

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

EFECTOS DEL AMBIENTE DE LUZ  
EN LA RESPUESTA FOTOSINTETICA, ANATOMIA FOLIAR  
Y RELACIONES HIDRICAS EN PLANTULAS DE DOS ESPECIES ARBOREAS  
DE LA SELVA NUBLADA DE LA CARBONERA

CARLOS GARCIA NUÑEZ

TRABAJO PRESENTADO ANTE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES COMO  
REQUISITO PARCIAL PARA OPTAR AL GRADO DE MAGISTER SCIENTIAE EN  
ECOLOGIA TROPICAL.

MERIDA, VENEZUELA  
JUNIO 1992.

## VEREDICTO

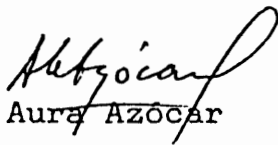
Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias con fecha 26-06-91, para conocer y emitir veredicto sobre el Trabajo de Grado presentado por CARLOS GARCIA NUÑEZ para optar al título de Magister Scientiae en Ecología Tropical y que se titula:

EFFECTOS DEL AMBIENTE DE LUZ EN LA RESPUESTA FOTOSINTETICA, ANATOMIA FOLIAR Y RELACIONES HIDRICAS EN PLANTULAS DE DOS ESPECIES DE LA SELVA NUBLADA DE LA CARBONERA.


hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** Que hoy, 17-06-92, a las 10:00 p.m., nos constituimos como Jurado en el Salón del Postgrado de Ecología Tropical y designamos como Presidente del Jurado a la Dra. Aura Azócar I. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir el trabajo presentado a nuestra consideración con el fin de decidir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 10:30 p.m. de este mismo día, se procedió al acto público de sustentación del Trabajo de Grado presentado, a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA EL TRABAJO DE GRADO DE MAESTRIA PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACION CON MENCIÓN HONORIFICA**

En fe de lo cual firman en Mérida, a los diecisiete días del mes de junio de mil novecientos noventa y dos.

  
Dra. Aura Azócar

  
Dr. Ernesto Medina

  
Prof. Fermín Rada

## AGRADECIMIENTOS

- Quiero agradecer muy especialmente a la Dra. Aura Azócar tutora del presente trabajo, por sus enseñanzas, colaboración, estímulo y paciencia que siempre me brindó.
- Al profesor Fermin Rada, por su colaboración en el campo, entrenamiento en técnicas de laboratorio, procesamiento de datos y por sus valiosos comentarios y sugerencias los cuales permitieron el mejoramiento del trabajo.
- A los señores Eli Saul Rangel y Luis Nieto, cuya imprescindible colaboración en el trabajo de campo, mantenimiento y reparación de los equipos del laboratorio, hicieron posible la realización del presente trabajo.
- A la profesora Fresia Torres por su valiosa colaboración y comentarios en el estudio de la anatomía foliar.
- Al Dr. Ernesto Medina por revisar el presente manuscrito.
- A mis compañeros Miren Josune Canales, José Ochoa, Michell Mothes y Dimas Acevedo por su apoyo moral en todo momento y por brindarme el placer de su amistad.
- A la Fundación Gran Mariscal de Ayacucho cuya subvención económica hizo posible la realización del postgrado.
- En general a todo el personal del CIELAT que me brindaron su colaboración y apoyo.

## INDICE GENERAL

	Página
LISTA DE TABLAS .....	i
LISTA DE FIGURAS .....	iii
LISTA DE APENDICES .....	vii
RESUMEN .....	viii
1. INTRODUCCION .....	1
2. MATERIALES Y METODOS .....	20
2.1 Descripción del Area de Estudio .....	20
2.1.1 Ubicación .....	20
2.1.2 Clima .....	20
2.1.3 Geomorfología y Suelos .....	22
2.1.4 Vegetación .....	23
2.2 Descripción de las Especies .....	25
2.3 Mediciones en el Campo .....	26
2.3.1 Sitio de Estudio y Muestreo .....	26
2.3.2 Medida de Intercambio de Gases .....	27
2.3.3 Variables Microclimáticas .....	31
2.3.4 Potencial Hídrico Foliar .....	32
2.4 Mediciones en el Laboratorio .....	33
2.4.1 Respuesta Fotosintética .....	33
2.4.2 Curvas Presión - Volumen .....	37
2.4.3 Contenido de Nitrógeno y Clorofila Foliar .....	40
2.4.4 Anatomía Foliar .....	41

3.	RESULTADOS .....	43
3.1	Intercambio Gaseoso de las Especies en el Campo	43
3.1.1	Cursos Diarios de Variables Microclimá - ticas y de respuesta de las plantas en sus ambientes naturales .....	43
3.1.2	Cursos Diarios de Variables Microclimá - ticas y de respuesta de las plantas en individuos transplantados .....	73
3.1.3	Respuesta Fotosintética Bajo Condiciones Controladas en el Laboratorio .....	82
3.1.4	Componentes del Potencial Hídrico Foliar	99
3.1.5	Descripción de Algunas Características de la Anatomía Foliar .....	105
4.	DISCUSION .....	110
4.1	Balance Hídrico y Mecanismos de Regulación Es - tomática .....	110
4.2	Potenciales Hídricos y Curvas Presión - Volumen	116
4.3	Anatomía Foliar .....	125
4.4	Respuesta Fotosintética .....	131
5.	CONCLUSIONES .....	149
6.	REFERENCIAS .....	154

## LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
1	Variables microambientales y de respuesta de las especies estudiadas en en bosque nublado de "San eusebio" .....	50
2	Variación mensual del potencial hídrico foliar máximo (Phf max) y mínimo (PHf min) para las dos especies estudiadas .....	60
3	Variación estacional del potencial hídrico foliar máximo (PHf max) y mínimo (PHf min) para las dos especies estudiadas .....	60
8	Variación mensual de los parámetros obtenidos de las curvas presión - volumen en las dos especies estudiadas .....	61
5	Variación estacional de los parámetros obtenidos de las curvas - presión volumen en las dos especies estudiadas .....	61
6	Promedios de radiación global y fotosintéticamente activa correspondientes a once cursos diarios realizados a lo largo del año .....	62
7	Características anatómicas de las hojas de individuos juveniles de <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , crecidos en la sombra del piso del bosque y en un claro de 100 m2 .....	79

Lista de tablas (continuación).

Tabla	Página
8 Características fotosintéticas de hojas completamente expandidas en individuos juveniles de <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> crecidos en la sombra del piso del bosque y en un claro de 100 m <sup>2</sup> .....	85
9 Características diferenciales en la capacidad fotosintética de hojas de diversas plantas de bosques lluviosos tropicales .....	142

## LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Climadiagrama según Gausson para la región de La Carbonera .....	21
2	Curso diario de variables microambientales y de respuesta de las plantas para <i>A. triplinervia</i> en un claro y <i>D. rospigliosii</i> en la sombra, durante la estación lluviosa ..	46
3	Curso diario de variables microambientales y de respuesta de las plantas para <i>A. triplinervia</i> en un claro y <i>D. rospigliosii</i> en la sombra, durante la estación seca .....	48
4	Variaciones estacionales de conductancia estomática, transpiración y fotosíntesis, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , ambas, en claro y sombra respectivamente ..	51
5	Relación entre la tasa de transpiración y la conductancia estomática para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , ambas, en claro y sombra respectivamente .....	52
6	Relación entre la conductancia estomática y la diferencia de presión de vapor hoja - aire, para <i>D. rospigliosii</i> en la sombra y <i>A. triplinervia</i> en un claro .....	53
7	Diagramas de dispersión entre la tasa de transpiración y la diferencia de presión de vapor hoja - aire, para <i>A. triplinervia</i> en un claro y <i>D. rospigliosii</i> en la sombra ..	54

Lista de figuras (continuación)

Figura	Página
8	Variación del potencial hídrico foliar mínimo en distintas épocas del año, para las especies <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> ..... 57
9	Variación del potencial osmótico de saturación en distintas épocas del año, para las especies <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> ..... 58
10	Variación del potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor en distintas épocas del año, para las especies <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> ..... 59
11	Patrón diario de radiación fotosintéticamente activa, correspondiente a un día despejado de la estación lluviosa, en un sitio a campo abierto, en un claro de 100 m <sup>2</sup> y en la sombra del piso del bosque .... 65
12	Distribuciones de frecuencia de radiación fotosintéticamente activa, para un claro de 100 m <sup>2</sup> y la sombra del piso del bosque ..... 66
13	Relación entre la tasa de fotosíntesis y la radiación fotosintéticamente activa, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , ambas, en claro y sombra respectivamente ..... 69
14	Diagramas de dispersión entre la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , ambas, en claro y sombra respectivamente ..... 70

Lista de figuras (continuación)

Figura		Página
15	Diagramas de dispersión entre la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , ambas, en claro y sombra respectivamente. Datos correspondientes a un curso realizado durante la estación lluviosa (13 Sept. 1990) .....	71
16	Curso diario de variables microambientales y de respuesta de las plantas, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , ambas, en claro y sombra respectivamente, durante la estación lluviosa (13 Sept. 1990) .....	75
17	Curso diario de variables microambientales y de respuesta de las plantas, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , ambas, en claro y sombra respectivamente, durante la estación lluviosa (09 Nov. 1990) .....	77
18	Relación entre la tasa fotosintética y la radiación fotosintéticamente activa, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , ambas, en claro y sombra respectivamente. Datos correspondientes a mediciones bajo condiciones controladas en el laboratorio ....	84
19	Relación entre la tasa fotosintética máxima y el peso foliar específico, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra) .....	86
20	Rendimiento cuántico aparente, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , ambas, en claro y sombra respectivamente .....	87

Lista de figuras (continuación)

