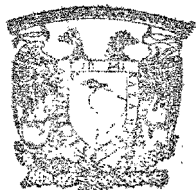


Universidad Nacional Autónoma de México
FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

CUANTIFICACION DE ANTOCIANINAS EN
ALGUNAS ESPECIES DE SELVA ALTA
PERENNIFOLIA BAJO DIFERENTES
CONDICIONES DE LUZ

T E S I S

Que para obtener el Título de
LICENCIADO EN BIOLOGIA
P r e s e n t a

SONIA MUJAES PASTOR

U. N. A. U. M.
CENTRO DE ECOLOGIA
Y GENETICA



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mis padres

con cariño

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a las siguientes personas su valiosa colaboración en la realización del presente trabajo:

A la Dra. Silvia del Amo, directora de esta tesis, por el apoyo, ayuda y motivación brindados en el desarrollo de la misma.

A la Dra. Ofelia Espejo, por su valiosa asesoría en el trabajo del laboratorio.

A la Dra. Ana Luisa Anaya, por la ayuda prestada para el uso del equipo e instalaciones del laboratorio, así como por las sugerencias en el manuscrito.

Al Dr. José Nieto de Pascual, por la valiosa asesoría proporcionada en la parte estadística de esta investigación.

Al Dr. Carlos Vázquez Yanes, M. en C. Patricia Moreno, y Biol. Ma. de las Mercedes López Quiles, por las aportaciones brindadas en la revisión del presente trabajo.

Al dibujante Raúl Cardoso, por la elaboración de las gráficas incluidas en la tesis.

A mis compañeros José Ma. Ramos, Ma. de la Cruz Méndez, Susana Alfaro e Yvonne Vargas, por su valiosa y desinteresada ayuda en el trabajo de campo y de laboratorio.

A Soledad Díez Martínez, por su constante estímulo y ayuda.

A Carlos Carrillo, por su invaluable apoyo, confianza y cooperación en la realización de esta tesis.

Y a todas aquellas personas que con su trabajo y esfuerzo contribuyeron a la elaboración de esta investigación.

CUANTIFICACION DE ANTOCIANINAS EN ALGUNAS
ESPECIES DE SELVA ALTA PERENNIFOLIA BAJO
DIFERENTES CONDICIONES DE LUZ

Estudio realizado con el apoyo económico
del Proyecto PCECNAL 800557 "Crecimiento
y Regeneración de Especies Primarias"
del CONACYT

CONTENIDO

| | Página |
|---|--------|
| I. INTRODUCCION..... | 1 |
| 1. Luz..... | 1 |
| 1.1 Generalidades..... | 1 |
| 1.2 Luz como factor ecológico..... | 3 |
| 1.3 Luz y regeneración..... | 10 |
| 2. Fotomorfogénesis..... | 19 |
| 2.1 Generalidades..... | 19 |
| 2.2 Sistema fitocromo de baja energía..... | 20 |
| 2.3 Sistema fitocromo de alta energía..... | 21 |
| 2.4 Química del fitocromo..... | 23 |
| 2.5 Acción biológica del fitocromo | 25 |
| 2.6 Fotocontrol del crecimiento en plántulas..... | 28 |
| 3. Antocianinas..... | 29 |
| 3.1 Generalidades..... | 29 |
| 3.2 Química de las antocianinas... | 29 |
| 3.3 Relación del fitocromo con la síntesis de antocianinas..... | 31 |
| 4. Antecedentes..... | 32 |
| II. OBJETIVOS..... | 34 |
| III. METODOLOGIA..... | 35 |
| 1. Zona de estudio..... | 35 |
| 2. Observaciones en el medio ambiente. | 36 |
| 3. Colecta del material..... | 37 |
| 4. Experimento en el invernadero..... | 37 |
| 5. Extracción de antocianidinas..... | 38 |
| 6. Análisis estadístico..... | 39 |
| IV. RESULTADOS..... | 41 |
| V. DISCUSION..... | 68 |
| VI. BIBLIOGRAFIA..... | 74 |

I. INTRODUCCION.

1. LUZ.

1.1 Generalidades.

La radiación solar constituye la fuente más importante de energía que sustenta a los sistemas vivientes. De la energía radiante total que llega a la tierra, solamente el 50% es capaz de penetrar la capa atmosférica y llegar a la superficie terrestre, pudiendo entonces ser absorbida ó reflejada. En cuanto a la absorción por parte de la atmósfera y la superficie terrestre, la mayor parte de la energía se convierte en calor de conducción, calor de convección ó calor de irradiación.

Toda la energía que la tierra recibe del sol se encuentra en forma de ondas electromagnéticas, las cuales varían en longitud de casi 5,000 a 290 milimicrones. De acuerdo con Bickford (1972), esta serie llamada espectro solar, puede dividirse de acuerdo a las diferentes longitudes de onda en:

- a) Luz visible, cuyas longitudes de onda oscilan entre 790 y 400 μm , comprende el segmento del espectro que sufre la mínima disminución energética al penetrar la atmósfera; el ojo es capaz de captar-

la y representa de un 40 a un 60% de la energía total en la superficie.

- b) Radiación infrarroja, abarca longitudes de onda de $790\mu\text{m}$ (infrarrojo cercano) a $3,000\mu\text{m}$ (infrarrojo lejano), no es visible y representa la zona más grande del espectro.
- c) Radiación ultravioleta, comprende longitudes de onda menores a $390\mu\text{m}$, y aunque no son visibles, presentan una importante actividad en determinadas reacciones químicas.

Los gases atmosféricos, principalmente el nitrógeno y el oxígeno, absorben y dispersan una pequeña porción de longitudes de onda corta, a medida que atraviesan la capa gaseosa que envuelve a la tierra. En contraste con ellos, toda la humedad contenida en el aire, así como los vapores del medio, ejercen un poderoso efecto filtrante; por lo que la intensidad de la luz es mayor en climas secos y poco nublados. En un día nublado, puede disminuir hasta un 4% de su intensidad normal; así, una proporción relativamente elevada de las longitudes de onda largas e infrarrojas es absorbida por la humedad, mientras que las cortas y ultravioletas son dispersadas (Bickford, 1972).

La luz dispersada por las moléculas gaseosas o por las gotas de agua se denomina luz de cielo o difusa. La dirección e inclinación de la superficie terrestre, así como

la altitud del lugar, también originan importantes variaciones en la intensidad de la luz.

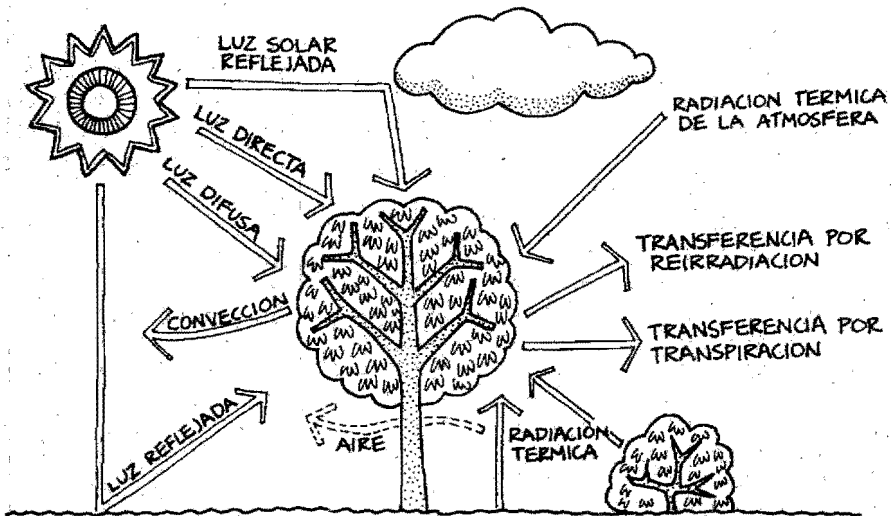
1.2 Luz como factor ecológico

Las plantas requieren la energía radiante del sol para realizar diferentes funciones, y aunque son afectadas por varios factores del medio, la luz es uno de los más importantes. Las distintas manifestaciones de energía pueden fluir de o hacia la planta por diferentes maneras:

- a) Transferencia por radiación. El contenido energético de la planta está determinado en gran parte por la absorción de radiación mediante la superficie, forma, área y orientación del tejido vegetal. La cantidad de pigmentos afecta marcadamente dicha absorción.
- b) Transferencia por conducción a través de un gradiente de temperatura. Las raíces de las plantas están en contacto directo con el suelo, y su contenido energético es gobernado por la conducción de energía de o hacia el suelo. Todo ello está en relación directa con la traslocación del agua y materia disuelta.
- c) Transferencia por convección. Este proceso es acelerado por el viento. La convección caliente o enfría a la planta dependiendo del contenido

energético de ésta en relación al aire circundante.

- d) Transferencia por transpiración. Implica la pérdida de calor por parte de la planta a través de la evaporación del agua por medio de las superficies húmedas de las células de la hoja.



Tomado de Bickford (1972).

Conforme una planta emerge de la semilla, los segmentos fotorreceptores presentes y aquellos que son subsecuentemente formados, inician sus procesos fotoquímicos. Entonces, dichos pigmentos precuentemente compiten por la irradiación fisiológicamente activa, en varias regiones de longitudes de onda efectivas que van desde los 300 hasta los 800 nm. Esta competencia y el nivel de dicha irradiación determinan la

respuesta general de crecimiento y desarrollo de la planta a través de su ciclo vital, en el caso de que todos los demás factores limitantes estén disponibles en el óptimo.

La irradiación fisiológicamente activa se caracteriza porque sus longitudes de onda son capaces de inducir determinadas respuestas fisiológicas en las plantas, y ha sido especificada en cinco bandas espectrales mayores de acuerdo a la relación que se establece entre irradiación y respuesta vegetal producida:

1a. banda. Radiación con longitudes de onda mayores de $1,000\mu\text{m}$ (780 nm aprox.). No se conocen efectos específicos de esta radiación sobre las plantas. Se ha observado que la radiación absorbida por la planta es transformada en calor sin la interferencia en procesos bioquímicos.

2a. banda. Radiación de longitudes de onda corta entre $1,000$ y $720\mu\text{m}$ (690 a 780 nm aprox.). Esta es la región que provoca una respuesta específica de elongación en las plantas. Aunque la respuesta de elongación no coincide exactamente con los límites de esta banda, podemos aceptar que el flujo radiante en ella, es una medida adecuada de la actividad elongativa de la planta.

3a. banda. Radiación de longitudes de onda entre 720 a $610\mu\text{m}$ (580 a 690 nm aprox.). Es la región más fuertemente absorbida por la clorofila, corresponde a la región ro

ja y determina la máxima actividad fotosintética. En muchos casos corresponde a la región espectral que provoca la más fuerte actividad fotoperiódica de ciertas plantas.

4a. banda. Radiación con longitudes de onda entre 610 y 510 μ m (530 a 580 nm aprox.). Esta es la región espectral de baja actividad fotosintética, corresponde al verde y es de débil actividad formativa.

5a. banda. Radiación con longitudes de onda entre 510 y 410 μ m (350 a 530 nm aprox.). Es también una región fuertemente absorbida por la clorofila y los pigmentos amarillos, por lo tanto también es una región de fuerte actividad fotosintética; corresponde al azul-morado y tiene importantes efectos en la actividad formativa.

Las bandas dos, tres y cinco corresponden también a la parte del espectro de acción y absorción de las principales reacciones fotoquímicas: síntesis de clorofila, fotosíntesis, fototropismo e inducción y reversión de la fotomorfogénesis a través del sistema fitocromo (Bickford, 1972).

Los fotoprocesos inducidos por las regiones roja e infrarroja, comprenden varias respuestas, como la germinación de la semilla, crecimiento en general, síntesis de antocianinas y diversas respuestas del cloroplasto. Todos estos procesos son inducidos por el rojo a 660 nm y revertidos por el infrarrojo a 130 nm.

Así pues, la intensidad de la luz, así como la varia
ción en su composición espectral, afectan marcadamente el
crecimiento de la planta, su reproducción, su producción pri
maria, y por tanto, indirectamente la estructura de la vege
tación. La competencia por la luz ha sido un factor poderoso
en la filogenia de las plantas tropicales, y por esta mis
ma razón, el dosel desempeña un papel muy importante en la
regeneración de las selvas (Del Amo, 1978).

Una de las características de la selva tropical es
el contraste que existe entre la penumbra del suelo y la
gran luminosidad en las copas de los árboles del dosel supe
rior, así como en las aberturas. La luz que llega a la su
perficie externa de la selva y no es reflejada directamente
por ella, puede ser ya sea transmitida a través de las hojas,
o pasar entre ellas formando haces de luz que varían conti
nuamente en tamaño de intensidad a lo largo del día. En el
interior de la selva, la luz es reflejada por hojas, ramas,
etc. que son superficies que poseen una gran variedad de pro
piedades ópticas. Además, la luz que cae sobre la selva va
ría en intensidad y composición espectral de acuerdo a la
época del año, duración del día, condiciones de niebla, etc.

De acuerdo con esto, el estrato arbóreo de la selva
actúa como un filtro que refleja y transmite la luz selecti
vamente. Los cambios en la calidad, causados por la difu
sión y/o refracción del dosel, son compensados gradualmente
por la transmisión y reflexión por parte de las hojas, así

como por los cambios que produce el dosel en la proporción de luz directa (Richards, 1952).

La disminución de la iluminación por una barrera de vegetación puede ser un factor limitante si la intensidad de la luz se reduce a menos del 20%. Esto es importante ya que en términos generales, por debajo del dosel de la selva, la intensidad luminosa varía de 0.16% al 20% de la luz solar total. Además, una reducción de tal magnitud puede provocar una marcada disminución en la cantidad de materia seca producida por planta (Longman, 1974).

Los cambios en la intensidad luminosa no solamente implican efectos relacionados con luz, sino también otros producidos por varios factores como viento, humedad relativa, humedad del suelo, temperatura, etc., que varían concomitantemente (Longman y Jenik, 1974).

El hecho de que la cobertura de la vegetación en la selva no sea homogénea, implica que la distribución de individuos y posición del follaje, que constituyen el principal filtro de reflexión y transmisión luminosa, no sea uniforme, lo que origina enormes variaciones en la intensidad y composición de la luz que llega al suelo y a los diferentes estratos. De aquí que las propiedades de la radiación solar cambien con la longitud o camino recorrido a través de los doseles de vegetación, de tal manera que la proporción de radia-

ción total de una determinada longitud de onda cambia de acuerdo al número de capas de vegetación que atraviesa.

Se sabe que la reflectibilidad por parte de las hojas se realiza en función de las diferentes longitudes de onda que reciben; en general reflejan libremente en el rango de 700 -1,500 μm , y menos abundante en longitudes más largas o más cortas. Se ha observado que bajo condiciones de luz solar directa, la longitud del rojo tiene mayor influencia que la del infrarrojo; sin embargo, si la cubierta forestal es densa, puede absorber tanta luz roja, que la infrarroja se convierte en la influencia reguladora de las plantas que se encuentran bajo el dosel. Esto tiene serias implicaciones en relación al sistema fitocromo que es el mecanismo regulador de la morfogénesis. Es importante hacer notar que las hojas absorben casi todas las radiaciones rojas, mientras que transmiten una buena fracción de radiaciones rojo lejano, por lo que la proporción de energía rojo/infrarrojo bajo el dosel disminuye considerablemente, conduciendo a un estado fotoestacionario muy débil del sistema fitocromo conocido como P_{730}/P_{total} y que puede causar variaciones en los efectos de la morfogénesis. (Del Amo, 1978).

Existen estudios que señalan una transparencia relativa por parte de las hojas hacia el infrarrojo cercano. En relación a las radiaciones azules y verdes, ambas parecen aumentar conforme aumenta el espesor del dosel.

De acuerdo a los trabajos de Carter (1934), Evans (1939) y Schulz (1960), existe mayor transmisión de las longitudes ultravioleta, azul e infrarroja que de las longitudes amarilla y verde (tomado de Anderson, 1964).

1.3. Luz y regeneración

La selva es una comunidad dinámica en incesante desarrollo, renovándose activamente de un modo cíclico (Aubreville, 1938; Van Steenis, 1958; Whitmore, 1975). La gran diversidad de especies, constituidas por individuos en diferentes estados de madurez, se manifiesta como una serie de manchones, cada uno de los cuales representa una combinación particular de especies dominantes que no es constante en espacio ni en tiempo.

