

LA VENTANA BIOLÓGICA

G. Camarena-Gutiérrez¹; D. Granados-Sánchez²; G. López-Ríos²

¹UNAM Campus Iztacala, Av. De los Barrios s/n, los Reyes Iztacala Tlalnepantla, México

²División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México

RESUMEN

El sol es por mucho la fuente más importante de energía para todos los organismos de la Tierra. La luz es el medio a través del cual un organismo recibe información acerca de su medio ambiente. La luz contiene información que le indica a la planta cuándo desarrollar la altura, cuándo florecer y fructificar. Para que la energía radiante tenga un efecto biológico debe ser absorbida por un fotoreceptor. Las plantas tienen fotosistemas para procesar la energía y la información. El sol emite un espectro continuo de energía radiante. Más de la mitad se pierde como resultado de la refracción y difracción en la atmósfera superior y también por la reflexión de las nubes y partículas en suspensión en el aire, y solamente las radiaciones con longitud de onda entre 300 y 1 000 nanómetros, rango al que llamaremos "La Ventana Biológica" influyen en el proceso de la vida en el planeta.

PALABRAS CLAVE: Fotoreceptores, fotomorfogénesis.

THE BIOLOGICAL WINDOW

SUMMARY

The sun is by far the most important source of energy for all organisms on Earth. Light is the medium through which an organism receives information about its environment. It contains information that tells a plant when to grow, when to flower, and when to produce fruit. For radiant energy to have a biological effect, it must be absorbed by a photoreceptor. Plants have photosystems to process energy and information. The sun emits a continuous spectrum of radiant energy, but more than half is lost as a result of refraction and diffraction in the upper atmosphere, and by reflection off of clouds and particles suspended in the air. Only radiation with wave lengths between 300 and 1000 nm, the so-called "biological window," influence life processes.

KEY WORDS: Light receptors, light morphogenesis, plants, light.

INTRODUCCIÓN

Radiación solar

El sol es la fuente universal de energía para la tierra y todos los organismos que en ella viven. En los límites exteriores de la atmósfera la intensidad de la radiación solar es de 1.39 KW m² (éste es el valor de la constante solar). Sin embargo, sólo alrededor de un 4% de esta radiación penetra la atmósfera y llega hasta la superficie de la tierra; más de la mitad se pierde como resultado de la refracción y difracción en la atmósfera superior y, también por la reflexión de las nubes y partículas en suspensión en el aire (Hollander, 1956).

El sol emite un espectro continuo de energía radiante, Figura 1, y solamente las radiaciones con longitud de onda entre 300 y 1 000 nanómetros (nm) rango al que

llamaremos "La Ventana Biológica" influyen en el proceso de la vida en el planeta.

Para definir a la luz tendríamos que saber desde qué punto de vista y disciplina científica estamos hablando. La física define y describe a la luz en términos absolutos, la estudia en función de la energía radiante (Hollander, 1956).

Desde el punto de vista físico, la luz es energía radiante y es solamente una parte del espectro electromagnético. El espectro electromagnético ha sido dividido en unidades de longitud de onda y frecuencia, abarca desde las frecuencias muy altas de los rayos cósmicos de longitud de onda corta, hasta la radiación de baja frecuencia con longitudes de onda larga del radio, como se muestra en la Figura 1.

región de la ventana biológica. Las relaciones de la longitud de onda, frecuencia y color de la luz visible se pueden ver en la Tabla 1.

Figura 1. Espectro electromagnético emitido por el sol. En la parte superior λ es la longitud de onda en centímetros, que abarcan desde los rayos cósmicos hasta las ondas de radio. Entre la radiación ultravioleta y el infrarrojo se localiza la ventana biológica. En la parte inferior se muestran amplificadas las longitudes de onda, frecuencia y energía de lo que denominamos colores.

La luz muestra propiedades de onda electromagnética, teniendo un campo eléctrico y uno magnético, longitud de onda, frecuencia, amplitud, velocidad y dirección. La luz también es radiada por paquetes de energía llamados fotones. Un fotón es un pulso de onda electromagnética. Estas características de la energía electromagnética se muestran en la Figura 2.