Figura	Página
21	Relación entre la tasa de respiración en la oscuridad y el peso foliar específico, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra) ..... 90
22	Relación entre la tasa de respiración en la oscuridad y el contenido de nitrógeno foliar para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra) ..... 91
23	Respuesta de la fotosíntesis a la temperatura, para <i>A. triplinervia</i> en un claro y <i>D. rospigliosii</i> en la sombra ..... 94
24	Relación entre el contenido de nitrógeno foliar y el peso foliar específico, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra) ..... 95
25	Relación entre la tasa de fotosíntesis y el contenido de nitrógeno foliar, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra) ..... 100
26	Relación entre el espesor de la lámina foliar y el espesor de los parénquimas y epidermis, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra) ..... 107

## LISTA DE APENDICES

Apéndice		Página
A	Cursos diarios de variables microambientales y de respuesta de las plantas, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , durante la estación lluviosa y de sequía .....	166
B	Datos experimentales de las curvas Fotosíntesis vs Radiación y Fotosíntesis vs Temperatura, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra) .....	179

## LISTA DE APENDICES

Apéndice		Página
A	Cursos diarios de variables microambientales y de respuesta de las plantas, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , durante la estación lluviosa y de sequía .....	166
B	Datos experimentales de las curvas Fotosíntesis vs Radiación y Fotosíntesis vs Temperatura, para <i>A. triplinervia</i> y <i>D. rospigliosii</i> , en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra) .....	179

## RESUMEN

Se analizan algunos aspectos ecofisiológicos relacionados con la respuesta fotosintética a condiciones contrastantes de luminosidad (piso del bosque y claro), características anatómicas de las hojas y relaciones hídricas en individuos juveniles de dos especies arbóreas del bosque nublado de "San Eusebio", Estado Mérida. *Decuscarpus rospigliosii*, que es una especie emergente del bosque primario, tolerante a la sombra en sus estadios juveniles, y *Alchornea triplinervia*, una especie colonizadora de claros.

Se realizaron cursos diarios en el campo de variables microambientales, intercambio gaseoso y potencial hídrico foliar, en juveniles de ambas especies en sus condiciones naturales y en individuos transplantados, que se mantuvieron experimentalmente bajo diferentes condiciones lumínicas (sombra y claro), con el fin de estudiar los patrones de aclimatación fotosintética a cambios repentinos en el microambiente del bosque. También se realizaron mediciones de fotosíntesis bajo condiciones controladas en el laboratorio. Se estudiaron las propiedades hídricas del tejido foliar a través de curvas presión - volumen, las concentraciones de nitrógeno y clorofila foliar y algunas características anatómicas como el espesor de la lámina foliar y la densidad estomática.

Los resultados muestran que *A. triplinervia*, se caracteriza por mantener tasas de transpiración y conductancia estomática baja, con pocas oscilaciones durante el día, en comparación con *D. rospigliosii*, la cual presentó valores de transpiración y conductancia más elevados, y con cierre estomático parcial controlado principalmente por la demanda evaporativa del ambiente, más que por la disminución del potencial hídrico foliar.

Las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>, fueron más elevadas en *A. triplinervia* que en *D. rospigliosii*, siendo la capacidad de aclimatación fotosintética a la luz mayor en esta última.

Los cambios en el régimen lumínico también afectan algunas características de la anatomía foliar en las dos especies, produciéndose en el claro un incremento global en el espesor de la lámina foliar, peso foliar específico y densidad estomática.

*Alchornea triplinervia* presentó características en sus relaciones hídricas (potenciales hídricos foliares y componentes del mismo) que indican una menor tolerancia a deficiencias hídricas que *D. rospigliosii*, no habiendo diferencias estacionales significativas, en los mencionados parámetros hídricos para ninguna de las dos especies.

En general los resultados sugieren, que ambas especies tienen la capacidad de responder a cambios en su ambiente natural de luz, pudiendo mantener un balance de carbono favorable durante el día.

## 1. INTRODUCCION. -

Los bosques lluviosos tropicales se distinguen por su extrema complejidad, tanto en la diversidad biológica de estos ecosistemas como en su arreglo espacial que se caracteriza por una estructura en múltiples estratos, lo que determina un ambiente de luz muy complejo.

En cuanto a las características ambientales, los bosques lluviosos tropicales en general experimentan: poca variación estacional de la temperatura aunque diariamente puede variar ampliamente y usualmente reciben altas precipitaciones. Sin embargo los periodos secos son más comunes de lo que se asume corrientemente. Los suelos tropicales son generalmente muy lixiviados, ácidos y pobres en nutrientes, aunque la variabilidad es considerable. La descomposición es rápida y el ciclaje de nutrientes puede ser ayudado por micorrizas. La topografía y el tipo de suelos influencia la diversidad de especies, las formas de crecimiento y la dinámica del bosque (Bazzaz y Pickett, 1980).

