve días.

Mientras tanto, en condiciones de sombra artificial (C-L) encontramos que las semillas germinaron en un 76.67 % después de cinco días de exposición (Tabla 8), porcentaje que se incrementó al 88.00% después del tratamiento a la oscuridad, durante nueve días.

Para analizar más claramente estos resultados, calculamos el promedio de la proporción R/RL durante el día para cada uno de los diferentes sitios de trabajo (Tabla 9). Así encontramos que dentro de la comunidad vegetal, el sitio S-1 tiene el valor mayor de R/RL (0.54 en Tabla 2) y una mayor variación de esta relación a lo largo del día; mientras que en el sitio S-3 se encuentra una variación menor y se tiene el valor R/RL máximo menor. Por lo que vemos que el interior de la selva no es homogéneo y esto puede explicar los resultados obtenidos en los diferentes sitios.

Hora	SELVA			CLARO	
	R/RL	RFA		R/RL	RFA
9:00	0.07	2.08		1.16	288.4
11:00	0.53	2.12		1.12	792.3
13:00	0.52	3.46		1.14	615.1
15:00	0.48	0.94		1.14	792.1
17:00	0.69	0.43		1.13	163.6

Datos promedio del cociente R/RL y la radiación fotosintéticamente activa (RFA), registrados en diferentes horas durante el día (un registro para cada mes en el transcurso de un año), en dos comunidades diferentes.

TABLA 4

Rel. R/RL	% de Germ.	ES
Osc.	0.00	0.00
0.03	2.08	0.66
0.04	2.50	1.56
0.05	2.92	2.12
0.07	2.92	1.67
0.11	3.33	2.83
0.15	7.08	5.68
0.20	7.92	2.76
0.40	29.17	9.59
0.60	47.50	2.06
0.80	57.08	5.05
1.00	57.50	7.06
1.10	62.08	2.77
1.20	63.78	8.29

Promedio del % de germinación de *Cecropia obtusifolia* luego de 9 días de luz más 9 días de oscuridad en el gradiente de luz R/RL. Sembradas luego de 94 días de almacenadas en la oscuridad. Los porcentajes de la relación 0.03 a 0.20 y de 0.80 a 1.20 no difieren entre sí significativamente ($p > 0.05$), pero sí con los % de la relación 0.40 y 0.60 ($p < 0.05$). Error estándar (ES), a un nivel de confianza del 95 %.

TABLA 5

Rel. R/RL	% de Germ.	ES
Osc.	0.00	0.00
0.03	0.00	0.00
0.04	0.00	0.00
0.05	0.00	0.00
0.07	0.00	0.00
0.11	0.00	0.00
0.15	0.00	0.00
0.20	0.00	0.00
0.40	0.83	1.67
0.60	4.17	2.28
0.80	25.42	4.64
1.00	55.83	9.27
1.10	76.67	6.24
1.20	81.67	9.90

Promedio del % de germinación de *Piper auritum* luego de 9 días de luz más 9 días de oscuridad. Sembradas en el gradiente de luz R/RL, después de almacenadas 108 días en la oscuridad. Los porcentajes de la relación 0.03 a 0.60 y de 1.10 a 1.20, no difieren entre sí significativamente ($p > 0.05$), pero sí con los % de la relación 0.80 y 1.00 ($p < 0.05$). Error estándar (ES), a un nivel de confianza del 95 %.

TABLA 6

Análisis de varianza para la prueba de germinación en el gradiente de luz con la especie Piper auritum.

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	Grados Libertad	Cuadrado Medio	F	Probabilidad
Tratamiento	13509.54	12	1125.79	201.59	0.00000
Error	290.40	52	5.58		

Contraste por el método LSD (Mínima Diferencia Significativa, Programa estadístico STATGRAPHICS).

De acuerdo al análisis de varianza, no existe diferencia significativa entre los porcentajes de germinación registrados desde el tratamiento R/RL de 0.03 hasta el de 0.60; pero difieren con el valor registrado en la relación R/RL de 0.80, que a la vez difiere con el de la relación 1.00 y éste último difiere con los valores de la relación 1.10 y 1.20, ya que en las dos últimas relaciones R/RL tampoco existe diferencia significativa entre sus porcentajes de germinación.

TABLA 7

Análisis de varianza para la prueba de germinación en el gradiente de luz con la especie Cecropia obtusifolia.

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	Grados Libertad	Cuadrado Medio	F	Probabilidad
Tratamiento	9839.94	12	819.99	100.66	0.00000
Error	423.60	52	8.15		

Contraste por el método LSD (Mínima Diferencia Significativa, Programa estadístico STATGRAPHICS).