Figura 2. Un fotón muestra propiedades de onda electromagnética. El eje E, es el campo eléctrico; el eje M es el campo magnético; λ es la longitud de la onda. La frecuencia está representada por el ciclo de la onda, la cual tiene una amplitud diferente a cada fotón. También se muestra la dirección de propagación del fotón.

Desde el punto de vista y la respuesta del ojo humano, la luz es energía radiante evaluada de acuerdo a la capacidad de producir una sensación visual, algunas veces llamada energía radiante psicofísica. Aquí localizamos a la candela, lumen, y piecandela; vea la Figura 3 donde se aclaran estos términos.

El color de la luz o de un objeto iluminado es una evaluación cualitativa relacionada con la longitud de onda y no una propiedad física de la luz. Por ejemplo, la luz azul es el efecto psicofísico de la energía radiante en una

Figura 3. Relación entre candela, lumen y piecandela. Una fuente uniforme (intensidad luminosa=candela) se muestra en el centro de una esfera de un pie de radio. Se asume que la esfera es perfectamente transparente (es decir tiene reflectancia de cero). La iluminación en cualquier punto de la esfera es un piecandela (un lumen por pie cuadrado). El ángulo sólido entre los puntos A, B, C, D, es un esteroadian. Por tanto, la densidad de flujo es de un lumen por esteroadian, el cual corresponde a la intensidad luminosa de una candela como se asumió originalmente. La esfera tiene un área total de 12.57 (4 Pi) pies cuadrados, y hay un flujo luminoso de un lumen saliendo de cada pie cuadrado. De manera que la fuente provee un total de 12.57 lúmenes.

Tabla 1. Relación entre el color, la longitud de onda, y frecuencia de la luz.

Luz visible	Longitud de onda, nm	Frecuencia, ciclos/seg
Rojo	7.0×10^2	4.28×10^{14}
Naranja	6.2×10^2	4.84×10^{14}
Amarillo	5.8×10^2	5.17×10^{14}
Verde	5.3×10^2	5.66×10^{14}
Azul	4.7×10^2	6.38×10^{14}
Violeta	4.2×10^2	7.14×10^{14}

A la luz se le define como la radiación percibida por el ojo humano (Bicford, 1972), pero aunque la definición es correcta, la palabra luz se utiliza para referirse a un intervalo mayor de ondas electromagnéticas de interés en biología e incluyen las radiaciones ultravioleta, las visibles y el espectro infrarrojo, ver Tabla 2.

Tabla 2. Habitualmente se ha dividido el espectro del ultravioleta en bandas de 100 nm. Desde 100 a 400 nm para el uso de ingenieros y físicos. La clasificación UV en A, B, C, es de la International Commission y es para el uso de los fotobiólogos.

Clasificación	Longitud de onda, nm
Ultravioleta (UV)	100 - 380
Ultravioleta C (UV-C)	100 - 280
Ultravioleta B (UV-B)	280 - 320
Ultravioleta A (UV-A)	320 - 380
Luz visible	320 - 780
Luz infrarroja	780 - 2500
Térmica	2500

Interacción de la luz con los organismos

La interacción de la luz con los procesos biológicos puede clasificarse arbitrariamente en tres categorías generales:

