

Efecto de la iluminación y el termoperíodo sobre la respuesta germinativa heteromórfica de *Uniola paniculata**

Bárbara C. MUÑOZ**, Jorge A. SÁNCHEZ**, Norvis AGUILA***,
Laura A. MONTEJO** y A. Vicente GONZÁLEZ**

ABSTRACT. *Uniola paniculata* has a high value for the conservation and reestablishment of coastal dunes. In the present paper, the effect of the temperature and the illumination on the heteromorphism germination answer of *U. paniculata* was studied. According to the position that seeds occupy in the spike it was divided in apical, central and basal zone. To each one of these zones the following treatments were applied: a steady one (25°C) and two thermoperiods: 25-30°C and 25-35°C, with a 12 hr of alternancy; the light conditions were: a) total darkness and b) 12 hr of photoperiod. The specie presented cryptic heteromorphism, given by differently germination answer, which facilitates the adaptation to the high abiotic variations, as typically for sandy costs. The possible origin of the natural Cayo Coco populations of *U. paniculata* are discussed.

KEY WORDS. *Uniola paniculata*, heteromorphism, germination.

INTRODUCCIÓN

Es bien conocido el uso de *Uniola paniculata* en la estabilización de dunas costeras (Westra y Loomis, 1966; Woodhouse Jr. *et al.*, 1968; Seneca, 1972). Esta especie ocupa la parte más retirada de la berma de la playa, la pendiente de barlovento y la cresta de la duna, que son los sitios más expuestos dentro de este sistema de vegetación (Wagner, 1964; Aguila *et al.*, 1995). Aunque sus poblaciones naturales no ofrecen un potente resguardo contra las tormentas marinas, sí permiten con amplia eficacia la acumulación de la arena en la playa, al brindar un fuerte impedimento a la actividad eólica (Woodhouse Jr. *et al.*, 1968).

En las dunas de Loma del Puerto, Cayo Coco, Aguila *et al.* (1995), encontraron una cobertura de V(6-9), según la escala de Westhoff y Van der Maarel (1978), para *U. paniculata*. Estos datos evidencian el buen estado de conservación de dicha especie en la referida localidad, que unido a su alto valor ornamental (Westra y Loomis, 1966; Woodhouse Jr. *et al.*, 1968), la validan como de gran potencialidad para la conservación y restauración del sistema de dunas costeras.

La colonización de nuevas áreas por parte de *U. paniculata* se realiza principalmente mediante la germinación de sus semillas, que llegan a estos sitios a través del viento o las aves (Wagner, 1964; Woodhouse Jr. *et al.*, 1968). Wagner (1964) y Westra y Loomis (1966), señalan a la temperatura como uno de los factores cruciales en la germinación de la especie y plantean la necesidad de un periodo de estratificación en frío para que se lleve a cabo una germinación exitosa. Seneca (1972) al estudiar el comportamiento de las poblaciones naturales a lo largo de la costa atlántica de Estados Unidos de Norteamérica y del Golfo de México detectó un comportamiento diferencial en cuanto al periodo de estratificación en frío de las semillas y su procedencia.

Igualmente, es bien conocida la aparición de semillas heteromórficas en aquellas especies que habitan ambientes extremos (Westoby, 1981; Venable, 1985; Toruda y Amano, 2002), como es el caso de las plantas que crecen en vegetación de dunas costeras. Así mismo, la presencia de semillas heteromorfias en plantas con inflorescencia en espiga es elevada (Bewley y Black, 1994), como es el caso de *U. paniculata*.

El estudio de la respuesta germinativa de esta población aportaría datos de interés, no sólo para la conservación de dicho taxon y del sistema de dunas costeras sobre el cual se desarrolla, sino que pudieran brindar información a cerca de la procedencia de sus poblaciones naturales en Cuba.

En el presente trabajo se estudió el efecto combinado de la temperatura y la iluminación sobre la respuesta germinativa de las semillas de *U. paniculata* ubicadas en diferentes regiones de una misma espiga, que crecen en poblaciones naturales en Cuba.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta de semillas. Las semillas de *U. paniculata* fueron colectadas a principio de octubre de 1993, en Cayo Coco al norte de Ciego de Ávila, Cuba, en más de 50 individuos localizados a todo lo largo del sistema de dunas de dicho cayo. Se tomaron de espigas maduras, directamente de la planta. El material se trasladó inmediatamente al Laboratorio de Semillas del Instituto de Ecología y Sistemática para su estudio.

Parámetros morfológicos. La clasificación de las semillas se realizó dividiendo la espiga en tres zonas: apical, central y basal, que se corresponde con la parte superior, intermedia e inferior de la espiga, respectivamente. El número de semillas por zona de la espiga se determinó sobre la base de cinco réplicas de 100 espículas cada una, a las que se les contó el número de unidades contenidas en cada zona. Para la determinación de la masa de la semilla se tomaron también cinco réplicas de 100 semillas cada una por zona de la espiga, que se pesaron en una balanza con precisión de 10⁻⁴g.