La formación de claros en los bosques lluviosos tropicales, es uno de los factores que acentúan la heterogeneidad espacial en las condiciones ambientales y a su vez el proceso de creación y regeneración de los mismos domina la dinámica del bosque y juega un papel importante en la evolución de las características de la historia de vida de las poblaciones de plantas y en la distribución de los individuos dentro del bosque (Bazzaz, 1984). Se ha propuesto que buena parte de las especies de árboles que alcanzan el dosel en bosques tropicales húmedos y muy húmedos

requieren la existencia de una apertura en el dosel para que se puedan regenerar y además que las especies se distinguen por el tamaño del claro y el micrositio dentro del claro donde puedan regenerarse (Hartshorn, 1978; 1980; Whitmore, 1978; 1989; Denslow, 1980; 1987; Pickett, 1983; Bazzaz, 1984; Clark y Clark, 1987; Swaine y Whitmore, 1988). Como consecuencia inherente de esta hipótesis, se sugiere que importantes características de los bosques tropicales como son: la gran riqueza de especies arbóreas y la diversidad de formas de crecimiento, pueden ser explicadas al menos parcialmente en términos de la frecuencia con la cual ocurre la caída de un árbol y la heterogeneidad de las condiciones creadas en esos claros (Orrians, 1982).

Las características ambientales de un claro, especialmente con respecto a la luz y su distribución dentro del mismo, está determinada por el tamaño, forma, orientación y además por el modo como fue creado y de la severidad de la perturbación. Los claros más grandes recibirán mayor cantidad de luz que los pequeños y los claros alargados recibirán más luz cuando se encuentran orientados en la dirección este - oeste, que cuando lo están en la dirección norte - sur. Los claros que reciben mayor cantidad de luz, también experimentan mayores tasas de evaporación, baja humedad relativa, mayores variaciones de la temperatura y más viento. En los claros donde hay mayor cantidad de suelo expuesto, el mismo durante el día llega a alcanzar temperaturas mucho mayores que la del aire (Bazzaz, 1984).

Los claros constituyen un recurso complejo, como sitio para

el establecimiento de los árboles del bosque. Estos varían de manera importante tanto en tamaño (lo cual influencia las condiciones microclimáticas dentro del claro), como en la frecuencia de ocurrencia temporal y espacial (lo cual afecta la probabilidad de que un propágulo alcance un claro de un tamaño particular). La distribución tamaño - frecuencia de los claros en un bosque, es una función del clima local, topografía, suelo, geología y la composición y distribución de tamaño de los árboles. Las pequeñas aperturas en el dosel son formadas por la pérdida de ramas o la muerte gradual del árbol que alcanza el dosel. Los claros grandes se producen por la caída de árboles individuales o de varios árboles cuando están enredados por lianas (Denslow, 1980; Hartshorn, 1980).

El tamaño de los claros es una de las características más importantes, porque se correlaciona con parámetros biológicos funcionales. La variedad de tamaño de los claros provee oportunidades para que las diferentes especies tengan éxito en la regeneración. Los claros muy pequeños son usualmente llenados por el crecimiento de las ramas de los árboles adyacentes, pudiendo contribuir también plántulas y brinzales establecidos antes de la perturbación. A medida que el tamaño del claro es mayor, usualmente es llenado por la regeneración de avanzada (plántulas suprimidas que están presentes en el piso del bosque antes de abrirse el dosel) y por retoños los cuales son aparentemente comunes en los árboles tropicales (Stocker, 1981; Uhl et al, 1981) citados en Bazzaz (1984). En los claros más grandes el banco de semillas del suelo contribuye significativamente en el llenado del claro (muchas especies

secundarias tienen semillas de larga duración con latencia). En los claros muy grandes, los nuevos colonizadores o inmigrantes que llegan al claro después de la creación del mismo, es el mecanismo dominante de llenado del claro; en este último caso, cuando se producen perturbaciones severas, el sitio puede ser invadido por muchas hierbas, malezas y arbustos siendo retardado el proceso de llenado del claro (Bazzaz, 1984).

Whitmore (1975) citado en Bazzaz (1984), reconoce cuatro grupos de plantas de acuerdo a su requerimiento de claros. Estas son: 1) especies que se establecen y crecen bajo el dosel cerrado del bosque, 2) especies que se establecen y crecen bajo el dosel cerrado del bosque, pero que se benefician de los claros, 3) especies que se establecen bajo el dosel, pero que requieren claros para madurar y reproducirse, y 4) especies que se establecen, crecen y se reproducen solamente en claros. Whitmore y otros autores reconocen que estos son puntos de un continuum de preferencias de claros y que cada una de las especies puede ser única en su preferencia (Pickett, 1983).

Implícito en este esquema de clasificación está el concepto de que las especies que parecen tener el mismo patrón de regeneración tienen respuestas fisiológicas similares.