1. La luz puede tener efectos potencialmente letales sobre un organismo o célula. La actividad bactericida o mutagénica de la luz ultravioleta se debe a que causa la ruptura de ciertos enlaces covalentes: un fotón tiene la energía directamente proporcional a su frecuencia e inversamente proporcional a su longitud de onda. Un quantum se refiere a la energía acarreada por un fotón. Por ejemplo, los fotones de 254 nm tienen 113 kcal de energía radiante por mol de fotones. Esta energía es mayor que la del enlace carbono-carbono (83 kcal por mol) lo cual produce condiciones desventajosas como: quemaduras de la piel, varias afecciones alérgicas y aún la carcinogénesis (Camarena, 1993).
2. Utilización directa de la luz. En el hombre, la luz que llega a la piel cataliza la apertura del anillo "B" del 7-dehidrocolesterol y produce colecalciferol (Vitamina D3). Los vegetales que ingerimos contienen un esteroide (ergosterol), éste también sirve como sustrato en la reacción con la luz, produciendo ergocalciferol (Vitamina D2, llamada también calciferol) las vitaminas D2 y D3, originan la misma respuesta biológica (Harper, 1980). En las plantas, parte de energía lumínica capturada es utilizada para descomponer la molécula de agua en hidrógeno y oxígeno; el oxígeno es liberado al aire mientras que el hidrógeno es recogido por un transportador (NADP). Otra parte de la energía es liberada y recogida por otro transportador (ADP). El dióxido de carbono penetra a la hoja por difusión y ahí reacciona con los acarreadores de hidrógeno y de energía formando los carbohidratos, éstos son compuestos ricos en energía almacenada. De esta manera, la planta utiliza directamente la luz en la producción de biomasa. En la mayoría de las plantas, la producción de un gramo de materia seca (biomasa) corresponde a la fijación de 4000 a 5000 calorías de energía enlazada químicamente (Bidwell, 1979).
3. La luz es un medio a través del cual un organismo puede recibir información acerca de su ambiente. Ejemplos de este papel abarcan un amplio rango, incluyen la visión animal y el curso del vuelo de las aves e insectos. La luz modela a la planta a través de los procesos llamados fotomorfogénesis, fotoperiodismo y fototropismo, es decir, la energía lumínica contiene información que le indica a la planta desarrollar altura, el número de hojas que tendrá, cuándo florecer y fructificar y finalmente, cuándo envejecer. Para que la energía lumínica tenga efecto ya sea sobre la producción de biomasa o como fuente de información, primero tiene que ser absorbida por

un fotoreceptor. Esta sustancia fotoreceptora es una molécula capaz de absorber energía lumínica de la ventana biológica. Los cambios físicos y químicos que sufren los fotoreceptores son apropiados para iniciar procesos bioquímicos particulares (Butler, 1973).

Fotoreceptores

Los organismos contienen muchos tipos de moléculas que absorben energía radiante, ésta entre toda la variedad de biomoléculas puede absorber todo el espectro de luz visible, desde los ácidos nucleicos y proteínas que absorben energía principalmente en la región ultravioleta, hasta pigmentos que tienen color debido a que absorben ciertas longitudes de onda del visible y reflejan otras. Las plantas muestran muchas tonalidades de coloración y podemos apreciarlo particularmente en las flores.

Este rango de colores se produce a través de la interacción de tres clases químicas de pigmentos: a) las clorofilas que son responsables del verdor de la naturaleza, b) los carotenoides que imparten los colores fuertes amarillo - anaranjado; c) los flavonoides que contribuyen a los colores azules, púrpuras y rojo. Fuera de esta variedad de compuestos sensibles a la luz, sólo muy pocos tipos de moléculas han sido seleccionadas para funcionar como receptores. La vasta mayoría de pigmentos, aunque absorben luz, no están involucrados en la utilización directa de la energía radiante (Wilkins, 1985).

Los pigmentos fotosintéticos son las clorofilas que incluyen a las clorofilas **a**, **b**, **c**, **d**, y la bacterioclorofila. La clorofila **a** es común a todos los organismos que liberan oxígeno, el contenido de otras clorofilas varía con el tipo de organismo y ambiente espectral. Los otros pigmentos fotosintéticos se llaman pigmentos accesorios e incluyen a los carotenoides, que son carotenos y sus derivados oxigenados las xantofilas y ficobilinas que se encuentran en algunos tipos de algas, Figura 4. Aunque están localizadas en los cloroplastos, los pigmentos fotosintéticos tienen una gran influencia sobre la absorción de luz de los pigmentos fotomorfogénicos.

El receptor fotomorfogénico mejor caracterizado es el fitocromo, la parte no proteica que está estructuralmente relacionada a las ficobilinas. La fotobiología está relacionada con las propiedades de los pigmentos. Sin embargo, no se debe olvidar que en la célula, cada uno de estos pigmentos fotosintéticos y fotomorfogénicos está asociado con una molécula proteica acarreadora; el pigmento se llama cromóforo y la proteína a la que está conjugada se llama apoproteína. La apoproteína ayuda no sólo a la localización del cromóforo dentro de la célula, sino también en la transducción de la energía de excitación de la luz por el cromóforo a una actividad celular (Wilkins, 1985).