Pruebas de germinación. Según Pazos *et al.* (1990), los mayores contrastes entre las temperaturas medias máxima y mínima se producen durante los meses de junio a septiembre y su amplitud es ligeramente superior a 7°C. Se reportan temperaturas mínimas medias entre 21,2°C y 25°C, mientras que las máximas medias oscilan entre 26 y 31,9°C, respectivamente. Estos datos determinaron la selección de tres condiciones de temperatura para los estudios de germinación: 25°C, 25-30°C y 25-35°C. Estos valores se ensayaron para simular las condiciones de temperaturas a que se pudieran ver sometidas los propágulos de *U. paniculata* en el mes de octubre en su hábitat natural.

Las semillas procedentes de las diferentes zonas de la espiga se sembraron en 3 niveles de temperatura y 2 de iluminación. Se tomó una temperatura fija de 25°C y 2 termoperíodos 25-30°C y 25-35°C, con una alternancia de 12 hr para cada temperatura. Los niveles de iluminación empleados fueron: 1) oscuridad total, que se logró envolviendo las placas con las semillas en 2 capas de papel de aluminio, y 2) fotoperíodo de 12 horas-luz, que coincidió con la exposición a la mayor temperatura de cada termoperíodo. Los ensayos de germinación se realizaron en incubadoras Gallenkamp INF-600 (Londres), a las que se les acoplaron 2

*Manuscrito aprobado en Octubre del 2004.

**Instituto de Ecología y Sistemática, A. P. 8029, C. P. 10800, La Habana, Cuba.

lámparas fluorescentes de 40 w situadas a 20 cm del nivel de las placas, para garantizar una iluminación estimuladora de la germinación (Toledo et al., 1990).

En todos los experimentos las semillas fueron previamente desinfectadas con solución acuosa de Bicloruro de Mercurio -0,01 P/V durante 10 minutos. El conteo de germinación, en las semillas sometidas a 12 hr/luz, se efectuó diariamente y en el resto de los tratamientos la evaluación de la germinación se realizó al séptimo día de haber sido sembradas las semillas. Posteriormente, se determinaron los porcentajes de semillas dormantes y muertas por medio de la prueba de TZ -solución acuosa de 0.1% P/V de Cloruro de 2,3,5 Trifenil Tetrazolium, durante 24 hr a 30⁰C.

Procesamiento estadístico. El análisis estadístico de los parámetros morfológicos se realizó mediante un análisis de clasificación simple. Para el estudio del comportamiento germinativo de las semillas sometidas a diferentes condiciones de iluminación y temperatura por zonas de la espiga se practicó un ANOVA de clasificación simple que contenía un arreglo factorial de los tratamientos. Las tendencias germinativas en las condiciones de siembra ensayadas se determinaron mediante regresiones lineales. Para realizar este último análisis se codificaron los valores de la temperatura del sustrato.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las semillas de *U. paniculata* no difieren en cuanto al número, tamaño y peso por zona de la espiga (Tabla 1), y en cuanto al color de sus diseminulos tampoco se observó diferencia. Estos resultados descartan la existencia de heteromorfismo morfológico en las poblaciones naturales de este *taxa* en Cayo Coco, al no presentar diferencias significativas en ninguna de las variables antes mencionadas por región de la espiga (Venable, 1985; Toruda y Amano, 2002). Sin embargo, este tipo de heteromorfismo pudiera presentarse si se comparan las semillas de esta localidad con otras, tanto de nuestro archipiélago como de las poblaciones que crecen en la costa atlántica del continente americano.

Tabla 1. Valores medios del número y peso de las semillas de *U. paniculata* por región de la espiga.

Variables	Regiones de la espiga			F
	Apical	Basal	Central	
Número (u)	193.8 (17.6)	187.4 (18.1)	220.4 (14.4)	NS
Peso (g)	0.3 (0.02)	0.28 (0.01)	0.3 (0.002)	NS
Tamaño (mm)	0.1 (0.001)	0.3 (0.002)	0.3 (0.002)	NS

() error estándar de la media; NS no significativo

Tanto las temperaturas, como las iluminaciones ensayadas y la posición de las semillas en la espiga intervienen en la respuesta germinativa de *U. paniculata* (Tabla 2). Según estos resultados todas las interacciones de primer orden fueron significativas, con excepción de la correspondiente a la iluminación y la región de la espiga cuando se analizó la variable velocidad de germinación.