De acuerdo al análisis de varianza, los porcentajes de germinación registrados desde la relación R/RL de 0.03 hasta la de 0.20 no difieren significativamente entre sí; así mismo, los porcentajes registrados desde la relación 0.80 hasta la relación 1.20 tampoco difieren significativamente entre sí y sólo difieren con los valores registrados para la relación 0.40 y 0.60, que a la vez difieren entre sí.

TABLA 8

Sitio	% Germ. (A)	DS	% Germ. (B)	DS
S-1	15.33	13.32	18.67	12.86
S-2	0.00	0.00	2.67	4.62
S-3	0.67	1.15	0.67	1.15
C-1	88.00	1.63	89.33	3.05
C-L	76.67	10.07	88.00	9.16

Promedio del porciento de germinación de tres réplicas (50 semillas en C/U) de Cecropia obtusifolia, después de cinco días de exposición a la luz natural (A) en los sitios del interior de la selva (S-1, S-2 y S-3), en un claro (C-1) y en condiciones de luz difusa del interior del laboratorio (C-L), en la estación "Los Tuxtles". Posteriormente, las semillas se almacenaron en la oscuridad durante 9 días y nuevamente se registró la germinación obteniéndose (B). Desviación estándar (DS).

TABLA 9

Sitio	R/RL	DS	RFA	DS	% Germ.	DS
S-1	0.29 ± 0.17		2.69 ± 1.56		18.67 ± 12.86	
S-2	0.27 ± 0.16		1.94 ± 1.14		2.67 ± 4.62	
S-3	0.29 ± 0.14		1.36 ± 0.23		0.67 ± 1.15	
C-1	0.86 ± 0.09		383.86 ± 397.28		89.33 ± 3.05	

Valores promedio del cociente rojo/rojo lejano (R/RL) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) registrados durante el día en cada uno de los sitios experimentales de la comunidad vegetal, y el valor promedio del porciento de germinación de Cecropia obtusifolia, obtenido después de 5 días de exposición en luz natural de los sitios experimentales, más 9 días de oscuridad. Desviación estándar (DS).



% de Germinación vs R/RL

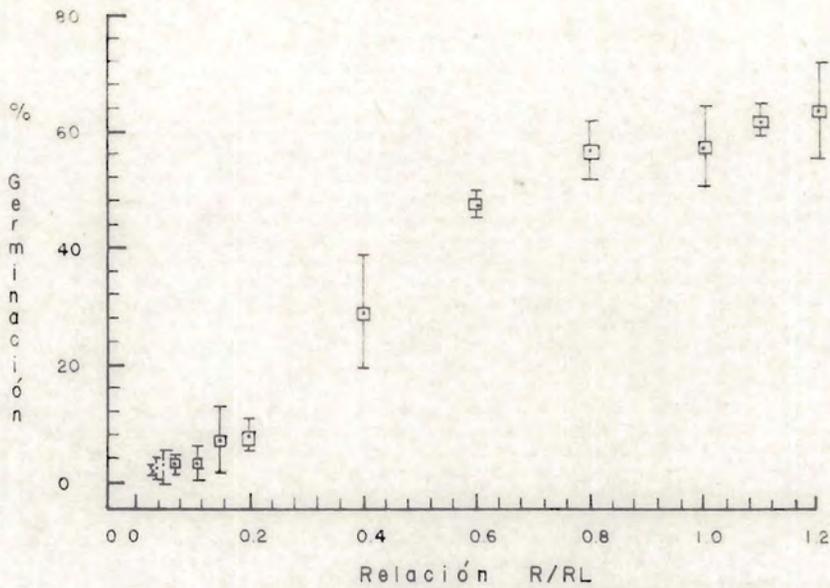


Fig 10 Promedio del porcentaje de germinación de Cecropia obtusifolia, después de 9 días de luz (12 hrs) más 9 días de oscuridad.