Luz como fuente de energía

Hay grandes diferencias regionales y locales en el suministro de luz, dependiendo de la latitud, altura sobre el nivel del mar, la naturaleza del terreno, frecuencia de nubes, variaciones en la temperatura, potencial de evapotranspiración; todo esto puede tener efectos marcados en las respuestas de la planta a la luz. Estas variaciones se suceden diariamente, la única característica consistente de la luz solar es la duración del periodo de luz y oscuridad, lo que cambia con la estación, pero el cambio es rítmico y predecible, además de ser el mismo año con año (Hollander, 1956). Dado que la energía radiante cambia día a día y de región en región, podemos encontrar extremos en las respuestas de las plantas, estos extremos están representados por lo que conocemos como plantas de sol y plantas de sombra (Holmes, 1983). Se han realizado muchas mediciones de los efectos que diferentes intensidades de luz tienen sobre diferentes vegetales (algas, helechos y plantas superiores).

Ahí se encontraron las características siguientes: si se realiza un corte transversal, se puede observar que en las hojas de sombra el número de capas celulares puede ser de 3 ó 4 y aumenta hasta 12, dependiendo del incremento de la intensidad de luz recibida; también se puede observar que el número de cloroplastos es bajo en plantas de sombra y aumenta hasta el doble en plantas de sol; el contenido de proteínas aumenta en proporciones similares. Esta capacidad de las plantas de alterar sus componentes celulares en respuesta directa a la disponibilidad de luz, se ha denominado "aclimatación a la luz".

La aclimatación a la luz (Osmond, 1980) no es simplemente un asunto de ajuste en el número de capas celulares en la hoja, también ocurren cambios importantes en las intensidades relativas de las reacciones bioquímicas y en la composición del aparato fotosintético, ver Tabla 3.

Tabla 3. Actividades fotosintéticas y composición del aparato fotosintético en hojas de *Atriplex triangularis* creciendo bajo tres regímenes de luz. (Osmond, 1980).

Características	Luz intensa	Luz media	Luz tenue
Velocidad fotosintética, condiciones normales	13.33	9.580	2.750
Contenido de citocromo f (nmol cm ²)	0.172	0.112	0.068
Clorofila (a + b) nmol cm ²	56.90	56.3800	46.70
Actividad de Rubcarboxilasa nEq cm ² seg	26.00	19.240	6.260
Transporte de electrones en PSII nEq cm ² seg	19.300	11.700	5.100

Luz como fuente de información

Los fotones tiene energía directamente proporcional a su frecuencia e inversamente proporcional a su longitud de onda, dentro de la ventana biológica, los fotones de luz ultravioleta contienen tanta energía que, como vimos antes, son potencialmente peligrosos para los organismos. El otro extremo del espectro, Figura 1, los

fotones de luz infrarroja tienen poca energía como para generar trabajo. La evolución ha permitido que unas pocas moléculas orgánicas pigmentadas capaces de absorber luz de esas longitudes de onda, inicien los procesos fotoquímicos más importantes, tanto para los animales como para las plantas. La mayoría de estas moléculas especiales son sintetizadas sólo en plantas, de donde los animales deben adquirirlas.

La luz es el estímulo que acarrea información al menos a través de cuatro dimensiones a saber:

Calidad. A esta dimensión se le han designado diferentes términos sinónimos para describirla: color, complemento espectral, composición de las longitudes de onda o tipo de energía radiante. La calidad de la luz puede influir en algunas semillas haciendo que no germinen o bien que la planta no produzca flores.

Cantidad. Los sinónimos utilizados son: intensidad, número de fotones, velocidad de fluencia, densidad de flujo cuántico. La cantidad puede variar dependiendo de las estaciones del año y las diferencias climáticas.

La cantidad influye en la aclimatación a la luz, como mencionamos antes.

Dirección. La dirección con la que llega la luz a la planta es muy importante y varía en cada hábitat. Ésta da una característica espacial al ambiente luminoso, lo que permite a un organismo moverse en relación a la dirección de la luz. Al movimiento a favor o en contra de la luz se llama fototaxis. El fototropismo es el movimiento de crecimiento en respuesta a la dirección de la luz y puede también ser positivo o negativo.