Las aberturas naturales causadas por la muerte de un árbol viejo o por algún factor físico, son de suma importancia en el proceso de regeneración, ya que representan una vacante tanto en el dosel como en la rizósfera para los nuevos competidores. La formación de una abertura desencadena una serie de cambios importantes que rompen el equilibrio del lugar: la radiación solar que penetra es mucho mayor, la composición espectral de la luz cambia, la temperatura del aire y del suelo aumenta, los nutrientes son liberados más rápidamente y la competencia a nivel de raíces se reduce (Whitmore, 1975).

De acuerdo con Whitmore (1975), el tamaño de la abertura depende de su origen. Si el claro es muy pequeño, éste

puede cerrarse por la expansión de las copas del dosel superior adyacente. Si es mayor, el crecimiento de las plántulas y estados juveniles que se encuentran abajo se ve estimulado por el incremento en la iluminación y quizás por la disminución en la competencia local a nivel de raíces; en este proceso regenerativo, las especies demandadoras de luz responden más rápidamente que las umbrófilas, las cuales pueden permanecer temporalmente reprimidas hasta que se establezcan las condiciones adecuadas que favorezcan su desarrollo. Ahora bien, si la abertura es muy grande, la regeneración queda reprimida completamente por el crecimiento exuberante de especies secundarias, exitosamente equipadas para explotar el nuevo microclima creado; eventualmente, el establecimiento de dichas especies pioneras origina cambios que permiten el desarrollo de nuevas especies, que a su vez irán siendo reemplazadas y así sucesivamente hasta llegar nuevamente al establecimiento de especies primarias de lento crecimiento, que sean tolerantes a las condiciones de sombra creadas. Este proceso de sucesión secundaria es mucho más largo que el de regeneración en claros más pequeños.

Varios autores (Richards 1957, Whitmore 1965, Harts-horns 1972-1978, Del Amo 1978) destacan la importancia de la existencia de aberturas en el dosel superior para el proceso de regeneración. Synnott (1975) considera que dichas aberturas además de aumentar la tasa de crecimiento en general,

conducen al reclutamiento de los individuos mayores, así como a la reducción del tiempo durante el cual son más pequeños y vulnerables a la predación.

El inicio del ciclo de la selva es la germinación de la semilla, la cual rara vez parece ser una etapa crítica en el establecimiento de la regeneración. De acuerdo con Richards (1957) y Moreno (1976), las semillas de gran cantidad de especies primarias de árboles tropicales no presentan período de latencia, y si existe es muy corto. Generalmente el porcentaje de germinación en el medio natural es muy alto, ocurriendo de una manera inmediata y simultánea, por lo que una vez llevada a cabo la fructificación de los árboles, la cantidad de plántulas y estados juveniles en el suelo de la selva es muy grande. Por otro lado, las semillas de especies primarias de selva son grandes y con reservas alimenticias considerables, lo que implica una ventaja inicial en el establecimiento de las plántulas de dichas especies (Vázquez-Yanes, 1974; del Amo, 1978).

Pelton (1953) y otros autores han considerado que los estados críticos que determinan la etapa de desarrollo con mayor significación ecológica desde el punto de vista de supervivencia dentro del ciclo de las especies, generalmente coinciden con la etapa de reproducción y los primeros estados de desarrollo. Tomando en cuenta que la viabilidad y la latencia de las semillas son tan bajas en la mayoría de las especies primarias, varios autores (del Amo y Gómez-Pompa 1976) han propuesto que las etapas que representan el potencial de regenera

ción pudieran ser la de plántula y estados juveniles.

El establecimiento de plántulas en el suelo de la selva generalmente es muy abundante, sin embargo, estas poblaciones sufren una alta mortandad durante este período, sobreviviendo solamente una pequeña proporción como individuos adultos. Varios autores coinciden en que la causa principal de esta mortandad en plántulas y estados juveniles pudiera ser la falta de luz y la competencia a nivel de raíces.

Para considerar la abundancia relativa de los diferentes estadios de árboles, es importante tomar en cuenta la enorme variación de condiciones a las cuales las especies primarias del estrato superior están expuestas durante las diferentes etapas de su desarrollo. Las condiciones bajo las cuales sobrevive un árbol maduro son muy distintas a las que prevalecen en el desarrollo de la plántula, no solamente en iluminación, sino también en humedad atmosférica, movimiento del aire, temperatura, etc. Debido a ello, la abundancia de adultos no siempre está en relación directa con la de plántulas y estados juveniles (Del Amo, 1978).

Conforme una sucesión avanza, el dosel que va siendo formado llega a reducir la intensidad luminosa hasta en un 80% o más, lo que conduce a una fuerte competencia por dicho factor. Bajo estas condiciones de pobre iluminación, solamente pueden establecerse aquellas especies cuyas semillas

germinan y originan una cantidad suficiente de plántulas que sean capaces de persistir largos períodos de tiempo con un crecimiento muy lento y de responder vigorosamente a algún incremento de luz que sea causado en un momento dado por una abertura en el dosel (Nicholson, 1958).

De acuerdo a lo antedicho, los estados juveniles de árboles tropicales deben resistir un largo período de supresión antes de tener la oportunidad para tomar su lugar en el estrato al que pertenecen. Durante dicho período el individuo prácticamente no crece en altura y si lo hace es muy lentamente. Whitmore (1975) hace notar que gran número de árboles jóvenes que han sobrevivido exitosamente al peligroso período de plántula, probablemente mueren después de un período de supresión que dura años; sin embargo, la mayoría de las especies es capaz de retener durante largo tiempo la habilidad para responder a un crecimiento rápido en cuanto las condiciones de luz se tornan más favorables.

A este respecto, Richards (1957), Liev y Wong (1973), That Ching y Fun On (1973) y otros autores, señalan este poder de resistencia a un largo período de supresión, como una característica especializada que forma parte del equipo biológico de los árboles tropicales y que tiene importantes implicaciones en el mantenimiento del potencial de regeneración en las selvas.

Se ha observado que el período de supresión de creci

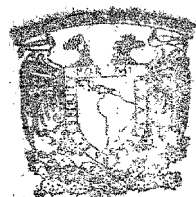
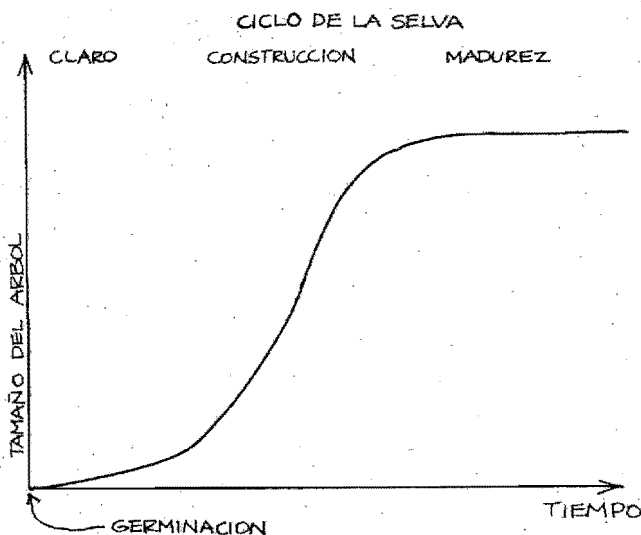
miento es una estrategia a seguir bajo las condiciones de baja iluminación en el interior de la selva. El hecho de que los árboles de especies primarias crezcan rápidamente al ser expuestos en zonas abiertas, muestra que el crecimiento lento de los estados juveniles de dichas especies al estar en el interior de la selva, no se debe principalmente a características inherentes, sino a aquellas impuestas por condiciones externas. La tasa de crecimiento de un árbol en todas sus etapas de desarrollo está determinada por dos grupos de factores: los hereditarios que varían de especie a especie, y los medioambientales.

De acuerdo a los estudios realizados sobre el período de supresión, se ha observado que existen dos etapas críticas de mortandad en el ciclo de vida de los árboles tropicales: la primera es en los dos primeros años de vida, y la segunda quizás hacia el final del período de supresión.

Whitmore (1975) establece una estrecha relación que guarda el crecimiento del árbol con el ciclo de regeneración de la selva. De acuerdo con dicho autor, el crecimiento en altura y grosor de un árbol individual considerado a lo largo de su vida desde su germinación, bajo condiciones favorables, sigue una curva sigmoidea con una fase inicial lenta de plántula, seguida por una fase de acelerado crecimiento que es aproximadamente lineal y que eventualmente llega a una fase lenta que finalmente cesa. Considerando la selva

tropical como un mosaico de tres fases del ciclo de regeneración: claro, construcción y madurez; existe una estrecha relación entre éstas y las etapas de crecimiento individual del árbol, de tal manera que la fase de claro o abertura corresponde a la primera fase del crecimiento del árbol, la fase de construcción, al crecimiento acelerado del mismo, y la fase de madurez, al cese de crecimiento del árbol. De acuerdo con esto, una parte importante de la estrategia de las especies que les permite competir exitosamente por el nicho de la selva, radica en su tasa de crecimiento y en la respuesta a la luz.

La forma de esquematizarlo sería la siguiente:



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

Ahora bien, podemos decir que generalmente las plántulas y estados juveniles establecidos en el interior de la selva, crecen hacia la madurez en pequeños claros. Sin embargo, si la abertura es muy grande, su crecimiento se ve opacado por el de especies usualmente ausentes en el suelo de la selva. Las especies que se establecen en el interior de la selva y se regeneran en lugares relativamente sombreados o en pequeños claros son llamadas umbrófilas y corresponden a las especies estacionarias de van Steenis (van Steenis, 1957), mientras que las especies que solamente se establecen en zonas abiertas son llamadas especies pioneras demandadoras de luz y corresponden a las especies nómadas biológicas de van Steenis (van Steenis, 1957). El primer grupo está formado por individuos cuyas semillas son grandes con abundantes reservas que permiten el establecimiento de la plántula, y su crecimiento es lento en altura y espesor. El segundo grupo está formado por individuos cuyas semillas son usualmente pequeñas, con una larga viabilidad y latencia, requieren luz para germinar y originan plántulas y estados juveniles de rápido crecimiento. Entre estas dos estrategias ecológicas extremas, existe todo un gradiente de especies con necesidades intermedias que requieren de diferentes intensidades de luz a lo largo de su ciclo de crecimiento, de tal manera que dentro de la selva existen especies que se establecen en zonas relativamente abiertas (Whitmore, 1975).

De acuerdo con los estudios de Schulz (1960), en cualquier circunstancia de perturbación, el crecimiento de plántu-

las y estados juveniles de todas las especies arbóreas, incluyendo las supuestamente más tolerantes a la sombra, fué favorecido. Sin embargo, bajo las aberturas grandes, si bien los individuos jóvenes de especies primarias que estaban presentes en estos sitios mostraron un incremento en su crecimiento, su posterior desarrollo fué suprimido por el crecimiento vigoroso de especies secundarias pioneras. Aún cuando pudiera parecer que todas las especies arbóreas de las fases avanzadas son tolerantes a la sombra, por la premisa de que reemplazan a las demandadoras de luz de las fases previas, varios hechos sugieren que las especies emergentes y del estrato superior son también demandadoras de luz, y que únicamente las del estrato medio e inferior pueden considerarse como tolerantes a la sombra. En estudios realizados con especies arbóreas del estrato superior Córdova(1979) observó que las plántulas expuestas a la luz solar directa en zonas de selva con aberturas grandes, crecieron más en biomasa, altura y produjeron más hojas que las plántulas que se localizaban bajo condiciones de selva madura. Por otro lado, los estudios realizados por Hartshorn (1978) muestran que un alto porcentaje de las especies del dosel superior son demandadoras de luz y que el número de especies demandadoras decrece a medida que se desciende hacia las partes internas de la comunidad (citado por Martínez,1980).

De acuerdo con Hallé et al(1978) en los árboles secundarios pioneros, existe una tendencia a un desarrollo relativamen

te rápido en altura, y una expansión amplia de la copa; esta forma de crecimiento origina árboles con diámetros troncales relativamente pequeños y copas relativamente amplias, comparadas con las proporciones de dichas estructuras en árboles primarios. Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes (1976) proponen que esta forma de crecimiento característica de los pioneros es una estrategia para la colonización de zonas perturbadas, donde las presiones competitivas por luz son muy altas (Martínez, 1980).

2. FOTOMORFOGENESIS.

2.1 Generalidades

La fotomorfogénesis puede definirse como el control que ejerce la luz sobre el crecimiento, desarrollo y diferenciación de las plantas, independientemente de la fotosíntesis. Los fenómenos fotomorfogénicos están implícitos en todas las etapas del crecimiento y desarrollo vegetal en el medio natural. De acuerdo con Smith (1975), existen por lo menos tres sistemas de fotorrespuestas reguladas directamente por estímulos luminosos, no periódicos ni direccionales:

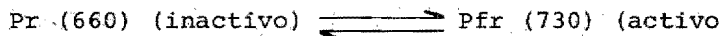
1. Sistema Fitocromo R/IR de baja energía.
2. Sistema Fitocromo R/IR de alta energía.
3. Sistema Carotenoide o Flavonoide Azul de alta energía.

Dichos sistemas difieren ya sea en la naturaleza del fotorreceptor que usan, o en los niveles de energía que re-

quieren para disparar la respuesta.

2.2 Sistema Fitocromo de Baja Energía

Existe una gran variedad de respuestas metabólicas y de desarrollo reguladas por ciertas longitudes de onda de la luz, particularmente la roja e infrarroja, a través del sistema fotorreversible fitocromo de pigmentos. El pigmento fitocromo en su forma inactiva Pr, al absorber luz roja de longitud de 660 nm aproximadamente, pasa a su forma activa Pfr, la cual al absorber luz infrarroja de longitud de 730 nm aproximadamente, vuelve a transformarse a su forma inicial, de acuerdo con el siguiente esquema:



En el sistema fitocromo de baja energía, la luz roja puede estimular cierto proceso en una planta e inhibirlo en otra planta diferente. Sin embargo, todos los fenómenos mediados por este sistema muestran respuestas máximas localizadas a 660 nm y a 730 nm aproximadamente; además, el proceso siempre es fotorreversible por luz roja e infrarroja, y se requiere de relativamente baja energía (1-1,000 joules/m², aproximadamente) para la saturación de la fotorrespuesta. Es importante hacer notar que ninguna de las formas del fitocromo por sí misma es responsable de los procesos morfogénicos esenciales, sino que éstos pueden ocurrir como el resul-

tado de algún paso metabólico que es iniciado por el fenómeno de fotoconversión. De acuerdo a lo antedicho, la luz roja convierte la forma inactiva de absorción roja del fitocromo a la forma activa de absorción infrarroja, la cual media los eventos esenciales metabólicos y de desarrollo, probablemente a través de algún mecanismo amplificador. Este proceso puede ser revertido por la fotoconversión inmediata del fitocromo, provocada por la luz infrarroja.

2.3 Sistema Fitocromo de Alta Energía

En la naturaleza, las plantas comunmente son expuestas a largos períodos de irradiaciones altas, y existe una gran variedad de fotorreacciones que responden a estas condiciones naturales de iluminación. Se ha observado que si suministramos periodos cortos de luz roja a plántulas de Sinapis crecidas en completa oscuridad, los cotiledones que normalmente crecen en la oscuridad, se expandirán; esta respuesta es saturada con baja energía y con tiempos cortos de irradiación. La estimulación de la expansión del cotiledón puede ser evitada al exponer dichas plántulas a periodos cortos de luz infrarroja inmediatamente después del tratamiento rojo, demostrando que el fenómeno está regulado por el sistema fitocromo. Sin embargo, si el periodo de exposición a luz infrarroja se incrementa más allá de dos o tres horas, no se observará la reversión del fenómeno, sino una nueva estimula

ción en la expansión del cotiledón. Esta respuesta aunque está mediada por el sistema fitocromo, requiere de largos períodos de irradiación y/o de irradiaciones relativamente altas para su efecto. A diferencia del sistema fitocromo de baja energía, el sistema fitocromo de alta energía requiere de mayor contenido energético para su saturación (citado por Smith, 1975).

Un ejemplo típico de la reacción de alta energía es la inhibición en la elongación del hipocotilo de plántulas de Lactuca sativa, donde se observa que solamente el azul y el infrarrojo causan una inhibición significativa del crecimiento. El espectro de acción de la reacción de alta energía muestra un máximo agudo en el infrarrojo (730 nm), con un hombro bajo en el rojo (690 nm) y un pico menor a 440 nm, con un hombro en 480 nm, que corresponde a la región del azul. Por lo tanto, existen dos principales regiones espectrales con una alta eficiencia cuántica, la del infrarrojo y la del azul (citado por Smith, 1975).