% de Germinación vs R/RL

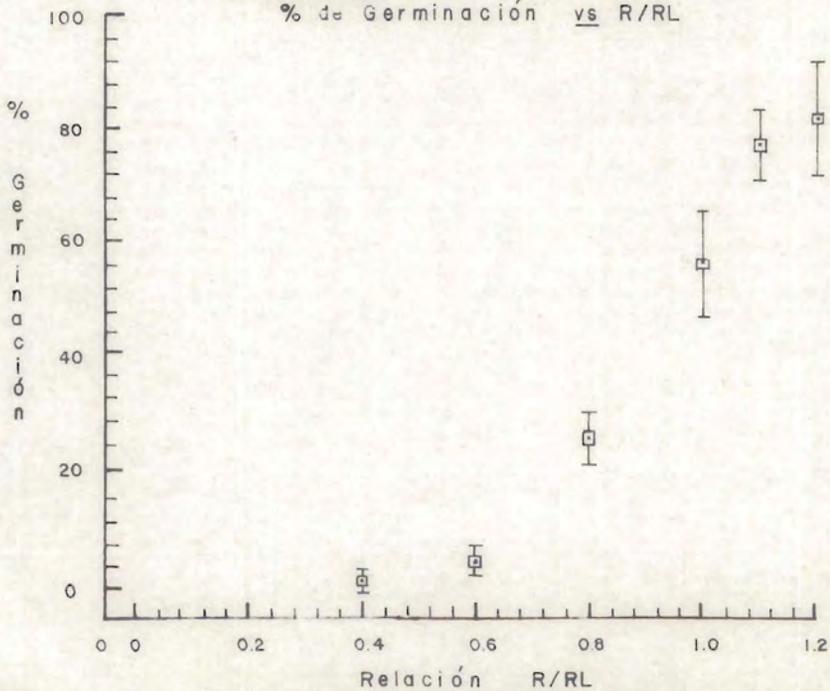


Fig 11 Promedio del porcentaje de germinación de Piper auritum, después de 9 días de luz (12 hrs), más 9 días de oscuridad.

Los resultados del diseño, funcionamiento y uso del gradiente de luz R/RL, podemos dividirlos en dos aspectos:

- 1.- Resultados de germinación.
- 2.- Funcionamiento del gradiente.

1.- La especie Cecropia obtusifolia presenta un umbral de respuesta no bien definido ya que las semillas pueden germinar en proporciones de luz R/RL tan bajas como 0.03, pero con un porcentaje de germinación muy reducido, el cual es mayor de acuerdo al incremento de la proporción R/RL.

Los resultados indican que esta especie requiere de una proporción de luz R/RL igual a 0.80 o mayor para alcanzar un óptimo de germinación, mientras que los requerimientos mínimos de luz, bajo los cuales esta especie puede germinar, están dados por la relación R/RL de 0.40 ya que, para las relaciones más bajas el porcentaje de germinación (menos del 10.0 %), es poco significativo.

En la segunda prueba de germinación, con las semillas de Piper auritum, hemos encontrado que esta especie no germina con bajas proporciones R/RL, ni en la oscuridad; pero su germinación se incrementa a partir de la relación 0.80. Al parecer, esta especie requiere de proporciones R/RL altas para responder al estímulo luminoso.

Piper auritum requiere de un cociente igual a 0.80 para expresar el mínimo de germinación (25.00 %), ya que con relaciones R/RL menores la germinación que pueda registrarse no es significativa. Por el contrario, las condiciones óptimas

de iluminación para que dicha especie alcance un máximo de germinación (76.00 - 81.00 %), se dan cuando la proporción R/RL es igual o mayor a 1.10; pues en el caso de que la relación R/RL sea igual a 1.00, solamente germinan el 55.00 % de las semillas.

De acuerdo con Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1987), esta especie sólo se establece en amplios claros de la comunidad vegetal y nunca en el interior de esta. Los resultados obtenidos en el gradiente, pueden reafirmar lo anterior, ya que para las relaciones R/RL mayores a 1.10 se registró el mayor porcentaje y dichas proporciones R/RL son en promedio igualmente mayores a 1.10 durante el día y durante el año en un claro estudiado, como se muestra en la tabla 3.

Ambas especies (C. obtusifolia y P. auritum) responden claramente de manera distinta, el efecto de las diferentes proporciones de luz R/RL a las que se sometieron; ya que el umbral de respuesta en cada especie es diferente.

Por otra parte, a pesar de que el promedio de la proporción R/RL durante el día en los sitios del interior de la comunidad, no presentan diferencias significativas entre sí (Tabla 8), aunque los valores máximos de R/RL en estos sitios (Tabla 2), reflejan que en S-1 hay mayor proporción de luz no filtrada a algunas horas del día que en S-3, encontramos que los porcentajes de germinación si difieren, siendo mayor en S-1 (18.67 %) y menor en S-3 (0.67 %); no obstante, los porcentajes de los sitios S-2 y S-3 pueden no ser significativos, por ser tan bajos y cercanos al 0.0 % de germinación, como lo registrado en las pruebas a la oscuridad.