El análisis de los efectos principales demostró que las variables de germinación determinadas dependieron en gran medida de los factores analizados, principalmente de la temperatura, donde para todas las variables se obtuvieron diferencias altamente significativas. En cuanto a la iluminación se comprobó que las semillas de *U. paniculata* son fotoblásticas indiferentes, debido a que ni la cantidad

de semillas dormantes, ni la velocidad de germinación muestran diferencias significativas en los ensayos de germinación, aunque si se observa un "comportamiento" sinérgico con la temperatura en cuanto a las variables porcentajes de germinación y de semillas muertas (Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1992). Por último, el factor región de la espiga no determina los valores alcanzados por la variable porcentaje de semillas muertas, sin embargo ésta se afecta en magnitud debido a la interacción con los otros dos factores.

Tabla 2. Análisis de varianza de las variables germinativas de *Uniola paniculata*.

Fuentes de Variación	Germinación	Valor de F y significación		
		Semillas Dormantes	Semillas Muertas	Velocidad de Germinación
Luz (A)	6.04***	0.41 NS	31.62***	2.40 NS
Temperatura (B)	11.40***	6.03***	5.28***	13.86***
Región Espiga (C)	18.55***	28.60***	0.67 NS	14.42**
A x B	18.21***	12.08***	4.70**	12.44***
A x C	4.44**	4.31**	9.70***	1.70 NS
B x C	5.82***	5.29**	3.25*	3.81**
A x B x C	1.55 NS	0.73 NS	1.75 NS	2.37 NS

* P ≤ 0.05; ** P ≤ 0.01; *** P ≤ 0.001; NS no significativo

Un examen más detallado de las relaciones entre los factores iluminación, temperatura y región de la espiga con cada variable germinativa analizada, evidenció que en la mayoría de éstas no existe una relación lineal, sino que la respuesta es puntual, en dependencia principalmente de la temperatura del sustrato (Tabla 3). Aspecto este último que a continuación se discute.

En el caso del porcentaje de germinación final (Fig. 1), se obtienen los máximos valores para esta variable al termoperíodo de 25-30⁰C, independientemente de la zona de la espiga que se analice; con excepción de las semillas procedentes de la región central sembradas a oscuridad.

La respuesta germinativa a los termoperíodos de 25-30 y 25-35⁰C fue siempre superior en los tratamientos iluminados que en los sometidos a oscuridad; debido al efecto sinérgico de la temperatura y la iluminación que actúan al mismo nivel celular, como se señaló anteriormente. Sin embargo, a 25⁰C este "comportamiento" se invierte, la explicación pudiera estar dada por una ligera represión térmica, que hace inviable el efecto aditivo de la iluminación. En el caso de las semillas provenientes de la zona central bajo condiciones de oscuridad, los valores del porcentaje de germinación final se ajustan a una regresión lineal (Tabla 3), alcanzándose las magnitudes mayores a la temperatura de 25⁰C; esta respuesta pudiera explicarse mediante la vía alternativa de escape del fitocromo una vez hidratadas las semillas (Bewley y Black, 1994).

Para la variable porcentaje de semillas dormantes (Fig. 2), aquellos tratamientos sometidos a oscuridad alcanzaron los mayores valores a la temperatura del sustrato de 25-35⁰C, menos en las semillas correspondientes a la zona basal, donde los mismos prácticamente no presentan variaciones (Tabla 3). En la condición de iluminación de 12h/luz los máximos valores se obtuvieron a 25⁰C y los menores a 25-30⁰C.

El porcentaje de semillas muertas (Fig. 3) a la oscuridad, tanto en la región apical como en la basal, obtiene el máximo valor al termoperíodo de 25-35⁰C. Por su parte, las semillas con tratamientos de 12h/luz de la zona apical presentan respuesta con poca variación ante los cambios de la temperatura; mientras que los correspondientes a la zona basal, el máximo de semillas muertas lo alcanza a 25-30⁰C. El

“comportamiento” de la zona central, para ambas condiciones de iluminación, se ajusta a una curva de regresión lineal, con los máximos valores a la temperatura del sustrato de 25°C. Igualmente se observa regresión lineal al analizar en el

“comportamiento” de esta variables para las semillas procedentes de las regiones apical y basal sembradas en oscuridad, donde se alcanzan los máximos valores al teroperiodo de 25-35°C (Tabla 3).

Tabla 3. Valores de la F del ANOVA de regresión lineal y ecuación de regresión entre la temperatura y las diferentes condiciones germinativas. Germinación (Germ); Semillas Dormantes (Dorm); Semillas Muertas (Muer); Velocidad de germinación (Veloc); Oscuridad (Osc).