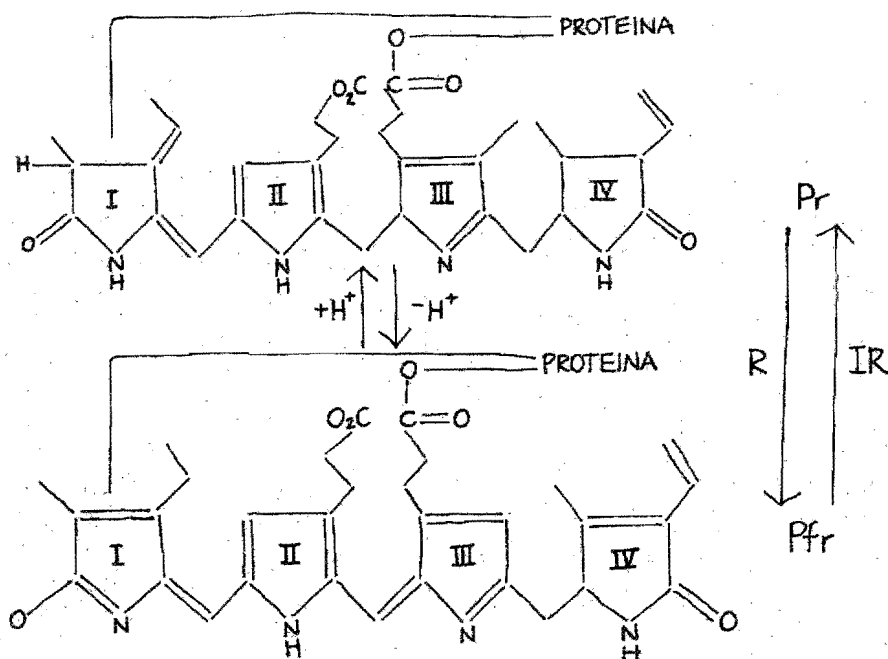
Existen algunas otras respuestas fotomorfogénicas controladas tanto por el sistema fitocromo de baja energía como por la reacción de alta energía, en la cual existe una actividad por parte del azul y otra por parte del infrarrojo, lo que nos indica que están regulados por diferentes sistemas fotoquímicos. De acuerdo a lo antes mencionado, el sistema de alta energía se ha dividido en dos: el que está me-

diado por el fitocromo, que muestra su máximo de acción en las regiones del rojo e infrarrojo, y el que muestra su máximo de acción en las regiones del azul y que probablemente está mediado por algún pigmento carotenoide, debido a la similitud que muestra con el espectro de acción para el fototropismo.

2.4 Química del fitocromo

El fitocromo, que es el pigmento responsable de los fenómenos regulados por el sistema rojo-infrarrojo fotorreversible, tiene un peso molecular dentro de la célula viva, de aproximadamente 120,000 daltons o posiblemente un múltiplo de éste. Es una cromoproteína formada probablemente por dos cromóforos de peso molecular aproximado de 120,000 por unidad.

En el caso de la fototransformación Pr \rightarrow Pfr están implícitos cambios conformacionales en el fitocromo, de tal manera que la absorción fotónica por el cromóforo provoca un cambio en la configuración electrónica del mismo (quizás una cis-transisomerización), lo cual está acompañado por un cambio en la conformación terciaria de la cromoproteína (citado por Smith, 1975).



Existe evidencia que demuestra la existencia de intermediarios en la fotoconversión.

Además, es importante hacer notar que Pr y Pfr no sólo absorben luz a 660 nm y a 730 nm respectivamente. Estas longitudes de onda son solamente los puntos de absorción máxima para cada forma del pigmento, pero en realidad ambas formas presentan bandas de absorción considerable a 660 nm (longitud de absorción máxima de Pr) y Pr tiene una leve pero significativa absorción a 730 nm (longitud de absorción máxima de Pfr). Bajo irradiación continua a longitudes que son absorbidas por ambas formas, se establece rápidamente un equilibrio dinámico en el cual la tasa de conversión de Pr a

Pfr es exactamente balanceada por la tasa inversa. Bajo condiciones de luz monocromática, se establece un estado fotoestacionario Pfr/Pt, en el cual las proporciones relativas de Pr y Pfr se mantendrán constantes en un valor, dependiendo de la longitud de onda. En realidad no importa tanto cómo se alcance el estado fotoestacionario, sino la proporción específica Pfr/Ptotal, que regula cada fenómeno (Smith, 1975).

Existen por lo menos dos maneras por las cuales la cantidad total de fitocromo o las proporciones de Pr y Pfr pueden ser alteradas sin el involucramiento de la luz:

- a) Reversión oscura, en la cual Pfr espontáneamente, pero en forma lenta se convierte en Pr bajo condiciones de oscuridad.
- b) Destrucción de Pfr, en la cual Pfr es más reactivo e inestable que Pr, pierde cambios espectrales fotorreversibles, lo que puede deberse a cualquier cambio químico que resulta en la pérdida de la reversibilidad.

2.5 Acción biológica del fitocromo

En cuanto a su localización, los estudios realizados con plantas etioladas muestran que el mayor contenido de fitocromo por unidad protéica se encuentra en las regiones merismáticas, lo que sugiere una íntima relación entre el pig-

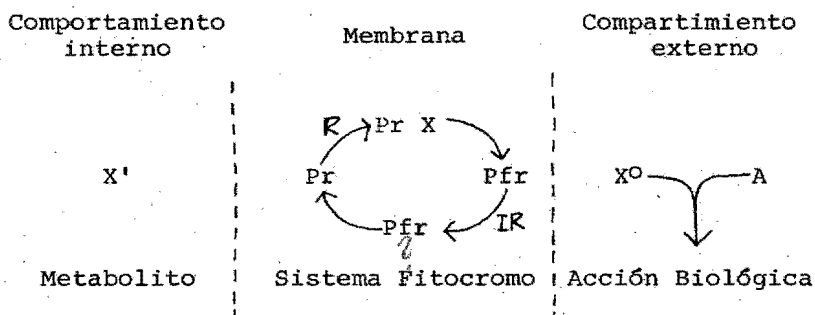
mento y los procesos de desarrollo y crecimiento. Sin embargo, el fitocromo se encuentra en todas las partes de las plantas más evolucionadas (Smith, 1975).

De acuerdo a los estudios de fraccionamiento celular, microespectrofotometría, luz polarizada e inmunocitoquímica, se ha visto que aunque parte del fitocromo existe en el citoplasma, su localización más importante parecer ser en o cerca de las membranas, sugiriendo al plasmalema como la de mayor peso.

En relación a la hipótesis de acción, la que tiene mayor aceptación es la que relaciona al fitocromo con la membrana, ya que abarca tanto procesos fisiológicos rápidos como procesos muy lentos. Esta hipótesis sugiere que el fitocromo es un componente o que actúa directamente sobre ciertas membranas celulares, de tal manera que la permeabilidad puede ser regulada por el tratamiento luminoso; así, las enzimas, sustratos, hormonas, etc., serían liberados de los compartimientos celulares para interactuar y brindar respuestas específicas de desarrollo (Smith, 1975).

En base a la evidencia de reorientación del fitocromo dentro de la membrana, se puede pensar que los arreglos localizados de moléculas del pigmento, causen grandes cambios en las propiedades moleculares de dichas regiones de membrana (Smith, 1975).

Lo que se cree, es que el fitocromo, orientado en ciertas membranas celulares, pueda transferir un metabolito crítico X de un lado de la membrana al otro, permitiendo el paso del metabolito desde su lugar de origen o almacenaje, al lugar donde es utilizado para iniciar los procesos morfo-génicos. El modelo asume que la transferencia de X a través de la membrana está dirigida por la fotoconversión de Pr a Pfr y viceversa; de tal manera que la acción primaria del fitocromo no es una función de la reactividad química de Pfr, sino que ocurre simultáneamente con la producción de Pfr a Pr. Cuando Pfr es producido por Pr mediante la irradiación roja, cierta cantidad de X es transferida a través de la membrana, donde interactúa con mecanismos específicos de reacción. La fotorreversibilidad por infrarrojo se deberá a la transferencia inversa de X a través de la membrana, y la acción irreversible rápida del fitocromo será causada por la interacción inmediata de X con los mecanismos de reacción A.



Es obvio que si la tasa de producción de A es baja, una respuesta particular será reversible por infrarrojo, tan

to como fueran dejadas cantidades significativas de Pfr como de X^0 . Por otro lado, si A es completamente asequible, entonces X^0 será rápidamente usado y la fotorreversibilidad solamente existirá por un corto tiempo después de la irradiación roja. Cuando las moléculas de fitocromo sean expuestas a luz continua de longitudes que son absorbidas tanto por Pr como por Pfr, entonces se establecerá un estado fotoestacionario en el cual X es lanzado hacia afuera y hacia dentro a través de la membrana (citado por Smith, 1975).

2.6 Fotocontrol del crecimiento de las plántulas

Se ha observado que los efectos de la luz sobre el crecimiento de los órganos de plántulas etioladas depende del estado de desarrollo de dichos órganos.

Thompson propone que todos los órganos pasan a través de una secuencia específica de tres estados de desarrollo: una etapa de división celular, una de elongamiento celular y finalmente una de madurez. Sobre esta hipótesis es posible racionalizar los efectos diferenciales de la luz sobre órganos de diferentes edades, asumiendo que el efecto principal de la luz es acelerar todas las fases de la secuencia división-elongación-madurez. Esto implica que en tejidos viejos, la inhibición del crecimiento puede considerarse como una transición acelerada del elongamiento a la madurez celular; mientras que en tejidos nuevos, la estimulación del cre

cimiento se deberá a una transición acelerada de la división al elongamiento celular.

3. ANTOCIANINAS

3.1 Generalidades

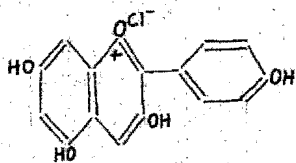
Uno de los cambios metabólicos regulados por el sistema fitocromo es el relacionado con la síntesis de flavonoides, compuestos generalmente presentes en una gran variedad de plantas. Usualmente se presentan unidos a azúcares en forma de glucósidos, de tal manera que un aglicón puede presentarse en una sola planta en varias combinaciones glucosídicas.

Dentro del grupo de los flavonoides se encuentran las antocianinas, principales componentes de los pigmentos rojos, lilas y azules de las flores, frutos y otros tejidos vegetales. Debido a los sistemas aromáticos conjugados que poseen, muestran bandas intensas de absorción en las regiones ultravioleta y visible del espectro siendo su máxima de 515 a 545 nm. Son compuestos solubles en agua y se ha visto que sufren cambios estructurales al variar el pH (Mohr, 1972).

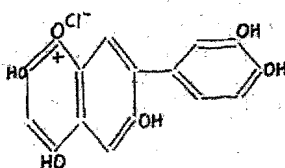
3.2 Química de las antocianinas

Las antocianinas están constituidas por la unión del

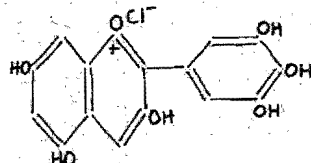
aglicón con uno o varios azúcares de diferente naturaleza: glucosa, galactosa, ramnosa, xilosa, arabinosa. Al ser hidrolizadas, las antocianinas originan dichos azúcares y sales coloreadas denominadas antocianidinas, todas ellas derivadas del catión 2-fenil-benzopirilium. Las antocianidinas más comunes son:



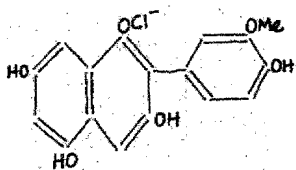
PELARGONIDINA



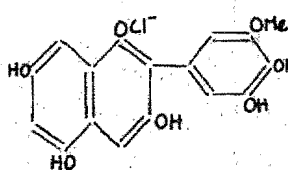
CIANIDINA



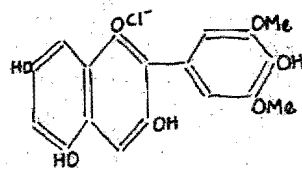
DELFINIDINA



PEONIDINA

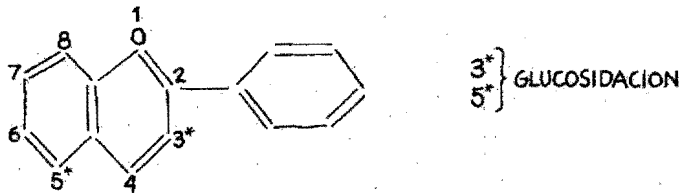


MALVIDINA



PETUNIDINA

Las antocianidinas pueden presentar varios grupos metoxilos. La glucosidación generalmente se presenta en el 3-hidroxilo, pudiendo además existir otra en el 5-hidroxilo, como en el caso de la cianina:



Las plantas frecuentemente contienen una mezcla de antocianinas que pueden no derivar de una sola antocianidina.

3.3 Relación del fitocromo con la síntesis de antocianinas

La mayoría de las plantas forma antocianinas y otros pigmentos flavonoides en ciertas células de uno o más órganos, proceso frecuentemente estimulado por la luz a través del sistema fitocromo. El espectro de acción para la producción de antocianinas muestra respuestas máximas en el rojo, el infrarrojo y el azul. En el caso de la producción de estos pigmentos, los altos niveles de energía característicos del Sistema de Alta Energía, son requeridos para ciertos efectos del rojo e infrarrojo y se propone al fitocromo como el pigmento responsable. La complejidad del espectro de acción para las antocianinas sugiere que formas adicionales de Pfr pueden contribuir a los efectos mencionados (Smith, 1975).

Un efecto del Pfr sobre la permeabilidad celular

bien pudiera dirigir una variedad de manifestaciones eventuales, de tal manera que se permitiera o estimulara la entrada más rápida de los sustratos requeridos para la síntesis de antocianinas (Chorney, 1966).

Existen varias evidencias que muestran que la reacción de fotocontrol para la formación de antocianinas está regulada a través del sistema fitocromo. Muchas plántulas, incluyendo aquellas de maleza, desarrollaron una marcada coloración roja al crecer bajo condiciones de luz roja durante varios días, en un experimento realizado. La síntesis de antocianinas en muchas plantas, requiere irradiaciones a intensidades moderadamente altas, sin embargo, se han observado casos en los que no sucede esto. En relación al espectro de acción, existe en general un máximo entre los 400-400 nm (azul) y otro entre los 600-800 nm (rojo-infrarrojo); sin embargo, se ha observado que especies cercanas muestran diferentes espectros (Bickford, 1972).

4. ANTECEDENTES

Un factor importante en la dinámica de poblaciones de la selva, es la presencia de gran cantidad de plántulas y estados juveniles. El hecho de que dichos estados sobrevivan durante largos períodos de tiempo con un crecimiento extraordinariamente lento, corresponde a una estrategia especializada por parte de los árboles tropicales, cuyos estados

juveniles se desarrollan bajo condiciones de pobre iluminación en un estado de latencia meristemática (del Amo, 1978).

Ahora bien, se ha observado en numerosos estudios que el proceso de síntesis de antocianinas y otros pigmentos, es estimulado por la luz a través del sistema fitocromo, mismo que regula el crecimiento y desarrollo de los individuos mediante el proceso morfogénico.

En estudios realizados por Vázquez-Yanes (1974) se observó que en el fenómeno de latencia fotorregulada para semillas tropicales fotoblásticas, la relación R/IR tiene importantes implicaciones sobre el proceso de la germinación. Este mismo autor propone que la disminución de la relación R/IR de la luz solar, debida a la reflexión y transmisión por parte de la vegetación pudiera ocasionar que la germinación en áreas con un dosel denso sea más restringida que en zonas abiertas.

Considerando que la luz infrarroja es la predominante en el interior de la selva donde crecen las plántulas de especies primarias (del Amo, 1978), se sugiere una relación directa entre la intensidad y calidad de luz con respecto al crecimiento de los individuos y la síntesis de antocianinas en los mismos, proponiéndose por lo tanto, la cuantificación de estos pigmentos bajo diferentes condiciones de luz, como un método indirecto para la detección de latencia en estados juveniles de especies primarias de selva.