En contraste con lo registrado en el interior de la comunidad, está el alto porcentaje de germinación (89.33 %) registrado en el claro (C-1), donde la proporción de luz R/RL era de 0.86 en promedio durante el día; así como la germinación (88.00 %) registrada en condiciones de sombra artificial (C-L).

Vázquez-Yanes (1980a), considera que "la causa principal en la inhibición de la germinación dentro de la selva, es la calidad de la luz y no la intensidad de la luz difusa". Los resultados obtenidos de los experimentos realizados, confirman ciertamente lo anterior. Para los sitios de trabajo en el interior de la comunidad vegetal encontramos una proporción de R/RL igual a 0.28 ± 0.16 y una intensidad (que se midió con un fotometro LI-COR y un sensor Quantum. Ver III B.), de 1.99 ± 0.97 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) en promedio durante el día (Tabla 9), y en promedio anual una relación R/RL de 0.46 ± 0.23 y una intensidad de 1.81 ± 1.18 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Tabla 3); sin embargo, el valor promedio de germinación bajo el dosel (7.34 ± 9.86 %), fué muy similar al obtenido en la proporción R/RL 0.20 del gradiente de luz (7.92 %, Tabla 4), pero en el cual la intensidad era de 0.28 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ (Ver Anexo).

Además, mientras que en el sitio C-1 se registró un elevado porcentaje de germinación (89.33 ± 3.05 %), bajo un valor promedio (durante el día) R/RL de 0.86 ± 0.09 y una intensidad de 383.86 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ (Tabla 9); en el gradiente de luz se registró en promedio el 57.29 ± 0.30 % de germinación con una relación R/RL promedio de 0.90 ± 0.11 y una intensidad de 0.41 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Podemos considerar que la diferencia en estos porcentajes puede ser debida a la intensidad, ya que

ésta puede únicamente estar determinando la velocidad de germinación, pero no la respuesta germinativa.

2.- A partir de la información recopilada en la bibliografía consultada, de las mediciones y experimentos realizados en el campo dentro de este proyecto, hemos visto que la calidad de la luz, en particular la relación R/RL y su variación temporal y espacial en las comunidades naturales, juega un papel importante en la regulación de la germinación de las semillas estudiadas. Las diferentes proporciones de R/RL que se registraron en la comunidad vegetal, pudieron ser simuladas con la construcción del dispositivo "Gradiente de Luz R/RL" y con él pudimos conocer como las semillas estudiadas, muestran una distinta respuesta y marcada en cada uno de los diferentes valores del cociente R/RL.

Hay un punto del espectro de relaciones R/RL en el cual se produce la ruptura de la latencia, siendo éste más claramente definido en la especie Piper auritum que en Cecropia obtusifolia.

Por lo anterior queda demostrada la utilidad y la importancia de contar con un equipo de experimentación que permita obtener un gradiente continuo de condiciones R/RL.

Existen en el comercio diversos aparatos para estudiar la germinación de las semillas bajo condiciones controladas. Lo más que a estos aparatos se les puede pedir es: una temperatura, una intensidad y una humedad determinada y que fluctúen bajo cierto programa a lo largo del día por lo que, cuando se desea experimentar con factores más complejos o

contar con gran número de condiciones experimentales, se requiere de diseños completamente diferentes a los que existen en el mercado. Tal es el caso del estudio del gradiente de temperatura o del efecto del gradiente R/RL, como el que aquí se presenta.

El aparato construido ha demostrado ser de gran utilidad para determinar con precisión los requerimientos lumínicos de las semillas de las diferentes especies en estudio. Este permitirá realizar investigaciones aun no exploradas; por ejemplo, es posible utilizar el aparato empleando simultáneamente un gradiente de temperatura, y de esa manera conocer las modificaciones que sufren las semillas en su respuesta a la luz bajo diferentes regímenes térmicos, así como es posible también utilizar diferentes fotoperiodos. Además, por medio de las variaciones en la intensidad de las lámparas se pueden simular las variaciones espectrales que ocurren a lo largo del día. Con luces suplementarias es posible también, simular el efecto de rayos ocasionales de luz directa y ver así, como se modifica la respuesta germinativa de las semillas que se encuentran en diferentes posiciones de la barra, y por tanto, bajo el efecto de diferentes proporciones de R/RL. Otras mediciones efectuadas en la selva han permitido observar que la relación R/RL tiende a incrementarse al amanecer y al anochecer en cada punto del suelo; por lo que sería interesante también en un futuro, modificar el gradiente de luz aquí presentado, para poder programar esa variación temporal (Vázquez-Yanes, comunicación personal). Queda aún mucho por hacer con respecto al estudio de este factor ambiental y al diseño o modificación de aparatos para lograr abarcar todo el espec-

tro de variaciones de la luz en el ambiente natural. El gradiente aquí presentado, puede ser el instrumento básico para hacer posible todos esos desarrollos futuros.