Se han identificado diferentes estrategias entre las especies de plantas, que les permiten desarrollarse en diferentes tipos de claros. Estos mecanismos son, generalmente, a través del rango de estrategias plantas de sol - sombra incluyendo todo un espectro de formas intermedias. Algunas adaptaciones fisiológicas específicas de las especies que

colonizan claros, son parecidas al de las especies pioneras, pudiéndose destacar que generalmente presentan altas tasas de fotosíntesis, respiración, transpiración, alta conductancia estomática, alto contenido de nitrógeno (Bazzaz y Pickett, 1980; Lebron, 1980; Oberbauer y Strain, 1984; Fetcher et al, 1987).

Los cambios rápidos que ocurren en el ambiente de luz en una localidad particular de un bosque por la creación de un claro y durante su regeneración, influyen profundamente la tasa de fotosíntesis y de intercambio de agua de la regeneración que avanza y de otras especies del piso del bosque. No se sabe con certeza, si estas plantas responden a estos grandes cambios por aclimatación de sus hojas al nuevo ambiente de luz, ó si estas desechan sus hojas de sombra y las reemplazan con hojas nuevas, adaptadas a las nuevas condiciones de luminosidad, como sucede con algunas hierbas de los bosques templados (Bazzaz y Carlson, 1982) citado en Bazzaz (1984). En el caso de haber aclimatación, la hoja, por lo menos, debería mostrar algunos ajustes en su tasa de respiración en la oscuridad, los puntos de compensación y saturación de luz y en algunos de sus atributos estructurales y bioquímicos, por ejemplo: concentración de clorofila, relación clorofila a/b y la actividad de la ribulosa bifosfato carboxilasa (Boardman, 1977; Lebron, 1980). La creación de claros también influencia las interacciones biológicas entre las especies de diferentes niveles tróficos. Las poblaciones de patógenos y su identidad debe ser diferente en los claros comparado con el bosque no perturbado, así como también los dispersores, predadores de semillas y polinizadores (Bazzaz, 1984).

En condiciones de bosque no perturbado, la compleja estructura del mismo determina que halla un perfil vertical de intensidad de luz, así como también de humedad del aire concentración de  $\text{CO}_2$ , temperatura y velocidad del viento, siendo la intensidad de luz el factor más importante que influye en la densidad de la vegetación del piso del bosque, fotosíntesis, índice de área foliar y estructura de la hoja (Mooney et al, 1984; Medina 1986b).

Se han realizado estudios detallados del ambiente de luz en bosques lluviosos tropicales utilizando instrumentos fotométricos (sensores cuánticos, fotodiodos) y fotografías hemisféricas con procesamiento computarizado, tanto en condiciones de claros de diferentes tamaños, como en condiciones no perturbadas pudiéndose constatar una reducción exponencial en la cantidad de luz que llega al piso del bosque. En un bosque maduro, este gradiente determina que los emergentes reciban mucho más luz y que a su vez estos sombreen a los que se encuentran en los estratos inferiores. La cantidad de energía radiante que alcanza el piso del bosque puede ser extremadamente pequeña, habiéndose reportado valores que oscilan entre 0.1 - 1.9%.

Un factor importante son los flecos de luz, los cuales producen un aumento considerable de la radiación fotosintéticamente activa (RFA), que llega al piso del bosque. El patrón de intercepción de luz en el bosque, depende del patrón de distribución del área foliar; siendo la densidad del segundo estrato la que controla la intensidad y los flecos de luz que penetran en el bosque (Bazzaz y Pickett, 1980). Además

de la estructura, el régimen de luz en cualquier sitio particular dentro bosque depende de la posición del sol (ángulo solar, distancia solar) y de las condiciones atmosféricas (nubosidad, partículas, etc) (Chazdon y Fetcher, 1984b).

La heterogeneidad del ambiente de luz en los bosques lluviosos tropicales determina que existan especies adaptadas a condiciones de alta luminosidad y otras en las que el aparato fotosintético está adaptado para que puedan desarrollarse a bajos flujos de RFA. Las plantas que ocupan hábitats extremadamente sombreados como el piso del bosque, son incapaces de tener altas tasas fotosintéticas, pero funcionan eficientemente a bajas intensidades de luz. En estas condiciones una alta eficiencia en la absorción de cuantos por los pigmentos "cosechadores de luz" y una conversión eficiente de la energía de excitación, en energía química es de primaria importancia. Las plantas que crecen bajo altas intensidades de luz en su hábitat nativo, tienen una alta capacidad fotosintética a intensidades de luz saturante, pero estas muestran tasas más bajas de fotosíntesis neta que las plantas de sombra a bajas intensidades de luz. A medida que se incrementa el flujo cuántico, aumenta la necesidad de mayor capacidad de las reacciones oscuras de la fotosíntesis. Esto incluye la cadena transportadora de electrones, el proceso de fijación de carbono y el transporte difusivo del  $\text{CO}_2$  a través de los estomas a los sitios de fijación del  $\text{CO}_2$  en los cloroplastos. Diferencias en las características fotosintéticas también pueden ser inducidas por la intensidad de luz en la cual crece una especie en particular. Las hojas de especies de sol cuando crecen con

bajas intensidades de luz, muestran curvas de saturación de luz parecidas a las especies de sombra. Además de las curvas de saturación de luz la clasificación de las especies de sol y de sombra se hace dependiendo de la adaptabilidad de la planta a una intensidad de luz seleccionada. Esta adaptabilidad es heredada y es determinada por el genotipo, y resulta de la adaptación genética al ambiente de luz prevaleciente en el ambiente nativo (Boardman, 1977; Osmond et al, 1980).