II. OBJETIVOS

1. Determinar la cantidad de antocianinas en plántulas de especies primarias, tanto umbrófilas como demandadoras de luz, y especies secundarias; todas colectadas "in situ", con el fin de observar si dichos valores dependen estrictamente de las condiciones de luz, intensidad y calidad bajo las cuales se desarrolla cada especie, o si corresponden a una característica intrínseca de las mismas. Se compararán los valores obtenidos para las diferentes especies primarias entre sí y con los obtenidos para las diferentes especies secundarias, observando si existe una diferencia significativa a nivel de grupos o si las diferencias son específicas para cada una de ellas.

2. Cuantificar las antocianinas de tres especies primarias colectadas "in situ" y comparar los valores con los obtenidos para las mismas especies, después de haber sido sometidas durante un lapso de aproximadamente cuatro meses a las condiciones de luz imperantes en una zona semitallada; asimismo, se determinará si existe una relación directa entre el crecimiento de la planta, su contenido en antocianinas y las condiciones de luz bajo las cuales se ha desarrollado.

III. METODOLOGIA.

1. ZONA DE ESTUDIO.

Las observaciones en el medio ambiente, así como la colecta del material y el experimento en el invernadero, se llevaron a cabo en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", perteneciente al Instituto de Biología de la UNAM. Dicha estación, ubicada al sureste del estado de Veracruz, sobre la vertiente del Golfo de México, se localiza entre los 94°04' y 95°09' de longitud y los 18°34' y 18°36' de latitud norte.

La altitud varía de los 150 m a 530 m. El clima cálido-húmedo de la zona, está representado por el grupo "A" en la clasificación de Köppen. La temperatura media es de 23.7°C aproximadamente, con una temperatura máxima de 29°C y una temperatura mínima de 17°C. La precipitación anual es de 4,560 mm (Lot-Helgueras, 1976)

En relación al tipo de vegetación existente, la estación está ocupada por Selva Alta Perennifolia, que varía en composición y estructura dependiendo de la topografía; así como por varias zonas acahualadas, resultado de la perturbación de la vegetación primaria (del Amo y Gómez-Pompa, 1976).

En relación a la estructura de la comunidad en estudio, Sarukhán (1968), Flores (1971) y Piñero et al (1978) se ñalan para la selva alta perennifolia de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas la presencia de tres estratos arbóreos: uno superior, con alturas de 20-35 m, representado por Nectandra ambigens, Poulsenia armata, Omphalea cardiophylla, Dussia mexicana, Brosimum alicastrum y Pithecellobium arboreum, entre otras; un estrato medio, con alturas de 10-20 m, formado principalmente por Pseudolmedia oxyphyllaria, Quararibea funebris, Croton glabellus y Stemmadenia donnell-smithii; por último, un estrato inferior, por debajo de los 10 m con gran cantidad de palmas, como son Astrocaryum mexicanum, Geonoma mexicana y Chamaedora tepejilote, algunos árboles como Faramea occidentalis y Trophis racemosa, y el abundante bejuco Salacia megistiphylla. Esta estructura y las condiciones de baja iluminación y alta homeostasis microclimática son características de las zonas maduras; sin embargo, en las zonas perturbadas se presentan una serie de alteraciones, de tal manera que la estratificación vertical se vuelve muy simple o casi nula, la temperatura del aire, la luz y el movimiento del aire aumentan. De acuerdo con los autores antes mencionados, en las zonas donde ha habido perturbaciones se encuentran esparcidos árboles de especies secundarias como Cecropia obtusifolia, Ochroma lagopus y Trema micrantha entre otros; también encontramos arbustos de especies secundarias como Piper auritum, Piper hispidum, Urera caracasana y Myriocarpa longipes y una abundante vegetación herbácea.

En la zona semitalada donde se montó el invernadero no existía una estratificación vertical, solamente se encontraba un árbol adulto del estrato superior. La vegetación herbácea fue eliminada con al ayuda de un machete.

2. OBSERVACIONES EN EL MEDIO AMBIENTE.

Las mediciones de la composición espectral bajo condiciones naturales y de invernadero fueron realizadas con un espectrofotómetro de campo diseñado por Francois, Ruiz y Vázquez-Yanes (1975), el cual medía, por medio de un fotodiodo, bandas específicas del espectro luminoso, utilizando filtros de transmisión conocida, y que corresponden a las longitudes de onda fisiológicamente activas. Los filtros usados fueron: azul (435 nm), verde (545 nm), rojo (640 nm) e infrarrojo (720 nm) (del Amo, 1978).

El detector del aparato integra tanto la luz directa como la difusa, y abarca un ancho de banda que va desde los 4000 Å (ultravioleta), hasta los 10500 Å (rojo lejano). El espectrofotómetro consta de dos unidades relativamente independientes: una que contiene el sistema amplificador y medidor, y otra receptora, con el fotodiodo y los filtros.

El aparato se calibró con un detector de flujo radiante (Hewlett-Packard 8334 A) como fuente estándar. Una vez calibrado, registraba las mediciones en microwatts por centímetro cuadrado ($\mu\text{w}/\text{cm}^2$).

Las mediciones en relación a la composición espectral de la luz, se realizaron en las diferentes zonas de colecta, ya fuera en el interior de la selva para las especies primarias o en zonas abiertas de acahual para las secundarias. También se realizaron mediciones dentro del invernadero y fuera del mismo, en una zona completamente abierta.

3. COLECTA DEL MATERIAL

En relación al objetivo 1, se colectaron plántulas de tres especies primarias: Chamaedora tepejilote, Nectandra ambigens y Omphalea oleífera y dos especies secundarias: Piper auritum y Urera caracasana. Para que la población fuera homogénea, se escogieron individuos del mismo tamaño.

La colecta de cada especie se realizó "in situ", seleccionando plántulas en tres diferentes manchones, en cada uno de los cuales se tomaron dos muestras de aproximadamente 20 g secos de área foliar. A cada una de las muestras se le cuantificó su contenido en antocianinas.

4. EXPERIMENTO EN EL INVERNADERO.

Para la realización de esta parte del trabajo, se montó un invernadero portátil en una zona semitalada. De esta manera no solamente se modificó la composición espectral que recibían las plantas, sino que también se controlaron va

rios factores microclimáticos como lluvia, viento, ataque por predadores, etc.

Las tres especies primarias utilizadas para el objetivo 2 fueron: Chamaedora tepejilote (umbrófila durante todo su ciclo de vida), Nectandra ambigens (umbrófila en las primeras etapas de desarrollo y demandadora de luz en la etapa adulta) y Omphalea oleífera (demandadora de luz). Las poblaciones obtenidas del interior de la selva fueron trasplantadas al invernadero en tres diferentes lotes (uno por cada especie). Se trasplantaron 450 plántulas (150 por especie) a pequeñas bolsas de polietileno sin fondo, con suelo de selva como sustrato.

Los tres lotes fueron regularmente regados durante los cuatro meses que duró el experimento. Pasado dicho lapso, se tomaron dos muestras de aproximadamente 20 g secos por lote, y se cuantificó el contenido de antocianinas presente en cada una de las especies en estudio.

5. EXTRACCION DE ANTOCIANIDINAS.

Se trituraron muestras de planta seca. A continuación, cada muestra se colocó en un matraz con 750 ml de HCl 2M y se calentó durante 40' a una temperatura de 100°C. Una vez enfriado y decantado, el extracto colorido se lavó en dos fases con un volumen total de 300 ml de acetato de etilo, removiendo así las flavonas. Las capas de acetato se descartaron, y la capa acuosa remanente se calentó durante 3' a 80°C,

eliminando así los restos del acetato. Una vez hecho esto, el pigmento se extrajo en un volumen total de 100 ml de alcohol a mílico. Esto se concentró a sequedad con la ayuda del rotavapor y la bomba de vacío. Las antocianidinas obtenidas en el residuo se disolvieron en HCl metanólico, aforando a un volumen total de 50 ml (Härbone, 1973).

Dicha solución constituyó la base de una serie de diluciones: 1 ml, 1.5 ml, 2 ml, 2.5 ml, 3 ml, aforadas a 10 ml de HCl metanólico. La "absorbancia relativa" de estas diluciones se determinó espectrofotométricamente, obteniéndose en gráficas de "absorbancia relativa" vs. "concentración relativa", las diferentes curvas para cada especie. Las lecturas se realizaron a 531 nm, longitud a la cual se obtuvo la máxima absorbancia y que cae dentro del rango característico de las antocianidinas (515-545 nm).

6. ANALISIS ESTADISTICO.

La comparación de los datos obtenidos en el presente estudio se realizó aplicando la prueba de "t" de Student, a las diferentes pendientes que se obtuvieron para cada especie. En el primer análisis se compararon los datos a nivel intraespecífico de las muestras colectadas "in situ". Posteriormente se compararon los datos de dichas muestras con los obtenidos para las muestras de plántulas trasplantadas al invernadero. Finalmente, se compararon los datos obtenidos a nivel general interespecífico, para observar las diferencias de una especie con respecto a otra.

IV. RESULTADOS

Las tablas 1 a 7 muestran la composición espectral observada en cada una de las zonas muestreadas y en el interior del invernadero.

Las pruebas de "t" (1 a 18) realizadas, no mostraron una diferencia intraespecífica significativa para ninguna de las especies colectadas "in situ".

Las pruebas de "t" (a,b,c,) en las cuales se comparó la pendientes promedio de cada especie primaria colectada "in situ" con la pendiente obtenida para la misma especie dentro del invernadero, mostraron una diferencia altamente significativa.

En las comparaciones realizadas a nivel interespecífico, pruebas de "t" (d,e,f,g,h), Chamaedora tepejilote y Hectandra ambígens no presentaron diferencia significativa entre sí; lo mismo sucedió al comparar Omphalea oelífera, Piper auritum y Urera caracasana entre sí. Sin embargo, se observó diferencia significativa de Chamaedora tepejilote y Nectandra ambígens con respecto a las demás.

TABLA 1

L U Z
(en μ watts/cm²)

| | <u>Chamaedora I</u> | <u>Chamaedora II</u> | <u>Chamaedora III</u> |
|-------------------------------|---------------------|----------------------|-----------------------|
| UV (Ultravioleta) | .381 | .414 | .660 |
| AZ (Azul) | 1.068 | 1.2104 | .534 |
| V (Verde) | 1.3905 | 1.4523 | .927 |
| R (Rojo) | 2.9328 | 3.64 | .208 |
| IR (Infrarrojo) | 12.928 | 15.744 | 16.4 |
| SF (Sin filtro) | 628.28 | 733.92 | 667.2 |
| R/IR (Rojo/infrarrojo) | .2268 | .2311 | .0126 |
| R/AZ (Rojo/azul) | 2.746 | 3.007 | .3895 |
| R/SF (Rojo/sin filtro) | .4667 | .4959 | .03117 |
| IR/SF (Infrarrojo/sin filtro) | 2.057 | 2.145 | 2.458 |

TABLA 2

L U Z
(en μ watts/cm²)

| | <u>Nectandra I</u> | <u>Nectandra II</u> | <u>Nectandra III</u> |
|-------|--------------------|---------------------|----------------------|
| UV | .228 | .336 | .660 |
| AZ | .7298 | .7832 | .534 |
| V | 1.0609 | 1.609 | .927 |
| R | 2.288 | 2.392 | .208 |
| IR | 11.392 | 13.824 | 16.4 |
| SF | 533.8 | 656.08 | 667.2 |
| R/IR | .2008 | .1730 | .0126 |
| R/AZ | 3.135 | 3.054 | .3895 |
| R/SF | .3919 | .3645 | .03117 |
| IR/SF | 1.9513 | 2.1070 | 2.458 |

TABLA 3

L U Z
(en μ watts/cm²)

| | <u>Omphalea I</u> | <u>Omphalea II</u> | <u>Omphalea III</u> |
|-------|-------------------|--------------------|---------------------|
| UV | .456 | .588 | .528 |
| AZ | 1.3795 | 1.602 | 1.424 |
| V | 1.5759 | 1.957 | 1.854 |
| R | 3.12 | 4.368 | 4.68 |
| IR | 14.1312 | 15.36 | 16.00 |
| SF | 711.68 | 711.68 | 722.8 |
| R/IR | .2207 | .2843 | .2925 |
| R/AZ | 2.2616 | 2.7265 | 3.2865 |
| R/SF | .4383 | .6137 | .6474 |
| IR/SF | 1.9856 | 2.1562 | 2.2136 |

TABLA 4

L U Z
(en μ watts/cm²)

| | <u>Piper I</u> | <u>Piper II</u> | <u>Piper III</u> |
|-------|----------------|-----------------|------------------|
| UV | 25.8 | 25.8 | 9.3 |
| AZ | 70.31 | 70.31 | 29.92 |
| V | 93.73 | 93.73 | 34.196 |
| R | 130 | 130 | 60.84 |
| IR | 195.84 | 195.84 | 119.04 |
| SF | 1795.88 | 1795.88 | 1473.4 |
| R/IR | .6638 | .6638 | .5110 |
| R/AZ | 1.8489 | 1.8489 | 2.4414 |
| R/SF | 7.2387 | 7.2387 | 4.1292 |
| IR/SF | 10.9049 | 10.9049 | 8.0792 |

TABLA 5

L U Z
(en μ watts/cm²)

| | <u>Urera I</u> | <u>Urera II</u> | <u>Urera III</u> |
|-------|----------------|-----------------|------------------|
| UV | 9.3 | 9.3 | 9.3 |
| AZ | 24.92 | 24.92 | 24.92 |
| V | 34.192 | 34.192 | 34.192 |
| R | 60.84 | 60.84 | 60.84 |
| IR | 119.04 | 119.04 | 119.04 |
| SF | 1473.4 | 1473.4 | 1473.4 |
| R/IR | .5110 | .5110 | .5110 |
| R/AZ | 2.4414 | 2.4414 | 2.4414 |
| R/SF | 4.1292 | 4.1292 | 4.1292 |
| IR/SF | 8.0792 | 8.0792 | 8.0792 |

TABLA 6

LUZ DENTRO DEL INVERNADERO.
(en μ watts/cm²)

| | 8 AM | 10 AM | 12 AM | 2 PM | 4 PM | 6 PM |
|-------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|
| UV | .12 | 42 | 43.2 | 7.2 | 1.44 | .012 |
| AZ | .836 | 35.6 | 62.3 | 44.5 | 10.68 | 1.602 |
| V | 1.03 | 59.74 | 59.74 | 63.86 | 16.48 | 1.854 |
| R | 15.6 | 135.2 | 124.8 | 107.12 | 32.12 | 3.12 |
| IR | 43.52 | 233.7 | 217.6 | 166.4 | 64 | 6.912 |
| SF | 834 | 222.4 | 2112.8 | 1390 | 1056.4 | 414.8 |
| R/IR | .3584 | .578 | .573 | .643 | .5018 | .4513 |
| R/AZ | 18.66 | 3.7977 | 2.0032 | 2.407 | 3.007 | 1.947 |
| R/SF | 1.87 | 6.079 | 5.906 | 7.706 | 3.04 | 1.7014 |
| IR/SF | 5.218 | 10.508 | 10.299 | 11.971 | 6.058 | 1.553 |

TABLA 7

LUZ FUERA DEL INVERNADERO
(en μ watts/cm²)

| | 8 AM | 10 AM | 12 AM | 2 PM | 4 PM | 6 PM |
|-------|-------|-------|--------|--------|-------|-------|
| UV | .36 | 10.32 | 10.2 | 19.2 | 4.5 | .048 |
| AZ | 9.79 | 30.26 | 30.26 | 60.52 | 11.57 | .1602 |
| V | 14.42 | 36.05 | 35.02 | 82.4 | 16.48 | .1339 |
| R | 16.64 | 62.4 | 60.32 | 124.8 | 27.04 | .2912 |
| IR | 47.36 | 153.6 | 99.84 | 179.2 | 64 | .64 |
| SF | 889.6 | 1946 | 1612.4 | 2001.6 | 1112 | 472.6 |
| R/IR | .3513 | .4062 | .6041 | .6964 | .4225 | .455 |
| R/AZ | 1.699 | 2.062 | 1.993 | 2.062 | 2.337 | 1.817 |
| R/SF | 1.87 | 3.206 | 3.741 | 6.235 | 2.431 | .061 |
| IR/SF | 5.323 | 7.893 | 6.192 | 8.952 | 5.755 | .135 |