Como los experimentos realizados en esta TESIS, pueden haber muchos otros que pueden incrementar nuestro conocimiento y al mismo tiempo ayudarnos a comprender con mayor claridad su función en la naturaleza.

VIII. CONCLUSIONES

- A.- El aparato diseñado produce un gradiente continuo de relaciones R/RL, con poco efecto sobre la intensidad y eliminando casi completamente las variaciones de temperatura.
- B.- Las semillas estudiadas responden claramente a ese gradiente, siendo más precisa la respuesta en el punto de disparo de la germinación de *Piper auritum* que en *Cecropia obtusifolia*.
- C.- El aparato diseñado puede servir de base para hacer las modificaciones necesarias y poder llevar a cabo el desarrollo de los experimentos que permitan abarcar otras formas de variación de la luz en el medio ambiente natural.

- Anderson, M.C. 1968. Some problems of simple characterization of light climate in plant communities. p. 77 - 90. En: Bainbridge, R., G.C. Evans y O. Rackham (Eds.). Light as an ecological factor. British Ecological Society Symposium Number Six. Blackwell Scientific Publications Oxford and Edinburgh.
- Bartley, M.R. y B. Franckland. 1984. Phytochrome intermediates and action spectral for light perception by dry seeds. Plant. Physiol. 74: 601 - 604.
- Biggs, W.W., A.R. Edison, J.D. Eastin, K.W. Brown, J.W. Maranville, y M.D. Clegg. 1971. Photosynthesis light sensor and meter. Ecology. 52: 125 - 131.
- Bjorkman, O. y M.M. Ludlow. 1972. Characterization of the light climate on the floor of a Queensland rainforest. Carnegie Institution Yearb. 71: 85 - 94.
- Black, M. 1972. Control processes in germination and dormancy. Oxford University Press, London. 16 p.
- Bliss, D. y H. Smith. 1985. Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. Plant. Cell & Environ. 8: 475 - 483.

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

Cathey, H.M. y L.E. Campbell. 1987. Respuesta de la planta a la calidad y cantidad de luz. p. 257 - 304. En: M. N. Christiansen y C.F. Lewis. (Eds.). Mejoramiento de plantas en ambientes poco favorables . Ed. Limusa. México, D.F.

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

----- y C.B. Field. 1987. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: Evaluation of a computerized technique. (en prensa).

Del Amo, R.S. 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. p. 79 - 91. En: Gómez-Pompa y Del Amo (Eds.) Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Ed. Alhambra Mexicana. México, D.F.

Drummond, A.J. 1962. Techniques for the measurement of solar and terrestrial radiation fluxes in plant biological research: A review with special reference to

the aird zones. p. 13 - 27. En: F.E. Eckard. (Ed.).
Methodology of plant ecophysiology. Montpellier,
 France, UNESCO.

Estrada, A., R. Coates-Estrada, C. Vázquez-Yanes y A. Orozco-Segovia. 1984. Comparisson of frugivory by howling monkeys (Alouata palliata) and bats (Artibeus jamaicensis) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, México. Amer. J. Primatology 7: 3 - 13.

François, G., E. Ruiz y C. Vázquez-Yanes. 1975. Diseño y construcción de un espectrofotómetro de campo. Iurrialba. 25: 128 - 131.

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

Galston, A.W. y P.J. Davies. 1970. Control mecanismos in plant development. Prentue Hall, Inc. New Jersey. p. 1 40.

Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-yanes, S. Del Amo y A. Butanda. (Eds.). 1976. Regeneración de selvas. Ed. Continental, México, D.F. 640 p.

- y Del Amo. (Eds.). 1985. Inestigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Ed. Alhambra Mexicana. México, D.F. 421 p.
- Heathcote, L., K.R. Bambridge y J.S. McLaren. 1979. Specially constructed growth cabinets for simulation of the spectral photon distributions canopies. J. Exp. Bot. 30: 347 - 353.
- Hendricks, S.B., H.A. Borthwick y R.J. Downs. 1956. Pigment conversion in formative responses of plants to radiation. Proc. Nat. Acad. Sci. 42: 19 - 27.
- Holmes, M.G. 1981. Spectral distribution of radiation within plant canopies. p. 147 - 158. En: H. Smith (Ed.). Plants and the daylight spectrum. Academic Press, London.
- Holthuijzen, A.M.A. y J.H.A. Boerboom. 1982. The Cecropia seedbank in the Surinam lowland rain forest. Biotropica 14: 62 - 68.
- Kendrick, R.E. y J.H. Russel, 1975. Photomanipulation of phytochrome in lettuce seeds. Plant. Physiol. 56: 332 - 333.
- y B. Frankland. 1983. Phytochrome and plant growth. Studies in Biology No. 68 Edward Arnold. Publishers