La comparación de especies de distintas etapas sucesionales, en base a sus tasas de fotosíntesis, respiración y transpiración, se ha hecho basada, esencialmente en la dicotomía de adaptaciones sol - sombra, aunque puede ser posible identificar un continuum entre los árboles sucesionales tardíos, que es reflejado en la secuencia de reemplazamiento de las especies. En los bosques tropicales la situación es compleja debido al gran número posible de posiciones verticales de las copas de los individuos y la variedad de oportunidades para la regeneración, que produce un continuo de adaptaciones a la luz, por lo tanto, el uso de la dicotomía de adaptaciones sol - sombra puede parecer simplista y engañoso. Las diferencias entre las especies adaptadas al sol o a la sombra no son claras en los bosques tropicales, puesto que un individuo puede germinar en un ambiente y desarrollarse en otro, o incluso en una serie de ambientes alternantes y contrastantes antes de alcanzar el dosel, pudiendo haber cambios en las propiedades morfológicas, fisiológicas y bioquímicas con el desarrollo del árbol. Por lo tanto se esperaría que los árboles fuesen capaces

de aclimatarse a diferentes regimenes luminicos en una forma tal que aumentaria al máximo su tasa de crecimiento (Bazzaz, 1984; Fetcher et al, 1987; Clark y Clark, 1987).

Como se acaba de señalar, además de los cambios que se producen en las tasas fotosintéticas y de respiración, como respuesta adaptativa al ambiente de luz donde se desarrollaron las plantas, existen otras características tanto anatómicas como bioquímicas que permiten diferenciar las plantas de sol y de sombra. El contenido de clorofila y la cantidad de enzimas involucradas en la fijación y reducción del  $\text{CO}_2$  (Rubisco principalmente), es otro de los factores que varía de acuerdo al ambiente de luz donde se desarrollan las plantas.

En cuanto a la clorofila, las plantas de sombra contienen mayores cantidades de clorofila (a+b) por unidad de peso seco, que las plantas que crecen a plena luz, pudiéndose utilizar la relación clorofila/nitrógeno foliar para caracterizar las plantas de sombra (Björkman, 1981; Medina, 1986a).

Con respecto a los cambios en las características anatómicas y morfológicas de las hojas, un incremento en los niveles de luz da como resultado un incremento global del espesor foliar, peso foliar específico y densidad de estomas. Se produce un aumento en el desarrollo de la epidermis, del sistema vascular y del parénquima. En las hojas de sol típicas de las plantas  $\text{C}_3$ , el mesófilo está caracterizado por la presencia de un parénquima en empalizada bien desarrollado con una alta proporción de células alargadas columnares. En las hojas típicas de sombra, las células del mesófilo tienden a ser redondeadas o de forma muy irregular y el número total de células a través de la sección

foliar es a menudo menor que en las hojas de sol. La capacidad fotosintética potencial de la hoja expresada por unidad de área foliar, está determinada entonces no solo por la capacidad fisiológica celular intrínseca sino también por el componente estructural: la cantidad y arreglo del material celular por unidad de área foliar. El área interna de las células del mesófilo por unidad de área foliar ( $a_{mes}/a$ ) es un parámetro básico cuando se estudian las relaciones entre la estructura de la hoja y la capacidad fotosintética a los niveles ambientales de  $CO_2$  y  $O_2$ . Un incremento en la relación  $a_{mes}/a$  podría incrementar el área disponible para transferencia difusiva del  $CO_2$  en la fase líquida, aunque esta transferencia al parecer solo impone pequeñas limitaciones a la fotosíntesis en las plantas  $C_3$ . Sin embargo esta relación puede ser válida si hace posible cuantificar diferencias en la cantidad de tejido fotosintético por unidad de área foliar (Nobel et al, 1975; Björkman, 1981; Farquar y Sharkey, 1982; Araus et al, 1986).

Las ventajas competitivas de las tasas de crecimiento más rápidas en los claros han sido discutidas frecuentemente (ejm: Hibbs, 1982 citado en Canham, 1989), y en principio estas ventajas podrían aplicarse tanto a las especies tolerantes a la sombra como a las especies intolerantes. Sin embargo, las características fisiológicas que maximizan la respuesta de las plántulas o juveniles a incrementos en los niveles de luz en los claros difieren marcadamente de las características asociadas con la habilidad para tolerar la sombra (Bazzaz, 1979).