TABLA I

DATOS OBSERVADOS

Absorbancia

(Poblaciones de especies primarias en el interior de la selva)

| [] | CH ₁ | CH ₂ | CH ₃ | N ₁ | N ₂ | N ₃ | O ₁ | O ₂ | O ₃ |
|-----|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| 1.0 | .074 | .057 | .061 | .084 | .080 | .090 | .198 | .210 | .240 |
| 1.5 | .089 | .066 | .078 | .106 | .099 | .112 | .295 | .299 | .357 |
| 2.0 | .109 | .075 | .091 | .127 | .125 | .133 | .374 | .377 | .456 |
| 2.5 | .130 | .083 | .101 | .149 | .144 | .153 | .465 | .465 | .561 |
| 3.0 | .146 | .095 | .111 | .169 | .164 | .175 | .538 | .538 | .652 |

TABLA II

DATOS OBSERVADOS

Absorbancia

(Poblaciones de especies secundarias)

| [] | P ₁ | P ₂ | P ₃ | U ₁ | U ₂ | U ₃ |
|-----|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| 1.0 | .178 | .128 | .158 | .166 | .165 | .162 |
| 1.5 | .255 | .175 | .219 | .227 | .234 | .227 |
| 2.0 | .324 | .218 | .282 | .292 | .296 | .286 |
| 2.5 | .387 | .259 | .337 | .355 | .353 | .344 |
| 3.0 | .456 | .308 | .401 | .419 | .422 | .408 |

TABLA III

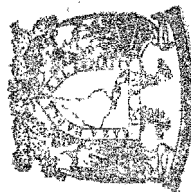
DATOS OBSERVADOS
Absorbancia
(Poblaciones trasplantadas al invernadero)

| [] | CH* | N* | O* |
|-----|------|------|------|
| 1.0 | .205 | .216 | .290 |
| 1.5 | .280 | .289 | .412 |
| 2.0 | .347 | .360 | .328 |
| 2.5 | .409 | .432 | .629 |
| 3.0 | .483 | .491 | .736 |

TABLA IV

TASA DE CRECIMIENTO Y TASA DE REPOSICION
DE HOJAS DE PLANTULAS SOMETIDAS A TRES
CONDICIONES NATURALES DE LUZ
(Tomado de del Amo, 1978)

| | TASA DE CRECIMIENTO cm/año | | | TASA DE REPOSICION DE HOJAS Nº/año | | |
|-----------------------|-------------------------------|---------|---------------|---------------------------------------|---------|---------------|
| | Selva | Acahual | Z. Semitalada | Selva | Acahual | Z. Semitalada |
| | 2.83 | 2.55 | 17.04 | 4.81 | 4.74 | 12.15 |
| | 1.35 | 4.14 | 11.75 | 2.55 | N.S. | N.S. |
| Nectandra ambígens | 2.73 | 3.24 | 33.94 | N.S. | 5.03 | 10.69 |
| | 3.32 | N.S. | 5.11 | N.S. | N.S. | N.S. |
| Chamaedora tepejilote | 1.05 | 2.44 | 11.16 | 2.55 | 1.752 | 2.92 |



AJUSTE DE RECTAS POR MINIMOS CUADRADOS

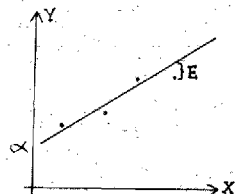
$$Y_i = \alpha + \beta X_i + E_i$$

$$Q = \sum_{i=1}^n (Y_i - \alpha - \beta X_i)^2 = \sum_{i=1}^n E_i^2$$

$$\frac{\partial Q}{\partial \alpha} = 0 ; \frac{\partial Q}{\partial \beta} = 0$$

$$\sum_{i=1}^n Y_i = n\alpha + \beta \sum_{i=1}^n X_i$$

$$\sum_{i=1}^n X_i Y_i = \alpha \sum_{i=1}^n X_i + \beta \sum_{i=1}^n X_i^2$$



$$\beta = \frac{Y_2 - Y_1}{X_2 - X_1}$$

$$Y_i = \alpha + \beta X_i + E_i$$

$$\hat{\beta} = \frac{\sum X_i Y_i - 1/n (\sum X_i) (\sum Y_i)}{\sum X_i^2 - 1/n (\sum X_i)^2}$$

$$\hat{\alpha} = \bar{Y} - \hat{\beta} \bar{X}$$

$$\rho = \hat{\beta} \sqrt{\frac{\sum X^2}{\sum Y^2}} = \hat{\beta} \sqrt{\frac{\sum X^2 - 1/n (\sum X)^2}{\sum Y^2 - 1/n (\sum Y)^2}}$$

48

RECTAS POR MINIMOS CUADRADOS

| <u>CH₁</u> | <u>CH₂</u> | <u>CH₃</u> |
|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| $Y_i = .0356 + 0.370 X_i$ | $Y_i = .0380 + .0186 X_i$ | $Y_i = .0392 + .0246 X_i$ |
| $\rho = .9984$ | $\rho = .998$ | $\rho = .9927$ |
| $S_B = .00207$ | $S_B = .00125$ | $S_B = .00299$ |
| $S_A = .00438$ | $S_A = .00265$ | $S_A = .00634$ |

RECTAS POR MINIMOS CUADRADOS

| <u>N₁</u> | <u>N₂</u> | <u>N₃</u> |
|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| $Y_i = .0418 + .0426 X_i$ | $Y_i = .0372 + .0426 X_i$ | $Y_i = .0482 + .0422 X_i$ |
| $\rho = .9999$ | $\rho = .9986$ | $\rho = .9999$ |
| $S_B = .00066$ | $S_B = .00222$ | $S_B = .00066$ |
| $S_A = .00141$ | $S_A = .00471$ | $S_A = .00141$ |

RECTAS POR MINIMOS CUADRADOS

| <u>0₁</u> | <u>0₂</u> | <u>0₃</u> |
|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| $Y_i = .0340 + .1700 X_i$ | $Y_i = .0490 + .1644 X_i$ | $Y_i = .0420 + .2056 X_i$ |
| $\rho = .9990$ | $\rho = .9995$ | $\rho = .9991$ |
| $S_B = .00759$ | $S_B = .00515$ | $S_B = .00849$ |
| $S_A = .01610$ | $S_A = .01093$ | $S_A = .01802$ |

RECTAS POR MINIMOS CUADRADOS

| <u>P₁</u> | <u>P₂</u> | <u>P₃</u> |
|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| $Y_i = .0448 + .1376 X_i$ | $Y_i = .0400 + .0888 X_i$ | $Y_i = .0378 + .1208 X_i$ |
| $\rho = .9994$ | $\rho = .9996$ | $\rho = .9998$ |
| $S_B = .00472$ | $S_B = .00250$ | $S_B = .00250$ |
| $S_A = .01000$ | $S_A = .00530$ | $S_A = .00530$ |

RECTAS POR MINIMOS CUADRADOS

| <u>U₁</u> | <u>U₂</u> | <u>U₃</u> |
|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| $Y_i = .0382 + .1268 X_i$ | $Y_i = .0448 + .1250 X_i$ | $Y_i = .0418 + .1218 X_i$ |
| $\rho = 1.000$ | $\rho = .9996$ | $\rho = .9998$ |
| $S_B = .00113$ | $S_B = .00336$ | $S_B = .00246$ |
| $S_A = .00240$ | $S_A = .00714$ | $S_A = .00521$ |

RECTAS POR MINIMOS CUADRADOS

| <u>CH*</u> | <u>N*</u> | <u>O*</u> |
|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| $Y_i = .0708 + .1370 X_i$ | $Y_i = .0804 + .1386 X_i$ | $Y_i = .0754 + .2218 X_i$ |
| $\rho = .9995$ | $\rho = .9993$ | $\rho = .9999$ |
| $S_B = .00430$ | $S_B = .00523$ | $S_B = .00829$ |
| $S_A = .00913$ | $S_A = .01109$ | $S_A = .01759$ |

RECTAS POR MINIMOS CUADRADOS

(Reuniendo los datos de las tres poblaciones para cada especie primaria)

| <u>CH_T</u> | <u>N_T</u> | <u>O_T</u> |
|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| $Y_i = .0376 + .0267 X_i$ | $Y_i = .0424 + .0425 X_i$ | $Y_i = .0417 + .1800 X_i$ |
| $\rho = .7783$ | $\rho = .9899$ | $\rho = .9560$ |
| $S_B = .02157$ | $S_B = .00606$ | $S_B = .05519$ |
| $S_A = .04575$ | $S_A = .01286$ | $S_A = .11707$ |

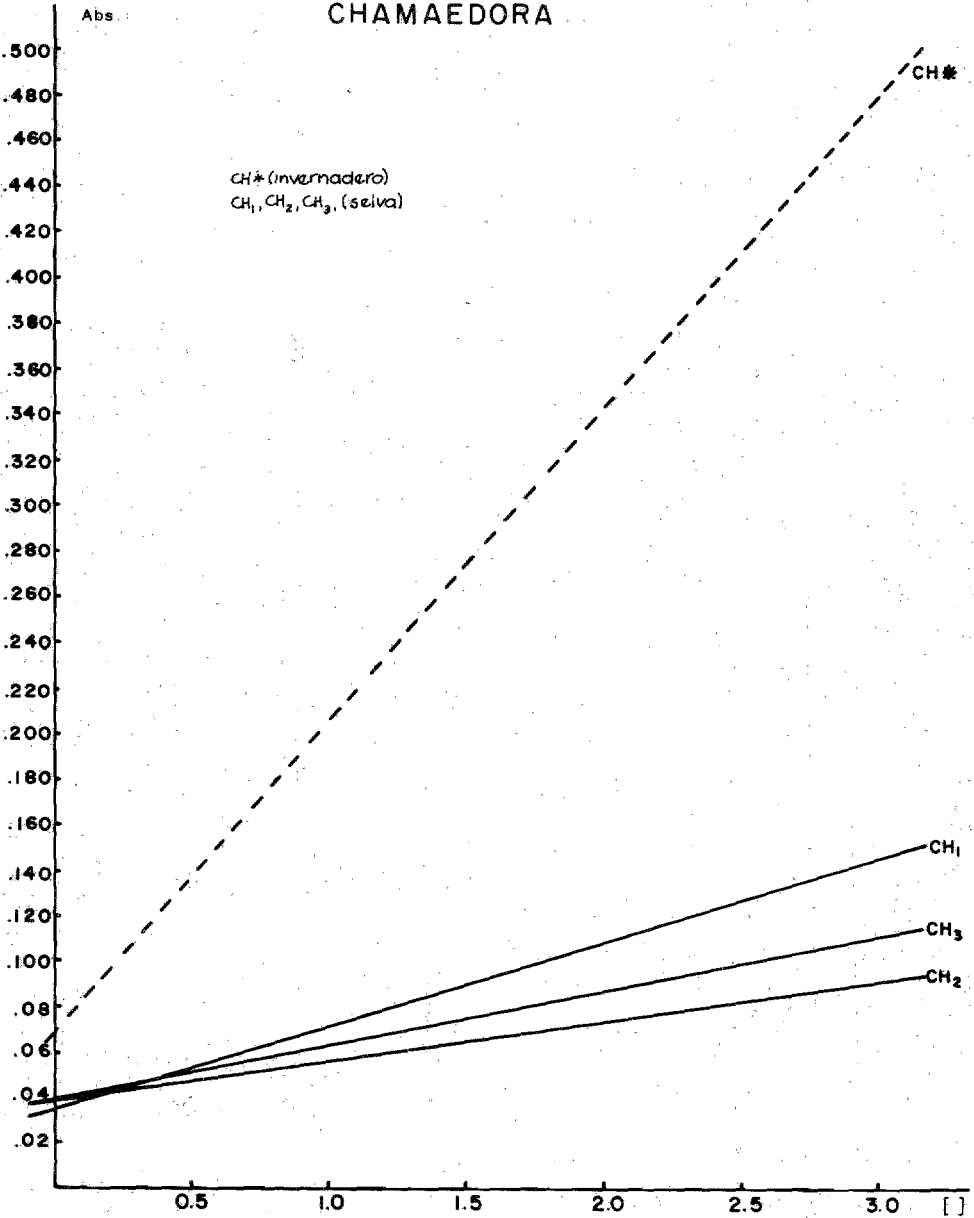
RECTAS POR MINIMOS CUADRADOS

(Reuniendo los datos de las tres poblaciones para cada especie secundaria)

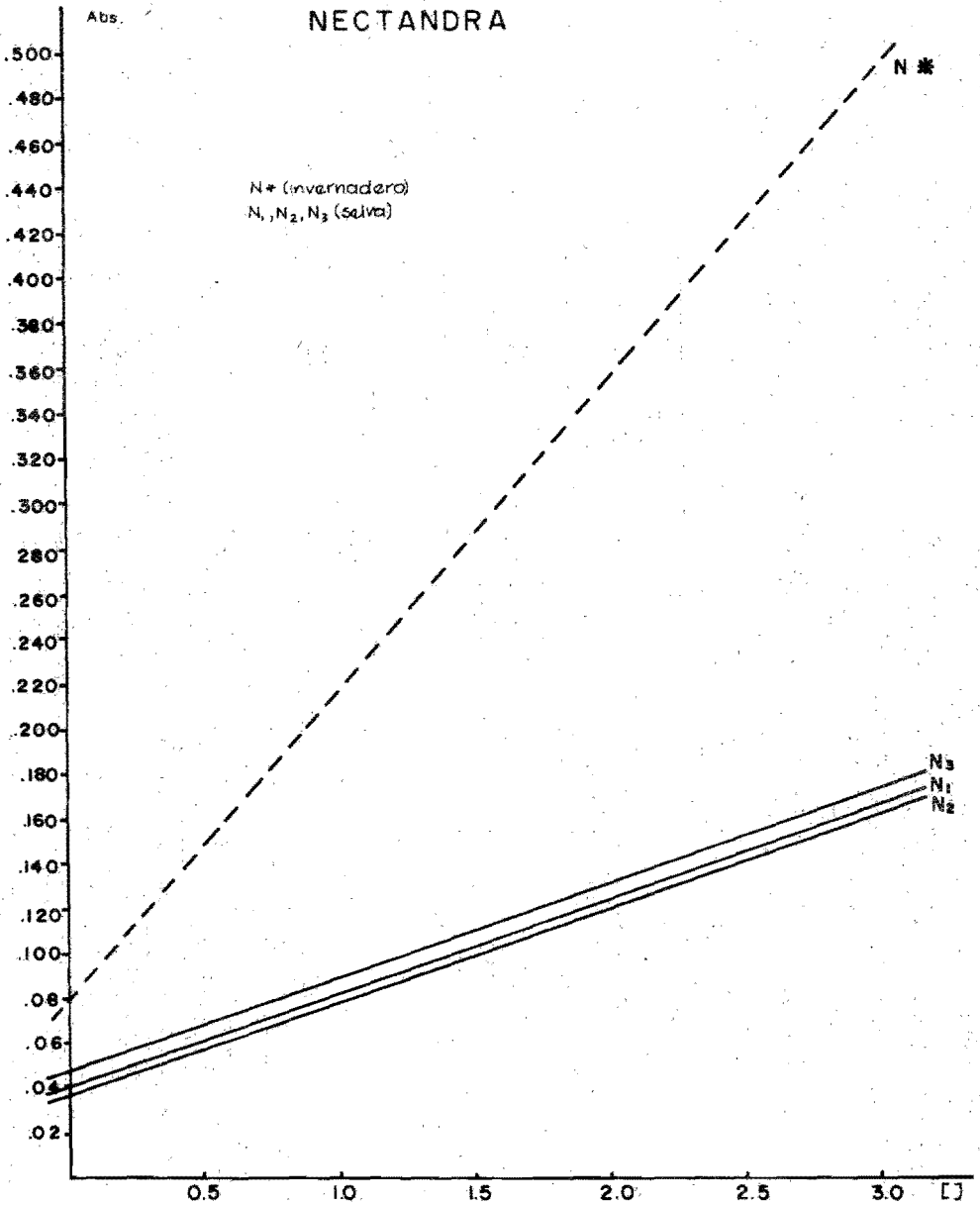
| <u>P_T</u> | <u>U_T</u> |
|---------------------------|---------------------------|
| $Y_i = .0409 + .1157 X_i$ | $Y_i = .0416 + .1245 X_i$ |
| $\rho = .8783$ | $\rho = .9987$ |
| $S_B = .06298$ | $S_B = .00642$ |
| $S_A = .13360$ | $S_A = .01362$ |