- Larcher, W. 1983. Physiological Plant Ecology. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York. p. 1 - 18.
- Lee, D.W. 1985. Duplicating foliage shade for research on plant development. J. Hort. Sci. 20: 116 - 118.
- 1987. The spectral distribution of radiation in two neotropical rainforest. Biotropica. 19: 161 - 166.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La estación de biología tropical "Los Tuxtles" pasado presente y futuro. p. 31 - 69. En: Gómez-Pompa A., C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo y A. Butanda. (Eds.). Regeneración de Selvas. Ed. Continental, México, D.F.
- Macías, L.A., I.M. Alvarez, J. Sarukhán y C. Vázquez-Yanes. 1982. Nuevo gradiente de temperatura controlada. Información Científica y Tecnológica, CONACYT, Vol. 4. No. 64: 18 - 20.
- Mackenzie, J.M.Jr., W.R. Briggs y L.H. Pratt. 1978. Phytochrome photoreversibility: Empirical test the hypothesis that it varies as a consequence of pigment compartmentation. Planta. 141: 129 - 134.
- Mancinelli, A.L. y A. Tolkowsky. 1968. Phytochrome and seed germination. V. Changes of phytochrome content

during the germination of cucumber seeds. Plant Physiol. 43: 489 - 494.

Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. p. 191 - 239. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo. (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Ed. Alhambra Mexicana. México, D.F.

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

Miranda, F. y X. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Mex. 28: 27 - 178.

Monteith, J.L. 1976. Spectral distribution of light in leaves and foliage. p. 447 - 461. En: H. Smith. (Ed.). Light and plant development. Butterworths, London.

Morgan, D.C., R. Child y H. Smith. 1981. Morphogenesis in stimulated shadelight quality. Planta. 151 : 497 - 498.

Mujaes, P.S. y S. Del Amo. 1985. Cuantificación de antocianinas en estados juveniles de especies primarias y su relación con los mecanismos de fotocontrol del cre-

cimiento. p. 93 - 102. En: Gómez-Pompa y Del Amo. (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Ed. Alhambra Mexicana. México, D.F.

Orozco-Segovia, A.D.L. 1986. Fisiología ecológica del fotoblastismo en semillas de cuatro especies del género Piper L. Tesis Doctoral. Fac. Ciencias, UNAM. México. D.F. 112 p.

----- y C. Vázquez-Yanes. 1982. Plants and Fruit bat interaction in a tropical rain forest area, southeastern México. Brenesia. 19/20: 137 - 149.

Overaa, P. 1962. A new germination apparatus designed for alternating temperature and light exposure. Proc.Int. Seed. Test. Ass. 27: 742 - 747.

Pita, J.M. y J.M. Durán. 1986. Germinación en el género Amaranthus L. II. Papel del fitocromo en A. retroflexus L. ITEA. 63: 61 - 69.

Rooden, J. Van, L.M.A. Akkersman y Veen, R. Van Der. 1970. A study on photoblastism in seeds of some tropical weeds. Acta Bot. Neerl. 19: 275 - 264.

Salmerón, R. 1984. Germinación de semillas acumuladas en el suelo de una selva húmeda tropical "Los Tuxtlas" Veracruz, México. Tesis Licenciatura, Facultad de

Ciencias. UNAM. México. D.F. 89 p.

- Satter, R.L. y A.W. Galston. 1977. Physiological functions of phytochrome. p. 680 - 728. En: T.W. Goodwin, (Ed.), Chemistry & phytochemistry of plant pigments. Academic press, London.
- Sauer, J. y G. Struik. 1964. A possible ecological relation between soil disturbance, light flash and seed germination. Ecology. 45: 884 - 886.
- Smith, H. 1973. Light quality and germination: ecological implications. p. 219 - 231. En: W. Heydecker, (Ed.), Seed Ecology. Butterworths London.
- 1975. Phytochrome and photomorphogenesis. McGraw - Hill. London. pp. 217 - 219.
- 1976. The mechanism of action and the function of phytochrome. p. 493 - 503. En: H. Smith, (Ed.), Light and plant development. Butterworths, London.
- 1981. Adaptation to shade. p. 159 - 173. En: C.B. Johnson, (Ed.). Physiological Processes limiting plant productivity. Butterworths, London.
- 1982. Light quality, photoreception and plant strategy. Ann. Rev. Plant. Physiol. 33: 481 - 518.