Condición germinativa	F	Ecuación regresión	Error estándar coeficiente regresión	Coefficiente de determinación
Germ-Luz -Apical	0.16 NS	$Y = 29.65 + 0.68X$	1.67	0.07
Central	0.57 NS	$Y = 17.92 + 0.41X$	0.55	0.22
Basal	2.13 NS	$Y = -13.23 + 1.35X$	0.92	0.51
Osc -Apical	6.36 NS	$Y = 158.69 - 4.07X$	1.61	0.07
Central	32.82 *	$Y = 109.45 - 2.51X$	0.43	0.94
Basal	1.37 NS	$Y = 32.91 - 0.30X$	0.25	0.40
Dorm-Luz -Apical	1.15 NS	$Y = 130.46 - 2.54X$	2.36	0.36
Central	0.08 NS	$Y = 71.74 - 0.17X$	0.57	0.04
Basal	1.86 NS	$Y = 112.86 - 1.54X$	1.13	0.48
Osc -Apical	3.09 NS	$Y = 15.27 + 1.11X$	0.63	0.06
Central	55.78 NS	$Y = -30.89 + 2.84X$	0.38	0.09
Basal	15.64 NS	$Y = 95.78 - 0.88X$	2.77	0.07
Muer-Luz -Apical	9.12 NS	$Y = 1.08 + 0.10X$	3.61	0.08
Central	74.78 *	$Y = 11.27 - 0.24X$	0.02	0.97
Basal	0.84 NS	$Y = 1.35 + 0.18X$	0.20	0.08
Osc -Apical	49.00 NS	$Y = -66.56 + 2.81X$	0.40	0.96
Central	33.83 *	$Y = 22.39 - 0.33X$	0.05	0.94
Basal	17.07 *	$Y = -27.74 + 1.18X$	0.28	0.89
Veloc-Luz -Apical	0.18 NS	$Y = 12.46 - 0.12X$	0.28	0.08
Central	0.53 NS	$Y = 7.71 + 0.15X$	0.20	0.21
Basal	0.15 NS	$Y = 18.11 - 0.15X$	0.39	0.07
Osc -Apical	7.28 NS	$Y = -19.36 + 1.01X$	0.37	0.07
Central	33.04 *	$Y = -7.38 + 0.62X$	0.10	0.94
Basal	1.38 NS	$Y = 11.75 + 0.07X$	0.06	0.40

* $P \leq 0.5$; ** * $P \leq 0.001$; NS no significativo

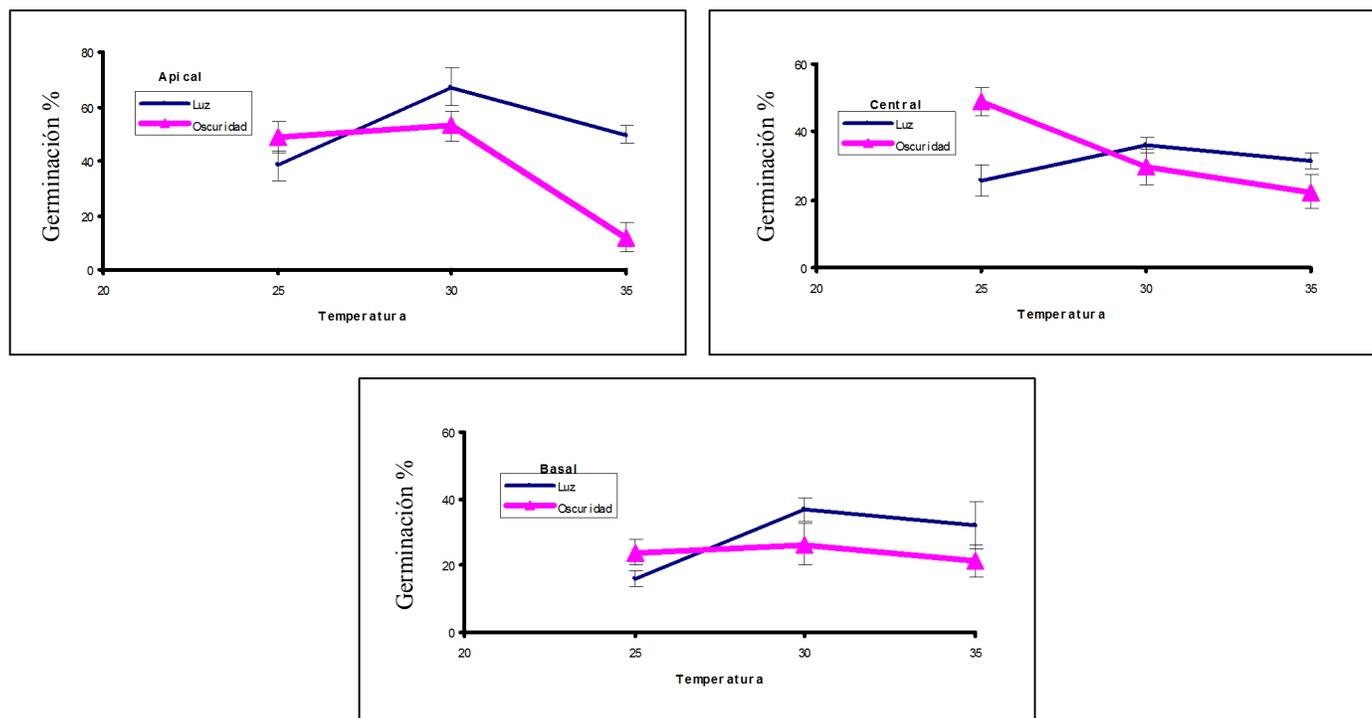


Fig. 1. Efecto de la temperatura y la iluminación sobre el porcentaje de germinación de semillas en diferentes regiones de la espiga de *U. paniculata*.