GRAFICA 1

CHAMAEDORA

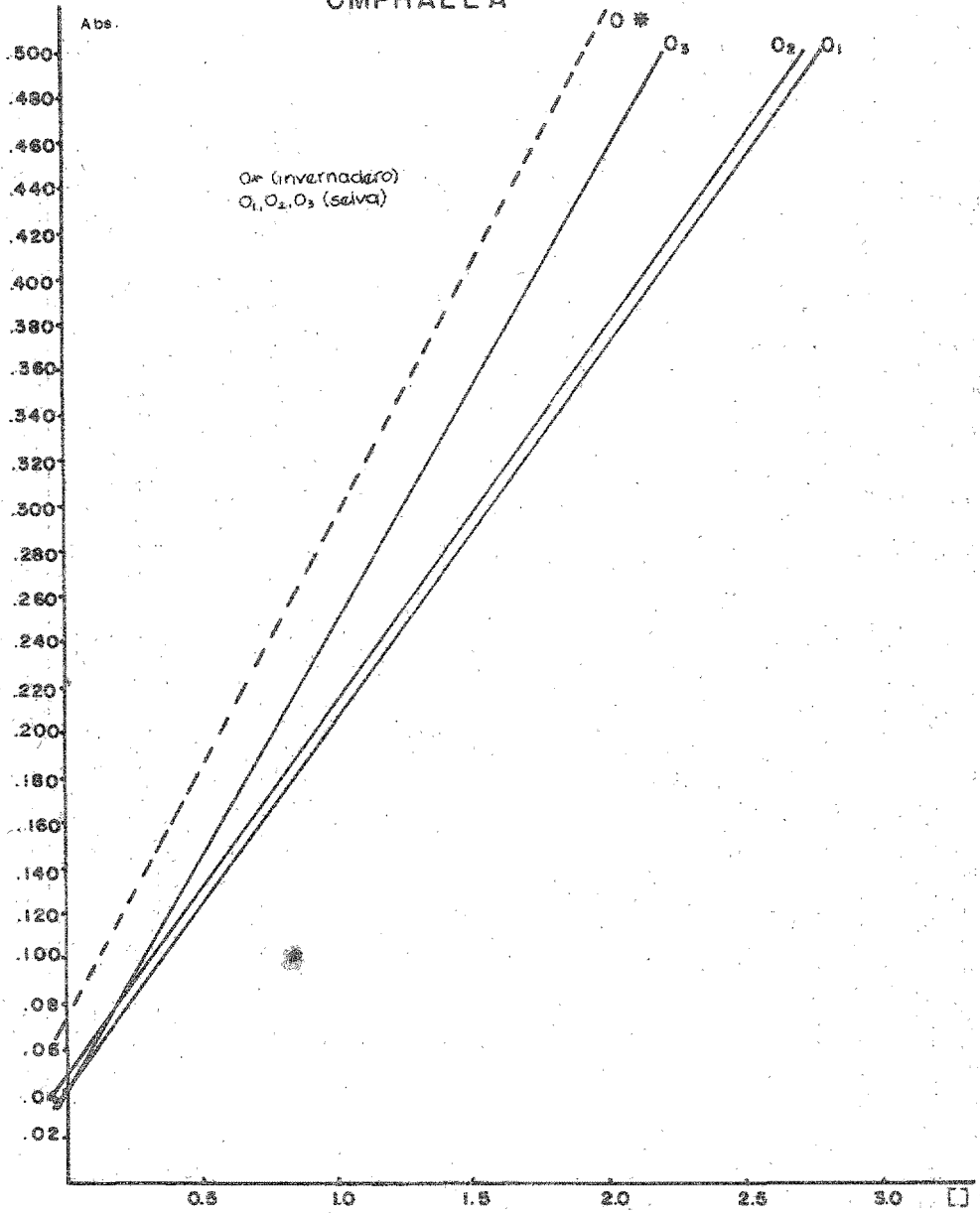


GRAFICA 2

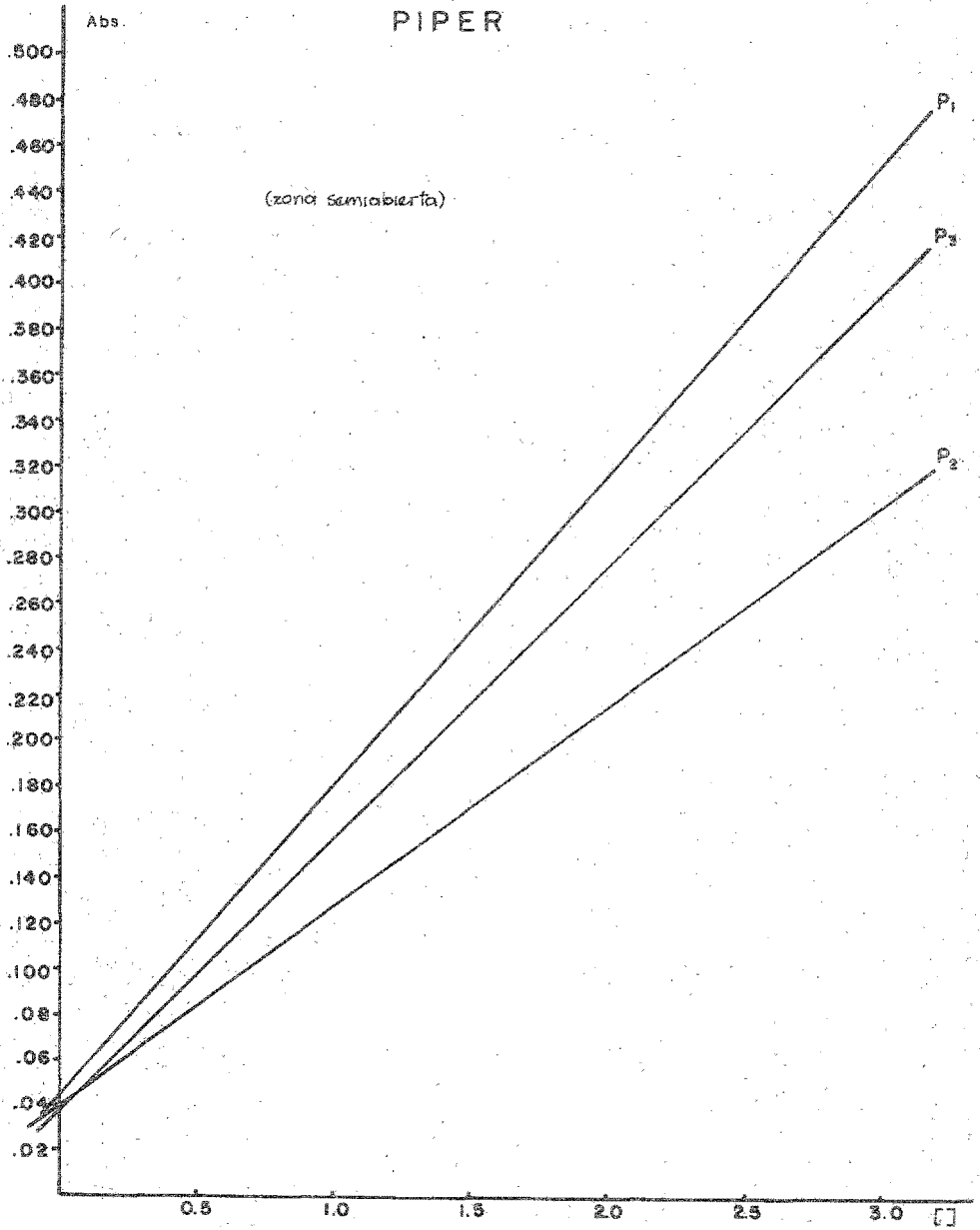


OMPHALEA

GRAFICA 3

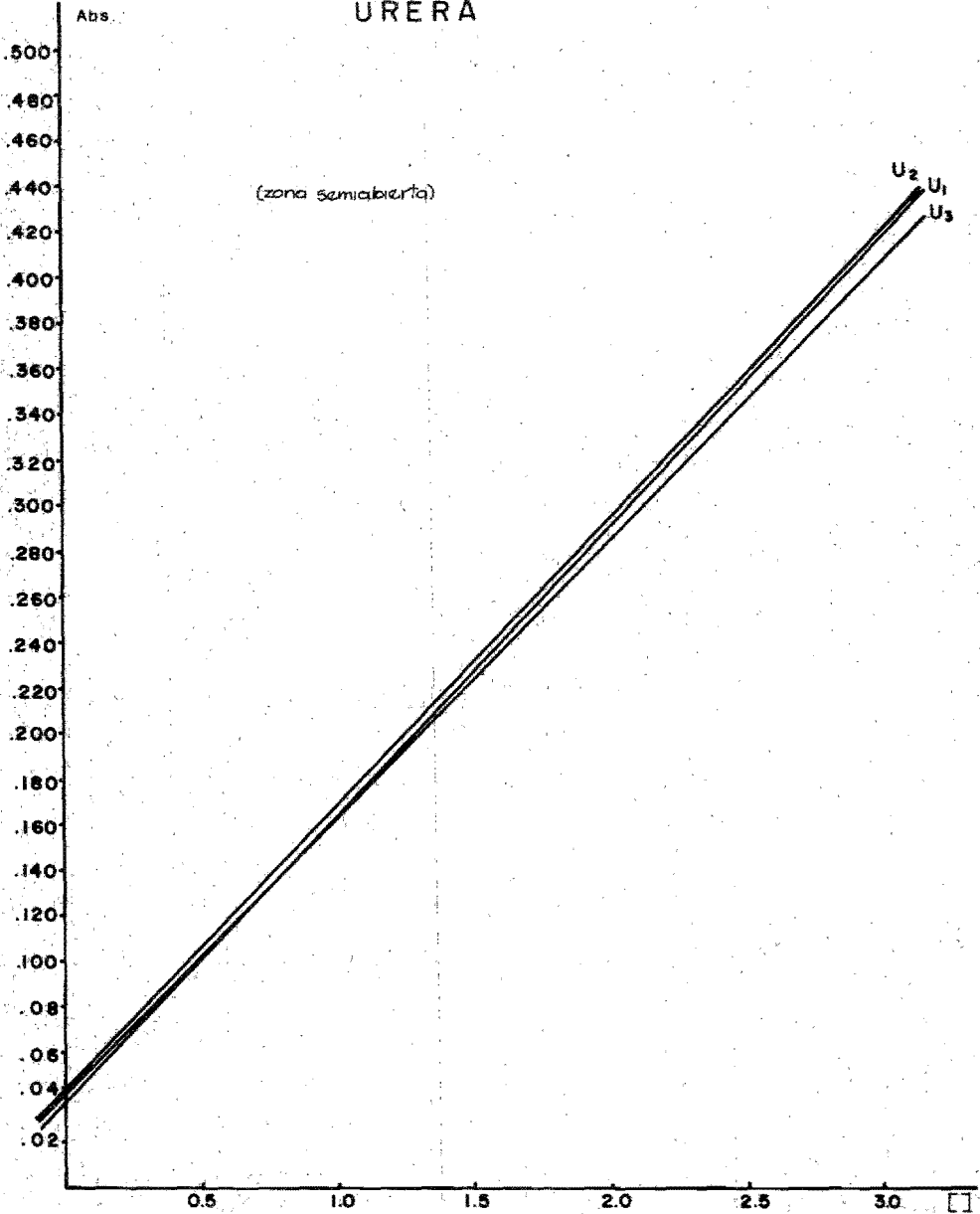


GRAFICA 4



GRAFICA 5

URERA



PRUEBA DE "t"

$$H_0: \beta_1 = \beta_2$$

$$t = \frac{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_2}{s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_2}}$$

$$s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_2}^2 = s_E^2 \left(\frac{1}{\sum_{i=1}^{n_1} (x_{1i} - \bar{x}_1)^2} + \frac{1}{\sum_{j=1}^{n_2} (x_{2j} - \bar{x}_2)^2} \right)$$

$$s_E^2 = \frac{\sum_{i=1}^{n_1} (y_{1i} - \bar{y}_1)^2 + \sum_{j=1}^{n_2} (y_{2j} - \bar{y}_2)^2}{n_1 + n_2 - 4}$$

PRUEBAS DE "t"

(Comparaciones entre las pendientes obtenidas para cada población)

1) $\hat{\beta}_{CH_1}$ vs $\hat{\beta}_{CH_2}$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 22.5 - 1/5 (10)^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{1i} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1i}^2 - 1/5 (\sum y_{1i})^2 = .0635 - 1/5 (.5480)^2 = .0034$$

$$\sum (y_{2j} - \bar{y}_2)^2 = \sum y_{2j}^2 - 1/5 (\sum y_{2j})^2 = .0291 - 1/5 (.3760)^2 = .0008$$

$$s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_2} = .0007 \sqrt{\frac{1}{2.5} + \frac{1}{2.5}} = .0007(8) = .0006$$

$$s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_2} = .0237 ; t = \frac{.0370 - .0186}{.0237} = .8865 < 1$$

$$\therefore \hat{\beta}_{CH_1} = \hat{\beta}_{CH_2}$$

$$2) \hat{\beta}_{CH_2} \text{ vs } \hat{\beta}_{CH_3}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{2j} - \bar{y}_2)^2 = \sum y_{2j}^2 - 1/5 (\sum y_{2j})^2 = .0008$$

$$\sum (y_{3k} - \bar{y}_3)^2 = \sum y_{3k}^2 - 1/5 (\sum y_{3k})^2 = .0015$$

$$s_E^2 = \frac{.0008 + .0015}{6} = .0004 ; s_E = .0196$$

$$s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_2}^2 = (.0004) (.8) = .0003 ; s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_2} = .0179$$

$$t = \frac{.0186 - .0246}{.0179} = .3352 < 1$$

$$\therefore \hat{\beta}_{CH_2} = \hat{\beta}_{CH_3}$$

57

$$3) \hat{\beta}_{CH_1} \text{ vs } \hat{\beta}_{CH_2}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{1i} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1i}^2 - 1/5 (\sum y_{1i})^2 = .0034$$

$$\sum (y_{3k} - \bar{y}_3)^2 = \sum y_{3k}^2 - 1/5 (\sum y_{3k})^2 = .0015$$

$$s_E^2 = \frac{.0034 + .0015}{6} = .0008 ; s_E = .0286$$

$$s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_3}^2 = (.0008) (.8) = .0006 ; s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_3} = .0253$$

$$t = \frac{.0370 - .0246}{.0253} = .4901 < 1 \quad \therefore \hat{\beta}_{CH_1} = \hat{\beta}_{CH_2}$$

$$4) \hat{\beta}_{N_1} \text{ vs } \hat{\beta}_{N_2}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{1i} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1i}^2 - 1/5 (\sum y_{1i})^2 = .0046$$

$$\sum (y_{2j} - \bar{y}_2)^2 = \sum y_{2j}^2 - 1/5 (\sum y_{2j})^2 = .0046$$

$$s_E^2 = \frac{.0046 + .0046}{6} = .0015 ; s_E = .0392$$

$$s_{\hat{\beta}_1}^2 - \hat{\beta}_2 = (.0015)(.8) = .0012 ; s_{\hat{\beta}_1}^2 - \hat{\beta}_2 = .0346$$

$$t = \frac{-.0426 - .0426}{.0346} = 0$$

$$\hat{\beta}_{N_1} = \hat{\beta}_{N_2}$$

$$5) \hat{\beta}_{N_3} \text{ vs } \hat{\beta}_{N_3}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{2j} - \bar{y}_2)^2 = \sum y_{2j}^2 - 1/5 (\sum y_{2j})^2 = .0046$$

$$\sum (y_{3k} - \bar{y}_3)^2 = \sum y_{3k}^2 - 1/5 (\sum y_{3k})^2 = .0045$$

$$s_E^2 = \frac{.0046 + .0045}{6} = .0015 ; s_E = .0389$$

$$s_{\hat{\beta}_2}^2 - \hat{\beta}_3 = (.0015)(.8) = .0012 ; s_{\hat{\beta}_2}^2 - \hat{\beta}_3 = .0346$$

$$t = \frac{.0426 - .0422}{.0346} = .0116 < 1$$

$$\hat{\beta}_{N_2} = \hat{\beta}_{N_3}$$

$$6) \hat{\beta}_{N_1} \text{ vs } \hat{\beta}_{N_3}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{1i} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1i}^2 - 1/5 (\sum y_{1i})^2 = .0046$$

$$\sum (y_{3k} - \bar{y}_3)^2 = \sum y_{3k}^2 - 1/5 (\sum y_{3k})^2 = .0045$$

$$s_E^2 = \frac{.0046 + .0045}{6} = .0015 ; s_E = .0389$$

$$s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_3}^2 = (.0015)(.8) = .0012 ; s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_3} = .0346$$