La presión selectiva más fuerte para la plasticidad

fisiológica debe producirse en especies propias de hábitats expuestos, debido a que tales plantas encuentran fluctuaciones más amplias en las condiciones ambientales que las plantas que se encuentran bajo el dosel del bosque (Bazzaz, 1979; Bazzaz y Carlson, 1982). Sin embargo, pocos estudios realizados en especies tolerantes a la sombra muestran que estas tienen menor plasticidad fisiológica que especies herbáceas y leñosas propias de espacios abiertos. No obstante, la limitada plasticidad fisiológica de las especies arbóreas tolerantes a la sombra no puede ser atribuida a un limitado rango de fluctuaciones en los niveles de luz del sotobosque.

Los flecos de luz y los pulsos más prolongados de alta iluminación producidos por los claros, crean una variación temporal pronunciada en los niveles de intensidad de luz, por encima de los impuestos por la cobertura de nubes y la posición del sol en ambientes abiertos. Esto sugiere que podrían haber limitaciones sobre la plasticidad fisiológica de las especies tolerantes a la sombra, en vez de una falta de selección para la plasticidad en estas especies. Penning de Vries (1975) citado en Canham (1989), sugiere que una alta tasa de recambio de las enzimas foliares es el principal factor que contribuye a la habilidad de las plantas para aclimatarse fisiológicamente a la variación en los niveles de luz. Sin embargo, una alta tasa de recambio de proteínas a menudo produce altas tasas de respiración. Consecuentemente, los bajos niveles de aclimatación fisiológica observados en las especies tolerantes a la sombra, pueden ser el resultado de un compromiso entre la respuesta de aclimatación y el mantenimiento de bajas tasas de

respiración necesario para la tolerancia a la sombra en las plantas leñosas. Este compromiso puede ser un componente importante de la diferenciación de especies a lo largo del gradiente de tolerancia a la sombra descrito anteriormente (Canham, 1989).

Otro factor que afecta directamente la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$ , es el estado hídrico de la planta, expresado como el potencial hídrico foliar, dado que el agua es el medio necesario para todos los procesos metabólicos. El potencial hídrico en el cual ocurre la inhibición de la asimilación fotosintética (A), varía considerablemente entre las especies. En forma global, la disminución en la tasa de asimilación fotosintética a medida que decrece el potencial hídrico, proviene de efectos simultáneos en la conductancia en fase gaseosa (conductancia estomática) y la conductancia residual ( que es la vía final de difusión del  $\text{CO}_2$  desde las células del mesófilo hasta el sitio de carboxilación en los cloroplastos), y por lo general la disminución de la conductancia en fase gaseosa precede a la conductancia residual, aunque su importancia relativa varía tanto dentro como entre las especies. Antes de que se produzca un marcado decrecimiento en la concentración de  $\text{CO}_2$  en la superficie de las células del mesófilo, se producen ajustes importantes de la conductancia en fase gaseosa y la conductancia residual. Además de la disminución de la tasa de influjo neto de  $\text{CO}_2$  por unidad de área foliar (A), con la disminución del potencial hídrico, se produce también una reducción en el rendimiento cuántico, lo cual puede ser en parte debido a un incremento en el metabolismo de

fotorrespiración, pudiéndose producir fotoinhibición con estrés hídrico prolongado. También el estrés hídrico puede tener efectos en la regeneración de Rubisco y en la capacidad de fotofosforilación con la consecuente reducción de A (Long, 1985).

Los estudios ecofisiológicos de la vegetación tropical y en especial del bosque lluvioso tropical, se han visto limitados por la poca disponibilidad de equipos portátiles y precisos para investigaciones de campo y por la difícil accesibilidad a los bosques, dificultad que se acentúa en las zonas montañosas como la selva nublada (Mooney et al, 1980; Medina, 1986a).

Dada la gran diversidad de la vegetación tropical y en particular del bosque lluvioso y las dificultades para su estudio arriba mencionadas, las investigaciones sobre fotosíntesis y producción de materia orgánica en las comunidades vegetales tropicales son escasas. Solo recientemente se han desarrollado y utilizado equipos portátiles capaces de medir la actividad fotosintética en el campo (Field y Mooney, 1984). A la vez se ha desarrollado un sistema conceptual que integra el análisis fisiológico con la perspectiva evolutiva, lo cual ha estimulado proyectos de investigación específicamente diseñados para entender la adaptación y evolución de la maquinaria fotosintética en ambientes tropicales (Medina, 1986b).

La conservación y manejo de un ecosistema tan complejo y frágil como son los bosques lluviosos tropicales, en un mundo donde cada vez las actividades del hombre tienen sustancial impacto sobre los mismos, convirtiéndolos en sistemas considerablemente más simples en estructura, tales como pasturas

y plantaciones, de dudoso sostenimiento en el tiempo, hace imperativo el estudio del proceso de regeneración natural del bosque, con la finalidad de intervenir de forma apropiada para acelerar dicho proceso y restaurar extensas áreas perdidas de bosque tropical.

Casi todos los intentos que se han hecho para manejar los bosques tropicales han fallado, debido a una conjunción de factores ecológicos, económicos, socio - culturales, políticos, fiscales, administrativos y de tenencia de la tierra (Baur, 1968; Leslie, 1977; Mergen y Vincent, 1987 citados en Hartshorn, 1989).