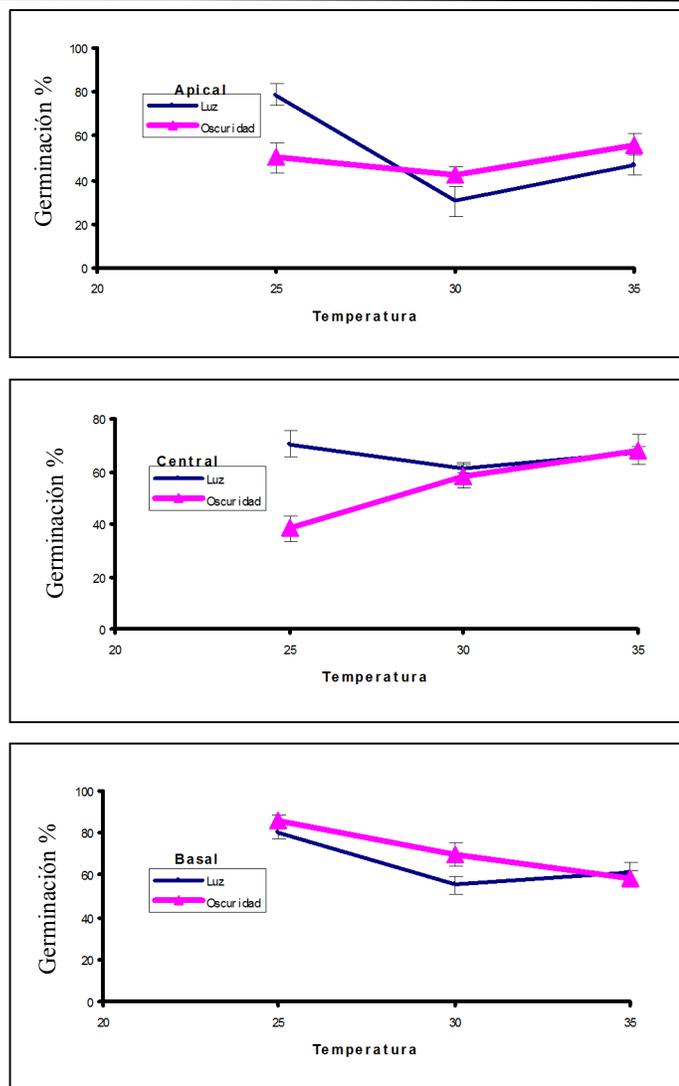


Fig. 2. Efecto de la temperatura y la iluminación sobre el porcentaje de semillas dormantes de diferentes regiones de la espiga en *U. paniculata*.

Por último, para la variable velocidad de germinación (Fig. 4), los tratamientos de 12h/luz de las tres zonas analizadas obtienen los menores valores de T-50 –velocidades máximas– al termoperíodo de 25-30°C. Las semillas sometidas a oscuridad, de las zonas apical y basal, muestran el mismo “comportamiento” que las iluminadas; sin embargo, en la zona central este tratamiento se ajusta a una regresión lineal, con velocidad máxima a los 25°C (Tabla 3).

Estos resultados demuestran la presencia de heteromorfismo críptico en las semillas de *U. paniculata* (Venable, 1985), que viene dado por una respuesta germinativa diferencial en dependencia de la posición que ocupen las semillas dentro de la espiga. Dicha respuesta, permite a la especie “incrementar las flexibilidades de adaptación a ambientes altamente variables” (Toruda y Amano, 2002), como es el caso de la vegetación de costas arenosas.