$$t = \frac{.0426 - .0422}{.0346} = .0116 < 1$$

$$\therefore \hat{\beta}_{N_1} = \hat{\beta}_{N_3}$$

$$7) \hat{\beta}_{O_1} \text{ vs } \hat{\beta}_{O_2}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{1i} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1i}^2 - 1/5 (\sum y_{1i})^2 = .0754$$

$$\sum (y_{2j} - \bar{y}_2)^2 = \sum y_{2j}^2 - 1/5 (\sum y_{2j})^2 = .0676$$

$$s_E^2 = \frac{.0754 + .0676}{6} = .0238 ; s_E = .1544$$

$$s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_2}^2 = (.0237)(.8) = .0190 ; s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_2} = .1380$$

$$t = \frac{.1700 - .1644}{.1380} = .0406 < 1$$

$$\therefore \hat{\beta}_{O_1} = \hat{\beta}_{O_2}$$

$$8) \hat{\beta}_{02} \text{ vs } \hat{\beta}_{03}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum y_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{2j} - \bar{y}_2)^2 = \sum y_{2j}^2 - 1/5 (\sum y_{2j})^2 = .0676$$

$$\sum (y_{3k} - \bar{y}_3)^2 = \sum y_{3k}^2 - 1/5 (\sum y_{3k})^2 = .1058$$

$$s_E^2 = \frac{.0676 + .1058}{6} = .0289; s_E = .1700$$

$$s_{\hat{\beta}_2}^2 - \hat{\beta}_3 = (.0289)(.8) = .0231; s_{\hat{\beta}_2} - \hat{\beta}_3 = .1521$$

$$t = \frac{.1644 - .2056}{.1521} = .2709 < 1$$

$$\therefore \hat{\beta}_{02} = \hat{\beta}_{03}$$

9)

$$\hat{\beta}_{01} \text{ vs } \hat{\beta}_{03}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum y_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{1i} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1i}^2 - 1/5 (\sum y_{1i})^2 = .0754$$

$$\sum (y_{3k} - \bar{y}_3)^2 = \sum y_{3k}^2 - 1/5 (\sum y_{3k})^2 = .1058$$

$$s_E^2 = \frac{.0754 + .1058}{6} = .0302; s_E = .1738$$

$$s_{\hat{\beta}_1}^2 - \hat{\beta}_3 = (.0302)(.8) = .0242; s_{\hat{\beta}_1} - \hat{\beta}_3 = .1554$$

$$t = \frac{.1700 - .2056}{.1554} = .2291 < 1$$

$$\therefore \hat{\beta}_{01} = \hat{\beta}_{03}$$

$$10) \hat{\beta}_{P1} \text{ vs } \hat{\beta}_{P2}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{1i} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1i}^2 - 1/5 (\sum y_{1i})^2 = .0474$$

$$\sum (y_{2j} - \bar{y}_2)^2 = \sum y_{2j}^2 - 1/5 (\sum y_{2j})^2 = .0198$$

$$s_E^2 = \frac{.0474 + .0198}{6} = .0112 ; s_E = .1058$$

$$s_{\hat{\beta}_1}^2 - \hat{\beta}_2 = (.0112)(.8) = .0090 ; s_{\hat{\beta}_1} - \hat{\beta}_2 = .0947$$

$$t = \frac{.1376 - .0888}{.0947} = .5153 < 1$$

$$\therefore \hat{\beta}_{P1} = \hat{\beta}_{P2}$$

$$11) \hat{\beta}_{P2} \text{ vs } \hat{\beta}_{P3}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{2j} - \bar{y}_2)^2 = \sum y_{2j}^2 - 1/5 (\sum y_{2j})^2 = .0198$$

$$\sum (y_{3k} - \bar{y}_3)^2 = \sum y_{3k}^2 - 1/5 (\sum y_{3k})^2 = .0365$$

$$s_E^2 = \frac{.0198 + .0365}{6} = .0094 ; s_E = .0969$$

$$s_{\hat{\beta}_2}^2 - \hat{\beta}_3 = (.0094)(.8) = .0075 ; s_{\hat{\beta}_2} - \hat{\beta}_3 = .0867$$

$$t = \frac{.0888 - .1208}{.0867} = .3691 < 1$$

$$\therefore \hat{\beta}_{P2} = \hat{\beta}_{P3}$$

$$12) \hat{\beta}_{P_1} \text{ vs } \hat{\beta}_{P_3}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{1i} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1i}^2 - 1/5 (\sum y_{1i})^2 = .0474$$

$$\sum (y_{3k} - \bar{y}_3)^2 = \sum y_{3k}^2 - 1/5 (\sum y_{3k})^2 = .0365$$

$$s_E^2 = \frac{.0474 + .0365}{6} = .0140 ; s_E = .1183$$

$$s_{\hat{\beta}_1}^2 - \hat{\beta}_3 = (.0140)(.8) = .0112 ; s_{\hat{\beta}_1} - \hat{\beta}_3 = .1058$$

$$t = \frac{.1376 - .1208}{.1058} = .1588 < 1$$

$$\therefore \hat{\beta}_{P_1} = \hat{\beta}_{P_3}$$

62

$$13) \hat{\beta}_{U_1} \text{ vs } \hat{\beta}_{U_2}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{1i} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1i}^2 - 1/5 (\sum y_{1i})^2 = .0402$$

$$\sum (y_{2j} - \bar{y}_2)^2 = \sum y_{2j}^2 - 1/5 (\sum y_{2j})^2 = .0391$$

$$s_E^2 = \frac{.0402 + .0391}{6} = .0132 ; s_E = .1150$$

$$s_{\hat{\beta}_1}^2 - \hat{\beta}_2 = (.0132)(.8) = .0106 ; s_{\hat{\beta}_1} - \hat{\beta}_2 = .1028$$

$$t = \frac{.1268 - .1250}{.1028} = .0175 < 1$$

$$\therefore \hat{\beta}_{U_1} = \hat{\beta}_{U_2}$$

$$14) \hat{\beta}_{U_2} \text{ vs } \hat{\beta}_{U_3}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{2j} - \bar{y}_2)^2 = \sum y_{2j}^2 - 1/5 (\sum y_{2j})^2 = .0391$$

$$\sum (y_{3k} - \bar{y}_3)^2 = \sum y_{3k}^2 - 1/5 (\sum y_{3k})^2 = .0371$$

$$s_E^2 = \frac{.0391 + .0371}{6} = .0127 ; s_E = .1127$$

$$s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_2}^2 = (.0127)(.8) = .0102 ; s_{\hat{\beta}_2 - \hat{\beta}_3} = .1008$$

$$t = \frac{.1250 - .1218}{.1008} = .0317 < 1$$

$$\therefore \hat{\beta}_{P_2} = \hat{\beta}_{P_3}$$

63

$$15) \hat{\beta}_{U_1} \text{ vs } \hat{\beta}_{U_3}$$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{1i} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1i}^2 - 1/5 (\sum y_{1i})^2 = .0402$$

$$\sum (y_{3k} - \bar{y}_3)^2 = \sum y_{3k}^2 - 1/5 (\sum y_{3k})^2 = .0371$$

$$s_E^2 = \frac{.0402 + .0371}{6} = .0129 ; s_E = .1135$$

$$s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_3}^2 = (.0129)(.8) = .0103 ; s_{\hat{\beta}_1 - \hat{\beta}_3} = .1015$$

$$t = \frac{.1268 - .1218}{.1015} = .0493 < 1$$

$$\therefore \hat{\beta}_{P_1} = \hat{\beta}_{P_3}$$

16) $\hat{\beta}_{CH^*}$ vs $\hat{\beta}_{N^*}$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{1A} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1A}^2 - 1/5 (\sum y_{1A})^2 = .0470$$

$$\sum (y_{1B} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1B}^2 - 1/5 (\sum y_{1B})^2 = .0481$$

$$s_E^2 = \frac{.0470 + .0481}{6} = .0159 ; s_E = .1259$$

$$s_{\hat{\beta}_A}^2 - \hat{\beta}_B = (.0159)(.8) = .0127 ; s_{\hat{\beta}_A} - \hat{\beta}_B = .1128$$

$$t = \frac{.1370 - .1386}{.1128} = .0142 < 1$$

$\therefore \hat{\beta}_{CH^*} = \hat{\beta}_{N^*}$

64

17) $\hat{\beta}_{CH^*}$ vs $\hat{\beta}_{O^*}$

$$\sum (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (y_{1A} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1A}^2 - 1/5 (\sum y_{1A})^2 = .0470$$

$$\sum (y_{1C} - \bar{y}_1)^2 = \sum y_{1C}^2 - 1/5 (\sum y_{1C})^2 = .1232$$

$$s_E^2 = \frac{.0470 + .1232}{6} = .0284 ; s_E = .1684$$

$$s_{\hat{\beta}_A}^2 - \hat{\beta}_C = (.0284)(.8) = .0227 ; s_{\hat{\beta}_A} - \hat{\beta}_C = .1507$$

$$t = \frac{.1370 - .2218}{.1507} = .5627 < 1$$

$\therefore \hat{\beta}_{CH^*} = \hat{\beta}_{O^*}$

$$18) \hat{\beta}_{N*} \text{ vs } \hat{\beta}_{O*}$$

$$\sum (x_{1i} - x_1)^2 = \sum x_{1i}^2 - 1/5 (\sum x_{1i})^2 = 2.5$$

$$\sum (x_{1B} - x_1)^2 = \sum x_{1B}^2 - 1/5 (\sum x_{1B})^2 = .0481$$

$$\sum (x_{1C} - x_1)^2 = \sum x_{1C}^2 - 1/5 (\sum x_{1C})^2 = .1232$$

$$S_E^2 = \frac{.0481 + .1232}{6} = .0286 ; S_E = .1690$$

$$S_{\hat{\beta}_B}^2 = S_{\hat{\beta}_C}^2 = (.0286)(.8) = .0229 ; S_{\hat{\beta}_B} = S_{\hat{\beta}_C} = .1513$$

$$t = \frac{.1386 - .2218}{6} = .5499 < 1$$

$$\hat{\beta}_{N*} = \hat{\beta}_{O*}$$

65

PRUEBAS DE "t"

(Comparaciones entre las pendientes de especies primarias, bajo condiciones naturales y bajo condiciones en el invernadero)

- a) Para comparar las pendientes de Chamaedora bajo condiciones naturales en el interior de la selva, con Chamaedora bajo condiciones de invernadero, tomaremos la regresión combinada de $\{\beta_{CH1}, \beta_{CH2}, \beta_{CH3}\}$ = $\tilde{\beta}_{CH}$.

Para probar la hipótesis de que $\hat{\beta}_{CH*} \neq \tilde{\beta}_{CH}$, consideramos que $\tilde{\beta}_{CH} = .02672$ sin error, y estimaremos la comparación mediante la prueba:

$$t_{13} = \frac{\hat{\beta}_{CH*} - \tilde{\beta}_{CH}}{S_{\hat{\beta}_{CH*}}} = \frac{.1370 - .0267}{.00480} = 25.6512$$

$$\hat{\beta}_{CH*} \neq \tilde{\beta}_{CH} \quad * * *$$

- b) Para comparar las pendientes de *Omphalea* bajo condiciones naturales en el interior de la selva con *Omphalea* bajo condiciones de invernadero, tomaremos la regresión combinada de $(\beta_{O1}, \beta_{O2}, \beta_{O3}) = \tilde{\beta}_O$

Para probar la hipótesis de que $\hat{\beta}_{O*} \neq \tilde{\beta}_O$, consideraremos que $\beta_O = .1800$ sin error; y estimaremos la comparación mediante la prueba:

$$t_{13} = \frac{\hat{\beta}_{O*} - \tilde{\beta}_O}{s_{\hat{\beta}_{O*}}} = \frac{.2218 - .1800}{.00829} = 5.0422$$

$$\hat{\beta}_{O*} = \tilde{\beta}_{Ot} \quad * *$$

- c) Para comparar las pendientes de *Nectandra* bajo condiciones naturales en el interior de la selva y bajo condiciones de invernadero, tomaremos la regresión combinada de $(\beta_{N1}, \beta_{N2}, \beta_{N3}) = \tilde{\beta}_N$.

Para probar la hipótesis de que $\hat{\beta}_{N*} \neq \tilde{\beta}_N$ consideraremos que $\tilde{\beta}_N = .0425$ sin error; y estimaremos la comparación mediante la prueba:

$$t_{13} = \frac{\hat{\beta}_{N*} - \tilde{\beta}_N}{s_{\hat{\beta}_{N*}}} = \frac{.1386 - .0425}{.00523} = 18.3748$$

$$\hat{\beta}_{N*} \neq \tilde{\beta}_{Nt} \quad * * *$$

PRUEBAS DE "t"

(Comparaciones entre las diferentes especies, comparando las pendientes totales de cada una de ellas)

- d) Comparación de *Chamaedora* total vs *Omphalea* total, tomando $\tilde{\beta}_{CHt}$ sin error:

$$t_{13} = \frac{\tilde{\beta}_O - \tilde{\beta}_{CHt}}{s_{\tilde{\beta}_O}} = \frac{.1800 - .0267}{.05519} = 2.7777$$

$$\therefore \tilde{\beta}_{OT} \neq \tilde{\beta}_{CHT^*}$$

- e) Comparación de Nectandra total vs Omphalea total, tomando $\tilde{\beta}_{NT}$ sin error.

$$t_{13} = \frac{\tilde{\beta}_O - \tilde{\beta}_N}{s \tilde{\beta}_O} = \frac{.1800 - .0425}{.05519} = 2.4914$$

$$\therefore \tilde{\beta}_{OT} \neq \tilde{\beta}_{NT^*}$$

- f) Comparación de Chamaedora total vs Nectandra total, tomando $\tilde{\beta}_{NT}$ sin error.

$$t_{13} = \frac{\tilde{\beta}_N - \tilde{\beta}_{CH}}{s \tilde{\beta}_{CH}} = \frac{.0425 - .0267}{.02157} = .7325$$

$$\therefore \tilde{\beta}_{NT} \neq \tilde{\beta}_{CHT}$$

- g) Comparación de Piper total vs Urera total, tomando $\tilde{\beta}_{UT}$ sin error.

$$t_{13} = \frac{\tilde{\beta}_U - \tilde{\beta}_P}{s \tilde{\beta}_P} = \frac{.1245 - .1157}{.06298} = .1397$$

$$\therefore \tilde{\beta}_{Ut} \neq \tilde{\beta}_{Pt}$$

- h) Comparación de Omphalea total vs Urera total, tomando B_{UT} sin error.

$$t_{13} = \frac{\tilde{\beta}_O - \tilde{\beta}_U}{s \tilde{\beta}_O} = \frac{.1800 - .1245}{.05519} = 1.0056$$

$$\therefore \tilde{\beta}_{Ot} \neq \tilde{\beta}_{Vt}$$

DISCUSION

A pesar de existir una clara evidencia fisiológica de que el fitocromo actúa en las plantas crecidas bajo condiciones naturales, existen hasta ahora pocos estudios sobre los efectos de irradiación prolongada con fuentes de amplio espectro, tal como ocurre en la naturaleza. En base a experimentos realizados se propone al fitocromo, regulador del metabolismo y desarrollo vegetal, como detector de la calidad de luz incidente.

Las distribuciones relativas a la energía espectral directa y difusa, muestran grandes diferencias para las diversas regiones del espectro. La proporción de las longitudes de onda roja e infrarroja varía en relación a la altitud, latitud y estación del año; sin embargo, la tasa y magnitud de dichos cambios, se ve principalmente afectada por la turbiedad y humedad atmosférica. En el caso de la selva, existe un pequeño descenso del rojo en relación al infrarrojo, debido tanto al incremento en la radiación difusa, como a la atmósfera con alto contenido en humedad. Por otro lado, en varios estudios se ha observado que la absorción y reflexión selectiva por parte de las hojas, da como resultado una alta absorción del azul y del rojo, una menor absorción del amari

llo y el verde y una transmisión casi total del infrarrojo. (Seybold y Weissweiller, 1942; Woollay, 1971). Otro factor importante en relación a la calidad de luz, es la elevación solar, de tal manera que a menor elevación, menor cantidad de luz roja. (Holmes y Smith, 1977)

Es importante señalar que en zonas con densa cobertura, como es el caso de la Selva Alta Perennifolia, conforme el dosel se cierra, la disminución en las longitudes de onda azul y roja, así como el incremento en la infrarroja se acentúa, de tal manera que esta última calidad de luz es la predominante en el suelo de la selva. La disminución de la cantidad de luz, así como la variación en la calidad de la misma, dependen tanto del área foliar como del contenido en clorofila.