Smith, H. y R.E. Kendrick. 1976. The structure and properties of phytochrome. p. 337 - 404. En: T.W. Googwin (Ed). Chemistry and biochemistry of pigments. Academic Press, London.

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

Stoutjesdijk, P.H. 1972b. A note in the spectral transmission of light by tropical raiforest. Acta Bot. Neerl. 21: 346 - 350.

Valio, I.F.M. y C.A. Joly. 1979. Light sensitivity of the seeds on the distribution of Cecropia glasiovi Snethlage (Moraceae). Z. Pflanzenphysiol. 91: 371-376.

Vazquez-Yanes, C. 1974. Estudios sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. Tesis Doctoral. Fac. Ciencias, UNAM. México, D.F. 140 p.

----- 1979. Notas sobre la ecofisiología de la germinación de Cecropia obtusifolia Bertol. Turrialba. 29: 147 - 149.

----- 1980a. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical

lluviosa. Trop. Ecol. 21: 103 - 112.

----- 1980b. Light quality and seed germination in Cecropia obtusifolia and Piper auritum from tropical rain forest in México. Phyton. 38: 33 - 35.

----- 1987. Como viven las plantas. La Ciencia Desde México No. 48. Ed. Fondo de Cultura Económica. México D.F. 95 p.

Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree Heliocarpus donnell-smithii in response to diurnal fluctuations of temperature. Physiol. Plant. 56: 295 - 298.

----- 1982b. Germination of a tropical rain forest shrub Piper hispidum Sw. (Piperaceae) under different qualities of light. Phyton. 42: 143 - 149.

----- 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. p. 37 - 51. En: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes, (Eds.). Physiological ecology of plants of the wet tropics. Task for Science. 12. Dr. Junk Publishers. The Hague.

----- 1985. Posibles efectos del microclima de los claros de la selva, sobre la germinación de tres especies

de árboles pioneros: Cecropia obtusifolia, Helio-
carpus donnell-smithii y Piper auritum. p. 241 -
253. En: Gómez-Pompa y del Amo. (Eds.). Investiga-
ciones sobre la regeneración de selvas altas en Ve-
racruz, México. Vol. II. Ed. Alhambra Mexicana. Mé-
xico, D.F.

----- 1986. Dispersal of seeds by animals: effect on
light controlled dormancy in Cecropia obtusifolia.
p. 71 - 77. En: A. Estrada & T.H. Fleming. (Eds.).
Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publis-
hers.

----- 1987. Light gap detection by the photoplastic seeds
of Cecropia obtusifolia and Piper auritum, two
tropical rain forest trees. Biol. Plant. 29: 234-
236.

Vázquez-Yanes, C., M.A. Cervantes S., R.A. Cuevas R., M. Gar-
cía Maynes C. e I. Quiroga. 1973. Calidad de luz y
su influencia en la germinación de semillas de aca-
hual, en el suelo de la selva. (Manuscrito inédito)

Vázquez-Yanes, C., y H. Smith. 1982. Phytochrome control of
seed germination in two tropical rain forest pio-
neer trees: Cecropia obtusifolia and Piper auri-
tum and its ecological significance. New Phytol.
92: 477 - 485.

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

Vicente, C., A. Azpiroz e I. García. 1982. Elongación de raíz y hipocótilo de Trifolium repens bajo doceles simulados. Memorias de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid. 76: 803 - 814.

----- y B. Cifuentes. 1981. Utilización de doceles experimentales en el estudio de la producción vegetal. p. 33 - 36. En: C. Vicente. (Ed.). Productividad Vegetal. Publicaciones de la Universidad Complutense, Madrid.

Wagner, R.H. 1967. Application of a thermal gradient bar to the study of germination patterns in successional Herbs. Amer. Midl. Nat. 77: 86 - 92.

Whatley, J.M. y F.R. Whatley. 1980. Light and plant life. Studies in Biology No. 124. Edward Arnold. Publishers, London. 92 p.