De esta manera, las semillas de la zona apical presentan los máximos de germinación a 25-30°C, unido a los menores valores de semillas dormantes, intermedios para las muertas y las máximas velocidades de germinación –T-50 menor– de las ensayadas. Las semillas de la zona central sometidas a

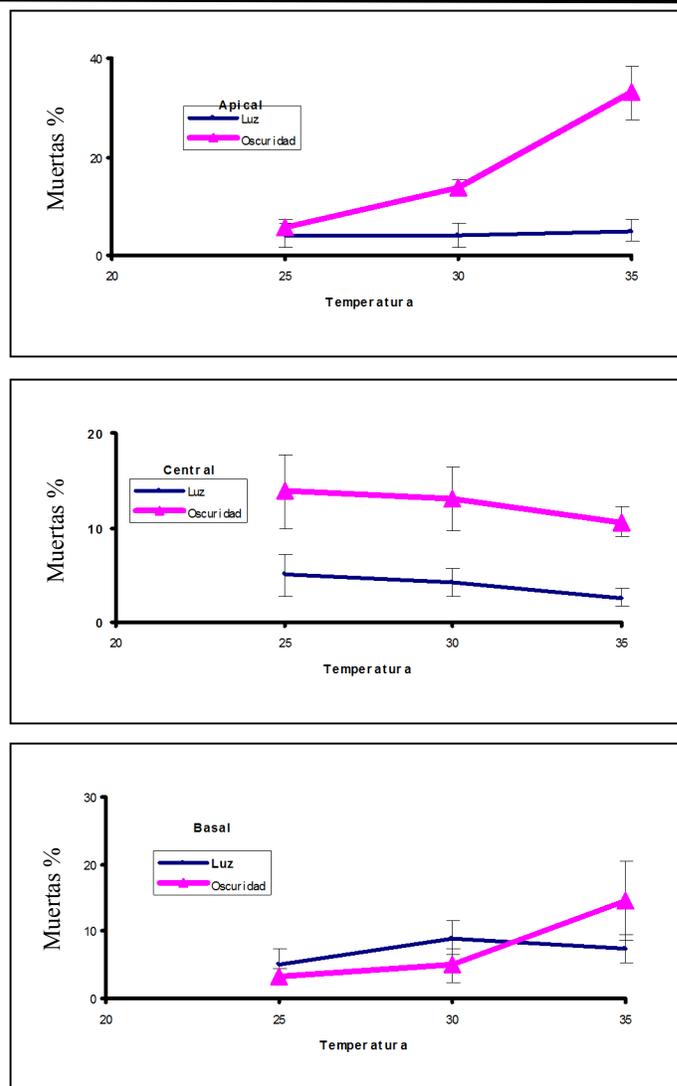


Fig. 3. Efecto de la temperatura y la iluminación sobre el porcentaje de semillas muertas de diferentes regiones de la espiga en *U. paniculata*.

oscuridad muestran el máximo de germinación y de semillas muertas a 25°C y mínimos para semillas dormantes y T-50; mientras que las semillas sometidas a 12h/luz el máximo de germinación lo alcanzan a 25-30°C, con los menores valores para semillas dormantes y T-50, e intermedios para las muertas de las tres temperaturas ensayadas. La zona basal presenta el mismo comportamiento que la parte apical, con excepción de los tratamientos sometidos a 12h/luz para el porcentaje de semillas muertas donde a 25-30°C se alcanza la máxima magnitud para esta variable (Figs. 1-4).

Las semillas que permanecen en lugares abiertos están condicionadas a una relación rojo-rojo-lejano (R/RL) alta (Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1992), como ocurre con aquellas que permanecen en la superficie de la arena de la duna, sufriendo además, altas fluctuaciones de temperatura y humedad (Moreno-Cassasola, 1982). Estas condiciones pudieran provocar la deshidratación las semillas que germinan en lugares abiertos (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994), y por la tanto la muerte de las mismas, de esta manera cabría esperar que el banco activo de semillas de *U. paniculata* está constituido principalmente por aquellos diseminulos que se encuentren protegidos de esta acción deshidratante. Según

Wagner (1964), las semillas de esta especie en su hábitat natural, desarrollan el proceso germinativo encerradas dentro de las espículas, o enterradas en la arena a profundidades entre 1 y 6 cm (Woodhouse Jr. *et al.*, 1968), lo que corrobora la inferencia antes planteada.