De acuerdo a lo anterior, podemos observar que la disminución selectiva de radiación por parte de la densa vegetación, resulta en una disminución de la relación rojo/infrarrojo comparado con lo que ocurre en una zona abierta.

Analizando las tablas (1 a 7), referentes a la medición de la composición espectral en el área de estudio, podemos observar que en las zonas muestreadas dentro de la selva, como es el caso de las poblaciones I, II, III de Chamaedora tepejilote, Nectranda ambígens y Omphalea oleífera, la relación rojo/infrarrojo (R/IR) es relativamente baja (0.0216-.2925), en comparación con el considerable incremento obteni

do, por un lado en el interior del invernadero ($R/IR = .57-.64$) donde dichas especies primarias fueron trasplantadas, y por otro en las zonas de acahual muestreadas para las poblaciones I, II, III de las especies secundarias Urera caracasana y Piper auritum, donde la relación R/IR varía de $.5510-.6638$.

Ahora bien, en base a estudios realizados (Smith y Holmes, 1977), se encontró que una disminución en la cantidad de radiación roja con respecto a la infrarroja, resulta en una reducción en la proporción del fitocromo como Pfr (forma activa). Por otro lado, se observó que el fotoequilibrio establecido (Pr/P_{total}), se relaciona principalmente con las bandas que corresponden al rojo e infrarrojo. Además, las plantas terrestres normalmente existen bajo situaciones en las cuales la relación R/IR varía dentro de un rango en el cual una pequeña variación del mismo origina un gran cambio en la proporción Pfr/P_{total} (Holmes y Smith, 1976). Todas estas evidencias sugieren que el fitocromo, es un mecanismo muy sensible, potencialmente capaz de detectar pequeños cambios en la composición espectral dentro del rango que corresponde al medio natural.

Tomando en cuenta que el proceso de síntesis de antocianinas es estimulado por la luz a través del sistema fitocromo, podemos señalar, en base a los resultados obtenidos (tablas I a III) dos hechos importantes: 1) Chamaedora tepe-

jilote, Nectandra ambígens y Omphalea oleífera), las pendientes obtenidas en el interior de la selva son significativamente menores a la pendiente obtenida para las poblaciones trasplantadas al invernadero, donde las condiciones de luz son semejantes a las que existen en una zona semitalada. Todos estos resultados sugieren que para las especies estudiadas, un incremento en la relación R/IR que conduce a una mayor proporción Pfr/Ptotal, da como resultado un aumento considerable en el contenido de antocianinas, fenómeno regulado a través del sistema fitocromo.

En otros estudios, se ha observado que la disminución o aumento en Pfr/Ptotal repercute en otras respuestas fisiológicas, de tal manera que una reducción en la proporción del fitocromo como Pfr, durante fotoperíodos o bajo iluminación continua, está asociada con una modificación drástica del patrón de desarrollo, como es el incremento en la extensión del tallo peciolo, reducción en la expansión y peso húmedo foliar, y un descenso en el contenido de clorofilas a y b. (Holmes y Smith, 1977)

De esta manera se propone que la función más importante del fitocromo en plantas que crecen bajo condiciones naturales de luz, se refiere principalmente a dos procesos: la detección de la cantidad y calidad de la luz, y la modificación apropiada del patrón del crecimiento y desarrollo vegetal. En base a ello, podríamos explicar tanto los largos

periodos de supresión del crecimiento que presentan los esta
dos juveniles de la mayoría de las especies primarias tropi-
cales, así como su capacidad para responder a una mayor can-
tidad de luz. El fitocromo sería por lo tanto, el mecanismo
regulador del crecimiento y desarrollo de dichas plántulas,
ante los cambios de magnitud en la composición espectral.
Todo esto se ha corroborado en los estudios realizados por
del Amo (1978), en los cuales se observó un considerable in-
cremento en la tasa de crecimiento de varias plántulas de es
pecies primarias, al ser trasplantadas a una zona semitalada,
donde la relación R/IR aumenta. (Tabla IV)

Es importante también analizar las pendientes prome-
dio obtenidas para las cinco especies estudiadas, colectadas
"in situ". El hecho de que las pendientes de Chamaedora te
pejilote y Nectandra ambígens no difieran significativamente
entre sí y sí lo hagan en relación a la pendiente promedio
de Omphalea oleífera, puede explicarse en base a las diferen-
tes estrategias existentes en las especies tropicales, de
tal manera que las especies umbrófilas se comportan de una ma-
nera semejante entre sí, y diferente a las especies demanda-
doras de luz. Esta queda corroborado al comparar por un la-
do la pendiente promedio de Omphalea oleífera, con las pen-
diente promedio de cada una de las especies secundarias Pi
per auritum y Urera caracasana, sin observar diferencia sig-
nificativa entre ellas, y por otro, al comparar las pendien-
tes promedio de las dos especies primarias umbrófilas, con

las de especies secundarias, donde sí se observa dicha diferencia.

Para poder concluir algo definitivo sobre las hipótesis anteriormente expuestas, sería conveniente observar si éstas se cumplen para la mayoría de los casos; para ello podría realizarse el mismo estudio efectuado, sobre una mayor cantidad de especies primarias, tanto umbrófilas como demandadoras de luz. Por otro lado, podría contemplarse la posibilidad de controlar de una manera más satisfactoria una serie de variables importantes como la edad de las plántulas, la forma más adecuada de trasplantarlas, la distancia óptima entre individuos, el contenido en humedad para cada una de ellas, así como el perfeccionamiento en la precisión para la medición de la composición espectral de la luz. Todo esto contribuiría a fundamentar sólidamente el papel biológico y ecológico del fitocromo dentro de los ecosistemas tropicales, y en nuestro caso particular, de la Selva Alta Perennifolia.

BIBLIOGRAFIA

1. Amo S. del y A. Gómez-Pompa. 1976
Crecimiento de estados juveniles de plantas en Selva Tropical Alta Perennifolia. En A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yánes, S. del Amo R. y A. Butanda (Eds.). Regeneración de Selvas. 674 pp.
2. Amo S. del. 1978
Crecimiento y regeneración de especies primarias de Selva Alta Perennifolia. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM.
3. Arnold, A. W. y L. S. Albert. 1963
Chemical factors affecting anthocyanin formation and morphogenesis in cultures hypocotyl segments of Impatiens balsamina. Plant Physiology Vol. :307-312.
4. Ashby, M. 1969
Introduction to Plant Ecology. St. Martin's Press. New York.
5. Axelsson, L., B. Klockare y C. Sundqvist. 1979
Oak Seedlings grown in different light qualities. I Morphological Development. Physiol. Plant. 45:387-392.
6. Bainbridge, R., G. C. Evans y O. Rackham. 1966
Light as an Ecological Factor. Spottiswoode, Ballantyne and Co. L.T.D. London.
7. Bate-Smith, E. C. 1954
Leuco-anthocyanins. Detection and identification of anthocyanidins formed from leuco-anthocyanins in plants tissues. Biochemical Journal Vol. 58:122-125.
8. Bickford, E. D. y S. Dunn. 1972
Lighting for Plant Growth. The Kent State University Press.
9. Butler, R. D. 1963
The effect of light intensity on stem and leaf growth in broad bean seedlings. J. Exp. Bot. 1: 142-152.
10. Daubenmire, R. F. 1979
Ecología Vegetal. Tratado de Autoecología de Plantas.

3a. ed. Ed. Limusa. México.

11. Downs, R. J. y H. W. Siegelman. 1963
Photocontrol of anthocyanin synthesis in milo seedlings.
Plant Physiology 38:25-30.
12. Evans, G. C. y T. C. Whitmore. 1960
The distribution of light reaching the ground vegetation
in a Tropical Rain Forest. J. Ecol. 48:193-204.
13. Flores, J. S. 1971
Estudio de la vegetación del Cerro del Vigía de la Esta-
ción de Biología Tropical Los Tuxtias, Veracruz. Tesis.
Fac. Ciencias, UNAM. México
14. Forsyth, W. G. y N. W. Simmonds. 1954
A survey of the anthocyanins of some tropical plants.
Proceedings of the Royal Society of London. Series B.
142(909):549-564.
15. Forsyth, W. G. y V. C. Quesnel. 1957
Cacao polyphenolic substances. The anthocyanin pigments.
Biochemical Journal 65:177-179.
16. Grill, R. 1965
Photocontrol of anthocyanin formation in turnip seed-
lings I. Demonstration of phytochrome control. Plants
66:293-300.
17. Grime, J. P. 1965
Shade Avoidance and shade tolerance in flowering plants.
Natura 33:187-207.
18. Grove, K. E. y R. Robinson. 1933
An anthocyanin of Oxycoccus macrocarpus Pers. Biochemi-
cal Journal 25:1706-1711.
19. Harbone, J. B. 1958
Spectral methods of characterizing anthocyanins. Bioche-
mical Journal. Vol. 70:22-28.
20. Harbone, J. B. 1958
The chromatographic identification of anthocyanin pig-
ments. J. of Chromatography. Vol. 1:473-482.
21. Harbone, J. B. 1959
The chromatography of the flavonoid pigments. J. of
Chromatography Vol. 2:581-603.
22. Harbone, J. B. 1973
Phytochemical Methos. Anthocyanins. London, Chapman and
Hall.

23. Hrazdina, G. y Creast, L. 1979
Light induce changes in anthocyanin concentration, activity of phenylalanine ammonia-lyase and flavanone synthase and some of their properties in Brassica oleracea. Phytochemistry 18 (4):581-584.
24. Holmes, M. G. y H. Smith. 1977
"The Function of Phytochrome in the Natural Environment. I, II, III, IV. Photochem. & Photobiol. 25:533-557.
25. Holmes, M. G. y H. Smith. 1977
"The Function of Phytochrome in the Natural Environment. V. Photochem. & Photobiol. 26:487-491.
26. Klein, W. H., J. L. Edwards, et al. 1967
Spectrophotometric measurements of phytochrome "in vivo" and their correlation with photomorphogenic responses of Phaseolus Plant Physiology 42:264-270.
27. Ku, P. K. y A. L. Mancinelli. 1972
Photocontrol of anthocyanin synthesis I. Action of short, prolonged and intermittent irradiations on the formation of anthocyanins in cabbage, mustard and turnip seedlings. Plant Physiology 49:212-217.
28. Kuang, C. y A. C. Wagenknecht. 1956
The anthocyanin pigments of sour cherries. J. Am. Chem. Soc. 78:979-981.
29. Leopold, C. A. y R. E. Kriederman. 1975
Plant Growth and Development. 2a. ed. McGraw-Hill Col.
30. Longman, K. A. y J. Jenick. 1974
Tropical Forest and its Environment. Longman Group Limited. London.
31. Mancinelli, A. y L. Walsh. 1979
Photocontrol of anthocyanin synthesis. VII. Factors affecting the spectral sensitivity of anthocyanin synthesis in young seedlings. Plant Physiology 63(5):841-846.
32. Martínez, M. 1980
"Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM.
33. Mohr, H. 1972
Lectures on photomorphogenesis. Springer-Verlag.
34. Mohr, H., R. Drumm y B. Steinitz. 1978
The effect of light pretreatments of phytochrome-mediated induction of anthocyanin and phenylalanine ammo-

- nia-lyase. *Planta*. 146(3):369-376.
35. Moreno, C. P. 1976
Latencia y viabilidad de semillas de vegetación primaria. En A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (Eds.). *Regeneración de Selvas*.
 36. Mozolillo, C. 1979
On the role of anthocyanins in vegetative tissues: a relationship with stem length in pea seedlings. *Can. Journal Bot.* 57(22):2554-2558.
 37. Pilet, P. E. y Takahashi. 1980
Effect of abscisic acid on anthocyanin content in light exposed roots. *Plant Sci. Lett.* 17(1):1-6.
 38. Richards, P. W. 1952
The Tropical Rain Forest. Cambridge University Press. USA.
 39. Robinson, G. M. y R. Robinson. 1931
A survey of anthocyanins I. *Biochemical Journal* 25: 1687-1705.
 40. Robinson, G. M. y A. Todd. 1932
Experiments on the synthesis of anthocyanins. *J. Chem. Soc.* 2293-2305.
 41. Robinson, G. M. y R. Robinson. 1933
A survey of anthocyanins III. Notes on the distribution of leuco-anthocyanins. *Biochemical Journal* 27:206-212.
 42. Rollins, Ch.
Thin layer chromatography for separation of leaf pigments. *J. of Chem. Ed.* 32.
 43. Satter, R. L. y D. F. Wetherell. 1968
Photomorphogenesis in *Sinningia speciosa* cv. Queen Victoria II. Stem elongation. Interaction of a phytochrome controlled process and a red regimen energy dependent reaction. *Plant Physiology* 43:961-967.
 44. Steward, F. C. 1969
Analysis of Growth. *Plant Physiology*. Vol. V-A. Ac. Press. New York.
 45. Steward, F. C. y A. D. Krikorai. 1971
Plants, Chemicals and Growth. Ac. Press. New York.
 46. Siegelman, H. W. y S. B. Hendricks. 1957
Photocontrol of anthocyanin formation in turnip and red cabbage seedlings. *Plant Physiology* 32:393-398.

- nia-lyase. *Planta*. 146(3):369-376.
35. Moreno, C. P. 1976
Latencia y viabilidad de semillas de vegetación primaria. En A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (Eds.). *Regeneración de Selvas*.
 36. Mozolillo, C. 1979
On the role of anthocyanins in vegetative tissues: a relationship with stem length in pea seedlings. *Can. Journal Bot.* 57(22):2554-2558.
 37. Pilet, P. E. y Takahashi. 1980
Effect of abscisic acid on anthocyanin content in light exposed roots. *Plant Sci. Lett.* 17(1):1-6.
 38. Richards, P. W. 1952
The Tropical Rain Forest. Cambridge University Press. USA.
 39. Robinson, G. M. y R. Robinson. 1931
A survey of anthocyanins I. *Biochemical Journal* 25: 1687-1705.
 40. Robinson, G. M. y A. Todd. 1932
Experiments on the synthesis of anthocyanins. *J. Chem. Soc.* 2293-2305.
 41. Robinson, G. M. y R. Robinson. 1933
A survey of anthocyanins III. Notes on the distribution of leuco-anthocyanins. *Biochemical Journal* 27:206-212.
 42. Rollins, Ch.
Thin layer chromatography for separation of leaf pigments. *J. of Chem. Ed.* 32.
 43. Satter, R. L. y D. F. Wetherell. 1968
Photomorphogenesis in *Sinningia speciosa* cv. Queen Victoria II. Stem elongation. Interaction of a phytochrome controlled process and a red regimen energy dependent reaction. *Plant Physiology* 43:961-967.
 44. Steward, F. C. 1969
Analysis of Growth. Plant Physiology. Vol. V-A. Ac. Press. New York.
 45. Steward, F. C. y A. D. Krikorai. 1971
Plants, Chemicals and Growth. Ac. Press. New York.
 46. Siegelman, H. W. y S. B. Hendricks. 1957
Photocontrol of anthocyanin formation in turnip and red cabbage seedlings. *Plant Physiology* 32:393-398.

47. Siegelman, H. W. y S. B. Hendricks. 1958
Photocontrol of anthocyanin synthesis in apple skin.
Plant Physiology 33:185-190.
48. Smith, H. 1975
Phytochrome and Photomorphogenesis
Mc.Graw Hill Book Co.
Berksnire, England.
49. Tresnow, M. 1970
Environment and Plant Response.
Mc.Graw Hill Book Co.
50. Vázquez-Yanes, C. 1979
Estudios sobre ecofisiología de la germinación en
una zona cálido-húmeda de México. Tesis Doctoral.
Fac. de Ciencias. U.N.A.M. México.
51. Wetherell, D.F. y W.L. Konkhasi. 1977
High phytochrome levels in cultured tissues of the wild
carrot Daurus carota. Plant Physiology 42: 302-303.
52. Whitmore, T.C. 1975
Tropical Rain Forests of the Far East.
Oxford University Press.
53. Whitmore, T.C. y Y.K.Wong. 1960
The Distribution of light reaching the ground vegetation
in a tropical Rain Forest. J. Ecology 48: 193-204.
54. Wilkins, M.B. 1969
Physiology of Plant Growth and Development.
Mc.Graw Hill Book Co.
55. Withrow, R.B., W.H. Klein y V. Elsted 1970
Action Spectra of Photomorphogenic induction and its
photoinactivation. Plant Physiology 32: 453-462.
56. Woodwin, T.W. 1965
Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments.
Ac. Press. New York.