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

A N E X O

Dist. (cm)	Luz R	Luz RL	R/RL	RFA
4.5	0.52	14.69	0.03	0.80
6.3	0.51	14.02	0.03	0.83
8.5	0.48	12.60	0.03	0.81
10.2	0.46	11.72	0.04	0.76
11.9	0.43	10.90	0.04	0.72
17.5	0.37	8.18	0.04	0.59
19.0	0.36	7.54	0.04	0.60
20.3	0.35	7.01	0.05	0.56
21.6	0.34	6.82	0.05	0.55
22.5	0.33	6.45	0.05	0.53
23.5	0.32	6.00	0.06	0.52
24.1	0.31	5.60	0.06	0.53
26.0	0.31	5.05	0.06	0.48
27.4	0.30	4.69	0.07	0.45
29.7	0.31	4.22	0.07	0.43
31.2	0.31	3.85	0.08	0.40
33.2	0.31	3.36	0.10	0.38
35.0	0.35	2.99	0.11	0.36
40.4	0.43	2.32	0.16	0.29
45.5	0.55	1.82	0.25	0.28
49.8	0.60	1.54	0.37	0.29
52.2	0.81	1.45	0.44	0.30
54.5	0.92	1.36	0.61	0.34
57.0	1.04	1.32	0.69	0.35
59.0	1.11	1.31	0.80	0.40
61.1	1.19	1.30	0.84	0.38
62.2	1.28	1.33	0.89	0.39
64.0	1.30	1.35	0.95	0.40
65.3	1.36	1.37	0.99	0.41
66.7	1.52	1.38	1.06	0.42
68.5	1.54	1.39	1.06	0.43
69.5	1.60	1.41	1.08	0.44
70.5	1.69	1.45	1.11	0.45
71.8	1.79	1.47	1.13	0.46
73.7	1.89	1.48	1.19	0.50
75.2	2.01	1.54	1.22	0.50
77.0	2.06	1.59	1.26	0.50
78.5	2.00	1.61	1.26	0.50
80.5	1.95	1.58	1.24	0.50
81.5	1.95	1.56	1.23	0.42

Caracterización lumínica del gradiente de luz utilizada en las pruebas de germinación. Se presentan los valores registrados de luz roja (R), rojo lejano (RL), el cociente R/RL y la radiación fotosintéticamente activa (RFA), en $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ de acuerdo a la distancia desde el extremo RL, hasta el R. Estos datos numéricos corresponden a la figura 5.

Dist. (cm)	Luz R	Luz RL	R/RL	RFA
4.5	0.20	2.63	0.08	0.18
6.3	0.21	2.66	0.08	0.17
8.5	0.21	2.66	0.09	0.17
10.2	0.20	2.43	0.09	0.17
11.9	0.20	2.21	0.10	0.17
17.0	0.20	1.72	0.12	0.16
19.0	0.20	1.60	0.13	0.16
20.3	0.20	1.55	0.13	0.16
21.6	0.20	1.45	0.15	0.15
22.5	0.20	1.31	0.15	0.15
23.5	0.20	1.30	0.16	0.15
24.1	0.20	1.23	0.17	0.14
26.0	0.20	1.21	0.18	0.13
27.4	0.20	1.00	0.21	0.13
29.7	0.21	0.94	0.23	0.13
31.2	0.22	0.88	0.25	0.13
33.2	0.23	0.82	0.28	0.13
35.0	0.24	0.72	0.33	0.13
40.4	0.25	0.69	0.39	0.15
45.5	0.33	0.56	0.61	0.18
49.8	0.43	0.52	0.86	0.22
52.2	0.55	0.50	1.06	0.23
54.5	0.63	0.52	1.24	0.28
57.0	0.86	0.56	1.53	0.32
59.0	0.96	0.58	1.63	0.34
61.1	1.12	0.64	1.73	0.36
62.2	1.30	0.70	1.82	0.38
64.0	1.39	0.74	1.84	0.40
65.3	1.50	0.78	1.87	0.42
66.7	1.59	0.82	1.93	0.43
68.5	1.62	0.82	1.95	0.44
69.5	1.62	0.82	1.96	0.45
70.5	1.69	0.85	1.96	0.46
71.8	1.74	0.87	1.97	0.46
73.7	1.79	0.90	1.99	0.45
75.2	1.90	0.95	2.00	0.44
77.0	2.01	0.97	2.02	0.42
78.5	2.06	1.02	2.01	0.41
80.5	2.09	1.02	1.95	0.39
81.5	2.05	1.06	1.93	0.38

Caracterización lumínica del gradiente de luz después de reducir el flujo fotónico, a partir de los datos registrados en la figura 5. Luz roja (R), luz rojo lejano (RL), relación R/RL y la radiación fotosintéticamente activa (RFA), en $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Estos datos numéricos corresponden a la figura 6.