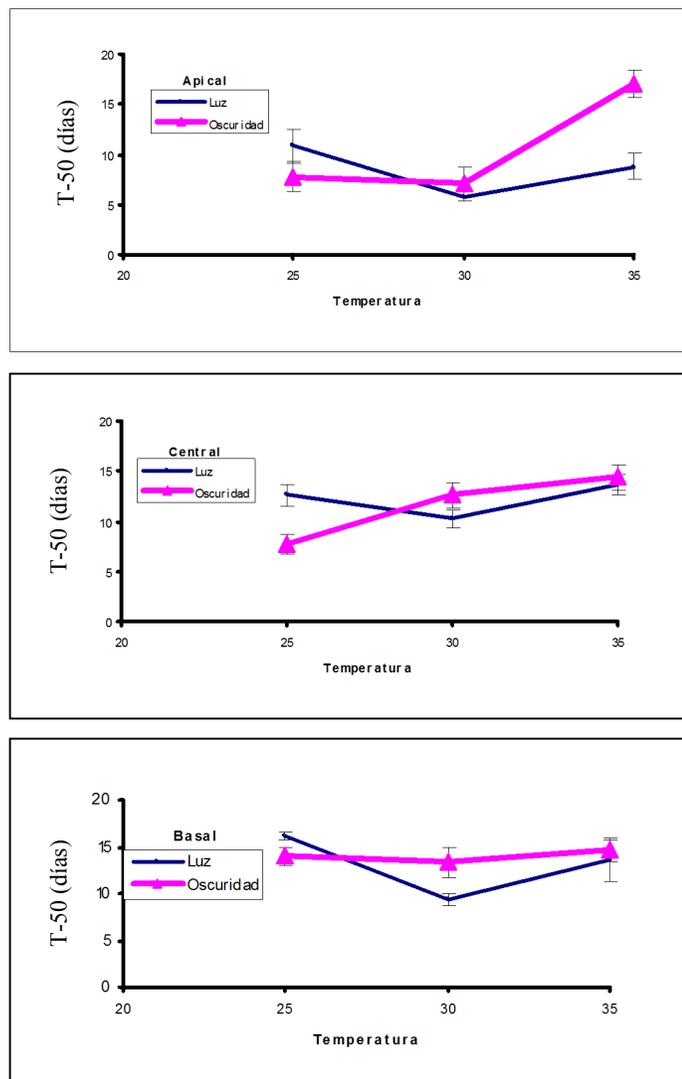


Fig. 4. Efecto de la temperatura y la iluminación sobre la velocidad de germinación en semillas de diferentes regiones de la espiga en *U. paniculata*.

De esta manera, las semillas de *U. paniculata* con altas probabilidades de germinar se encuentran sometidas a oscuridad o a condiciones lumínicas desfavorable -R/RL baja. Según los resultados del presente estudio, las semillas de la zona apical y basal que germinan en la oscuridad alcanzan porcentajes más elevados y mayores velocidades de germinación a 25-30°C, mientras que las de la zona central los alcanzan a 25°C (Figs. 1 y 4). Para las semillas que pudieran germinar bajo iluminación, los mayores porcentajes de germinación y velocidades del proceso se alcanzaron siempre al termoperíodo de 25-30°C, para cualquier zona de la espiga analizada.

Estos resultados demuestran que las semillas procedentes de plantas de poblaciones naturales de *U. paniculata* que crecen en Cayo Coco, no requieren de un período de estratificación en frío previo a la siembra, para el

desenvolvimiento de proceso germinativo; como ocurre con las semillas provenientes de poblaciones localizadas en Carolina del Norte. En esta última localidad se requiere de temperaturas de 4°C durante 15-30 días antes de la siembra para una germinación exitosa (Seneca, 1972).

La presencia de dormancia endógena en *U. paniculata*, reportada por varios autores (Wagner, 1964; Westra y Loomis, 1966; Seneca, 1972), justifica la permanencia de las semillas en las arenas de las dunas hasta que las temperaturas sean favorables para la germinación. En el caso de Cuba, como la fructificación ocurre en el período lluvioso (Meunlenert *et al.*, 1989), donde las temperaturas son las menos elevadas durante todo el año, estas semillas encuentran condiciones favorables para una germinación exitosa. El mismo "comportamiento" es reportado por Seneca (1972) para las poblaciones de esta especie localizadas en la Florida.

Diversas hipótesis han sido planteadas para explicar la presencia de dormancia en *U. paniculata*. Según Westra y Loomis (1966) en las semillas de las poblaciones de Carolina del Norte, este impedimento germinativo viene dado por la presencia de un inhibidor soluble en agua en el interior de las semillas, que se elimina al practicar profundos cortes en la testa. En condiciones naturales, gracias a las modificaciones que sufren las cubiertas seminales durante el prolongado proceso de estratificación en frío, es que este inhibidor puede eliminarse y llevarse a cabo el proceso germinativo a comienzo de la primavera. A nuestro juicio al practicarse profundos cortes en la cubierta seminal y penetrar abundante agua al interior de la semilla, debería desencadenarse la germinación, por lo que no queda claramente demostrado la existencia de un inhibidor en este proceso.

De las hipótesis planteadas por Wagner (1964), para explicar la necesidad de un período de estratificación en frío para las semillas de *U. paniculata* antes de la siembra, se encuentra la existencia de una represión térmica de la germinación, que provoca que las semillas permanezcan durmientes hasta entrada la primavera.

En el caso de las poblaciones de Cayo Coco, esta hipótesis resulta la más acertada, no sólo por obtener los máximos porcentajes de germinación al termoperíodo de 25-30°C en la mayoría de los tratamientos ensayados y obtener a 25°C menor respuesta germinativa en las semillas iluminadas que en las sometidas a oscuridad; sino también porque estos valores se lograron inmediatamente después de colectadas las semillas. Esto demuestra la capacidad de una respuesta germinativa rápida de las semillas de esta especie en Cuba, siempre y cuando los factores abióticos sean adecuados.