Periodicidad. Es la variación regular en periodos cortos como el día y la noche y, en periodos largos como los ciclos estacionales. Esta periodicidad permite que la luz sea una fuente importante de información y hace que ciertas plantas florezcan en verano y otras en invierno.

La percepción de la luz

El simple hecho de que las plantas sobrevivan y prosperen, aún en lugares donde el ambiente de luz parece ser claramente desfavorable, indica que la evolución ha producido un mecanismo sofisticado y sensible a través del cual la planta puede aclimatarse a las fluctuaciones ambientales. El interés por esta área de investigación puede observarse al consultarse la base de datos "Agrícola" de la empresa Silverplatter, donde se reportan 5 000 referencias desde 1984 a octubre de 1990.

En cada estación del año podemos observar que se desarrollan y florecen diferentes plantas, aumentando la variedad después de iniciado el periodo de lluvias. La explicación más obvia para este suceso, es que las plantas se desarrollan como una respuesta a las

condiciones ambientales como la temperatura y suministro de agua. Sin embargo, aparte del agua y temperatura, el factor más importante en el desarrollo de la planta es la luz. Las plantas pueden responder a ciertas porciones de la ventana biológica (Zeevart, 1976). En general hay tres tipos de luz visible a las que responden las plantas.

1. A la luz roja y azul las respuestas que se producen son:

Juntas la luz roja y azul actúan a través de un pigmento que es la clorofila. Esto permite la formación de sistemas fotosintéticos, los que le permiten a la planta atrapar energía lumínica y transformarla en energía química. Estos receptores son los pigmentos accesorios y las clorofilas, Figura 4. Cada tipo de pigmento captura luz de un color y la operación combinada de una variedad de estos pigmentos junto con la clorofila, permiten que una amplia porción del espectro luminoso pueda ser atrapada. El parámetro importante en los fotosistemas es la calidad de luz de cada color con que interactúan.

2. A la luz roja las respuestas que se producen son:

La formación de clorofila, el fotoperiodismo, respuestas a la latencia. Las respuestas a la luz roja se realizan a través del fitocromo, Figura 4. Desde

hace medio siglo la investigación fisiológica en plantas ha demostrado que el fitocromo es un fotoreceptor cuya actividad depende de la calidad de luz. Este pigmento tiene dos estados: uno fisiológicamente inactivo que absorbe luz a 620 nm, y otro activo que absorbe luz de 720 nm, ambas formas son intercambiables, es decir, la forma inactiva se transforma en activa al ser radiada por luz rojo lejano (720), de esta manera la porción relativa de cada una de las formas de pigmentos en las células vegetales depende de la relación entre la radiación roja y rojo lejano (R/RL) de la luz que incide sobre las plantas (Vázquez, 1984).

En lugares descubiertos, la luz tiene mayor cantidad de luz roja y las células tendrán una gran proporción de fitocromo activo que inducirá las respuestas, por ejemplo la floración. En las zonas cubiertas por vegetación, la clorofila del follaje filtrará la luz de manera que crea una mayor cantidad de radiaciones correspondientes al rojo lejano, y las células tendrán una porción mayor de fitocromo inactivo, por tanto la respuesta no se producirá, por ejemplo la germinación de muchas semillas. Debido a que el fitocromo interactúa con muchos ritmos endógenos en plantas, su acción también provee un medio para conocer la periodicidad de la radiación.

Figura 4. Estructuras básicas y posible origen evolutivo de los diferentes tipos de moléculas, que actúan como fotoreceptor biológico.

3. A la luz azul las respuestas que producen son:

No está establecida la naturaleza química de estos fotoreceptores, aunque se supone que existe más de un tipo. Las respuestas de las plantas son variadas e incluyen los siguientes efectos: sobre ritmos endógenos, orientación de órganos, extensión de tallo, apertura de estomas y movimiento del citoplasma, inhibición del crecimiento del tallo, fototropismo, desarrollo del cloroplasto, síntesis de enzimas, activación de flavoenzimas, desarrollo del prótalo, orientación de cloroplastos, conidiación, esporulación.

Se piensa que estos fotorreceptores de luz azul están involucrados en el monitoreo de la calidad, cantidad, dirección y periodicidad de la radiación. Fue en criptógamas donde por primera vez se observó una respuesta a la luz en la cual no intervenía el fitocromo, por esta razón, a estos sensores frecuentemente se les llama criptocromo.