El análisis de la relación luz-temperatura tiene gran importancia en la valoración de las estrategias reproductivas de la especie, ya sea para la detección de la estación favorable para la germinación, como la adaptación a ambientes de altas fluctuaciones de factores abióticos (Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1992).

Del análisis del comportamiento ecofisiológico de las semillas de las poblaciones de *U. paniculata* que se localizan a lo largo de la costa atlántica de Estados Unidos de Norteamérica se infiere, que las poblaciones de esta especie que habitan en Cayo Coco, Cuba, proceden de las poblaciones de la Florida, cuyas semillas según Seneca (1972) no necesitan de un período de estratificación en frío antes de la germinación de las mismas.

CONCLUSIONES

- ◆ Las semillas de *Uniola paniculata* presentan heteromorfismo críptico. La dormancia está impuesta por

la temperatura.

- ◆ Las poblaciones naturales de esta especie localizadas en Cayo Coco, Cuba, no requieren de un período de estratificación en frío para germinar.
- ◆ La mejor respuesta germinativa, de las temperaturas ensayadas, se alcanza al termoperíodo de 25-30°C. Sólo las semillas de la región central en la oscuridad tienen su máxima germinación a 25°C.

REFERENCIAS

- Aguila, N., P. Moreno-Casasola, L. Menéndez, R. García, y C. Chiappy. 1995: Vegetación de las dunas Lomas del Puerto (Cayo Coco, Ciego de Avila, Cuba). *Fontqueira*, 42:243-256.
- Bewley, D.J., y M. Black. 1994: *Seeds. Physiology of development and germination*. Plenum Press, Londres, 445pp.
- Meunlenert, A., J. Díaz, S. Echeverría, C. Pazos, N. Hernández, et al. 1989: Estudio hidrometeorológico de la cayería N de la provincia Camagüey-C. de Ávila. *Suplemento Cayo Sabinal-Playa Santa Lucía*. I.C.G.C., La Habana, pp.43-78.
- Moreno-Casasola, P. 1982: Ecología de la vegetación de dunas costeras: Factores Físicos. *Biotrópica*, 7(4):577-602.
- Orozco-Segovia, A., y C. Vázquez-Yanes. 1992: Los sentidos de las plantas. La sensibilidad de los sentidos a la luz. *Ciencia*, (43):399-411.
- Pazos, C., S. Echeverría, R. Rivero, V. Rey, T. Dontsova, et al. 1990: Condiciones hidrometeorológicas. En: A.C.C. e I.C.G.C (eds.), *Estudio de los grupos insulares y zonas litorales del archipiélago cubano con fines turísticos: Cayo Coco, Guillermo y Paredón*. Científico Técnica, C. de La Habana, pp.20-50.
- Seneca, E.D. 1969: Germination response to temperature and salinity of four dune grasses. *Ecology*, 50(1):45-53.
- Seneca, E.D. 1972: Germination and seedling response of atlantic and gulf coasts populations of *Uniola paniculata*. *Am. Jour. Bot.*, 59(3):290-296.
- Toledo J. R., E. Ricón, y C. Vázquez-Yanes. 1990. A light quality gradient for the study of red : far red ration on seed germination. *Seed Science and Technology* 18: 23-31.
- Toruda, A., y Y. Amano 2002: Effect of seed coat color on seed dormancy in different environments. *Euphytica*, 126 (1):99-105.
- Vázquez-Yanes, C., y A. Orozco-Segovia 1994: Signals for seed to sense and respond to gaps. En: A. Caldwell, M. Marlyn, y R.W. Pearcy (eds.), *Exploration heterogeneity by plants*. Academic Press, Londres, 209-235pp.
- Venable, D.L. 1985: The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *The American Naturalist*, 126(5): 577-595.
- Wagner, R.H. 1964: The ecology of *Uniola paniculata* L. in the dune-strand habitat of North Carolina. *Ecological Monographs*, 34(1):79-96.
- Westlhoff, V., y E. Van der Maarel. 1978: Thee Braun-Blanquet aproach. En: R. Whittaker (ed.), *Clasification of plant cominitities*. Dr. W. Junklor Publisher, La Haya, pp. 287-399.
- Westoby, M. 1981: How diversified seed germination behavior is selected. *Am. Nat.*, 118:882-885.
- Westra, R., y W. Loomis. 1966: Seed dormancy in *Uniola paniculata*. *Amer. Jour. Bot.*, 53(4):407-411.
- Woodhouse Jr., W.W., E. Seneca, y A.W. Cooper. 1968: Use of Sea Oats for dune stabilization in the southeast. *Shore and Beach*, 36(2):15-21.