Fotoperiodismo

Durante la temporada de reproducción, la mayoría de las plantas están reguladas por un mecanismo que las capacita a responder a la duración del día, de manera que florecen sólo en una época del año. Se da el nombre de fotoperiodismo a la modificación de las respuesta fisiológicas que experimenta una planta, como resultado de los cambios en la duración del día y la noche (Zabka, 1961).

Se ha demostrado que no sólo la floración, sino también la ramificación, crecimiento de la raíz, formación de pigmentos, latencia de las yemas, la formación de órganos de almacenamiento (tubérculos), desarrollo de la hoja y germinación, están bajo el control del fotoperiodo. Sin embargo, en relación a la percepción de la duración del día, las evidencias indican que se trata de un mecanismo común.

El fotoperiodo está mejor estudiado en las zonas de clima templado, en las que durante la primavera la temperatura varía enormemente de un día a otro, pero la duración del día y la noche se modifican en forma predecible. La floración será considerada en los siguientes párrafos.

Garner y Allard observaron que la variedad de tabaco *Nicotiana tabacum* "Mariland Mammoth" crecía muy grande en verano (en Washington D.C.) pero no florecía. Sin embargo, cuando la planta era propagada por estacas durante el invierno, empezaba a florecer rápidamente, aun cuando las plantas fueran muy pequeñas. Aunque intentaron tratamientos de

temperatura, humedad, fertilización e intensidad luminosa sin obtener cambios en la respuesta de floración; finalmente lo que hicieron fue alterar la duración del día, manteniendo a las plantas de tabaco junto con plantas de frijol soya (*Glicine max*) durante 17 horas de oscuridad por día, después de pocos días de este tratamiento, las plantas florecieron y formaron semillas; por lo que propusieron por primera vez, que la duración del día era la principal influencia en el control de la floración.

Este nuevo concepto de que algunas plantas florecen en días cortos, estimuló a más investigaciones probándose hasta la fecha en numerosas especies. Las evidencias se han acumulado y muestran que el fotoperiodo es un proceso muy complejo y que las subdivisiones de respuesta y el número de plantas en los que se ha observado es muy amplio.

Clasificación fotoperiódica de las plantas

Las plantas cuya floración responde a la duración del día, son clasificadas en los siguientes grupos:

1. Plantas de día largo. Son plantas que florecen normalmente al final de primavera o verano, respondiendo a días largos. Estas plantas permanecerán en estado vegetativo (no florecerán) durante los días cortos.
2. Plantas de día corto. Son plantas que florecen normalmente en días cortos de otoño o invierno. Estas plantas permanecen en forma vegetativa durante los días largos.
3. Plantas neutras o intermedias. Son plantas que pueden florecer y producir fruto bajo un rango amplio de duración del día, este grupo comprende un gran número de plantas. Algunas plantas de esta categoría tiene diferentes subdivisiones, Salisbury en 1963 realizó una clasificación fotoperiódica de las plantas incluyendo más de 30 categorías de plantas que florecen ante diferentes combinaciones de factores ambientales (Salisbury, 1963).

La importancia de la obscuridad

Varios años después del descubrimiento del fotoperiodismo, experimentos en frijol soya demostraron que la planta mide el fotoperiodo de obscuridad y no el de la luz en un ciclo de 24 horas.

Es tan precisa la medición de la obscuridad que si dicho periodo se interrumpe con algunos segundos de luz, la planta no toma en cuenta el periodo de obscuridad anterior que fue insuficiente y entonces el conteo de la

obscuridad vuelve a iniciarse después que la luz se ha retirado.

Con la iluminación hacia el final del periodo de obscuridad, las plantas se muestran menos sensibles, y aún lo llegan a ignorar completamente, la razón de esto se desconoce. Muchas otras plantas han sido probadas, y han encontrado que la medición de la obscuridad existe en todas las plantas. La cebada es una planta de día largo y noche corta que ha sido inducida para que florezca durante el invierno (con noche larga y día corto) iluminando el campo casi a media noche semejando así un periodo corto de obscuridad.

La floración de las plantas sólo con cierta duración del día es una manifestación de mecanismos bioquímicos precisos y sensibles, que no sólo son capaces de distinguir entre luz y obscuridad, sino que también son capaces de medir la duración de la fase oscura en el ciclo diario.

El sensor

Las hojas de las plantas contienen al pigmento sensor, el fitocromo, para la medición de la obscuridad, aun cuando la respuesta se dé en los ápices florales. El estado de desarrollo de la hoja es un factor muy importante en su habilidad para percibir y responder a la duración del día. Manteniendo el frijol soya con una hoja envuelta en papel negro durante 17 horas diarias, se inducirá la floración aun cuando el resto de la planta reciba solamente 8 horas de obscuridad (Zeevart, 1976).

La floración en el ápice puede tener lugar sólo en respuesta a un estímulo transmisible, originado en la hoja, y se ha propuesto que este estímulo se llame florígeno, el cual no ha sido identificado.

Fotoperiodismo en el trópico

A través de los estudios en fotoperiodismo se observa la tendencia de muchos investigadores a considerar que las respuestas al fotoperiodo están restringidas a las zonas de clima templado.

El grupo de Will (1978) supone que la importancia del fotoperiodismo en plantas tropicales frecuentemente se ignora debido a: 1) los cambios de duración del día en las áreas tropicales son más pequeñas que en las zonas de clima templado; 2) se piensa que los patrones estacionales muy marcados de lluvias, controlan la periodicidad de las plantas en algunas regiones tropicales. Sin embargo, después de Garner y Allard se encontró que en una leguminosa bianual tropical que crece en Puerto Rico, era muy sensible a los cambios

fotoperiódicos. En ese país los días más largos son de 13.5 horas y los más cortos son de casi 11 horas, así que la planta florece cuando cambia la duración del día de 13.5 a 12 horas. Estos experimentos llamaron la atención hacia el papel del fotoperiodo en el crecimiento y desarrollo de plantas tropicales. Uno de los casos más impresionantes se encontró en una variedad de arroz *Oriza sativa* "Indica" en Malasia, en la que el tiempo para la floración fue afectada por diferencias de 5 minutos en el fotoperiodo.

Agradecimientos

Un agradecimiento para Gabriel C. Arellano por la elaboración de las figuras.

LITERATURA CITADA

- BICFORD E.D. 1972. Lighting for planta growth. Ohio, Ken State University press. pp. 175-189.
- BIDWELL G.W. 1979. Fisiología Vegetal. AGT Editor México. pp. 103-135.
- BUTLER G.W.; BAILEY R.W. 1973. Chemistry and Biochemistry of Herbage. Vol. 2. Academic Press. pp. 48-55.
- CAMARENA G.G.; MORALES L.E.; CAMPOS J.A. 1993. El Sol y Las Plantas. U.A.M. México. Contactos 8: 33-37.
- HARPER H.A. 1980. Manual de Química Fisiológica. Manual Moderno. México. pp. 350-360.
- HOLLANDER A. 1956. Radiation Biology. McGraw Hill. pp. 92-136.
- HOLMES M.G. 1983. Perception of Shade. Phil. Trans. Royal Society B303: 503-521.
- OSMOND C.B.; BJORMAN O.; ANDERSON D.J. 1980. Physiological process in plant Ecology. Springer Verlag. Berlin. pp. 221-248.
- SALISBURY F.B. 1963. The Flowering Process. McMillan Publ. Co. pp. 187-220.
- VÁZQUEZ Y.C.; OROZCO S.A. Germinación de Semillas en la Selva. Ciencia 35: 191-201.
- WILL STUBBLEBINE; LANGENHENN J.H. AND LINCOLN D. 1978. Vegetative Response to Photoperiod in the Tropical Leguminous Tree *Hymenaea courba* L. Biotropica 10(1): 18-29.
- WILKINS B.M. 1985. Advanced Plant Physiology. Pitman Pub. Massachusetts. pp. 268-305.
- ZABKA G.G. 1961. Photoperiodism in *Amarantus caudatus*. A re-examination of the photoperiodic response. Amer. J. Botany 48: 21-28.
- ZEEVART J.A. 1976. Physiology of Flower Formation. Ann. Rev. Plant Physiology 27: 321-348.