La alta riqueza local de especies arbóreas, cada una con poblaciones diseminadas, provoca serias dificultades para el manejo de los bosques tropicales. La alta gradación de árboles maduros de unas pocas especies de valor comercial, producen solamente de 3 - 5 m<sup>3</sup>/ha de madera en los bosques heterogeneos Amazónicos. Variadas técnicas silviculturales se han intentado con el fin de aumentar la regeneración natural y el éxito de los juveniles, pero frecuentemente se debe recurrir a el enriquecimiento con plantaciones debido a la falla de las prácticas tradicionales para promover la regeneración natural.

Un ejemplo exitoso de la aplicación de conocimientos derivados de estudios sobre la dinámica de claros y los procesos de regeneración natural de las especies del dosel para el manejo de bosques tropicales, lo constituye el programa de manejo de bosques llevado a cabo en el valle de Palcazu en la zona Amazónica del Perú, en donde se utilizan fajas alternas de

bosque (de 30 a 40 m de ancho) rotadas con un ciclo de producción de 30 a 40 años, rodeadas por bosque sin perturbar, que sirve como fuente de propágulos para la regeneración natural del área intervenida (Hartshorn, 1989).

En el estudio del proceso de regeneración de los bosques tropicales los estudios autoecológicos de especies individuales y en particular la ecofisiología de plantas sucesionales, con la finalidad de comprender los mecanismos de adaptación que presentan las especies en los distintos estadios serales, constituye un enfoque muy atractivo y poco explorado en bosques tropicales. Investigaciones ecofisiológicas aplicadas a la dasonomía tropical como son: el estudio sobre la aclimatación de plántulas de árboles a diferentes condiciones de sombreado y su aplicación al diseño de cortas sucesivas; estudios sobre respuestas al déficit hídrico y factores nutricionales limitantes del crecimiento de las plantas; los efectos de la fotoinhibición crónica en plántulas de árboles tropicales como factor limitante en la regeneración, son algunos tópicos de interés en los que se está trabajando actualmente y que necesitan gran énfasis de investigación (Mooney, 1980; Robichaux et al, 1984; Fetcher, 1991).

Para la realización del presente trabajo, se escogió el ecosistema de selva nublada, con el objetivo de investigar algunos aspectos ecofisiológicos relacionados con la respuesta fotosintética a condiciones contrastantes de luminosidad (piso del bosque y claro), características anatómicas de las hojas y relaciones hídricas en individuos juveniles de dos especies arbóreas con características sucesionales diferentes a saber:

*Decuscarpus rospigliosii* el cual es una especie emergente del bosque primario que en sus estadios juveniles es tolerante a la sombra del piso del bosque y *Alchornea triplinervia* que es una especie colonizadora de claros.

La selva nublada es un tipo de bosque que ocupa en los sistemas montañosos tropicales, aquellas fajas altitudinales en las cuales formaciones de nieblas orográficas presentes durante la mayor parte del año, determinan que se reciba adicionalmente a la lluvia una cantidad de humedad por medio de captación y/o condensación de pequeñas gotitas de agua (precipitación horizontal), influyendo en el régimen hídrico, en el balance de radiación, así como también en los demás parámetros climáticos, edáficos y ecológicos (Huber, 1986; Stadtmüller, 1987).

Además del interés científico que constituye un reservorio genético dotado de una alta diversidad de especies frecuentemente endémicas, la selva nublada tiene una gran importancia para el ordenamiento territorial debido a su papel hidrológico como reguladores de agua en las cuencas hidrográficas, en combinación con su capacidad de conservar los suelos en la laderas de las montañas (Zinck, 1986; Stadtmüller, 1987).

En Venezuela existen principalmente dos áreas de distribución de las selvas nubladas que son: la Cordillera de los Andes y de la Costa, así como también algunas "islas" de bosques nublados sobre algunas cumbres aisladas en los Estados Lara, Falcón y Yaracuy (Sierra de Aroa, Sierra de San Luis, Cerro Santa Ana). Probablemente también en la región de Guayana

se encuentran selvas nubladas en las vertientes expuestas del altiplano Guayanés, donde en muchas ocasiones se han observado formaciones nubosas frecuentes y constantes durante la mayor parte del año. En la Sierra de Perijá también es probable de que exista una franja de selva nublada en las vertientes orientales directamente expuestas a los vientos alisios (Huber, 1986).

### **Objetivos específicos e Hipótesis:**

La hipótesis general del presente trabajo plantea que las especies arbóreas de selva nublada con distintos patrones de regeneración (tolerantes a la sombra e intolerantes a la sombra) deben tener respuestas fisiológicas diferenciales en relación a la fotosíntesis, capacidad de aclimatación a cambios en el régimen de luminosidad y en sus relaciones hídricas.

A continuación se consideran por separado los diferentes aspectos abordados en el presente estudio:

1) Caracterización del ambiente de luz, tanto en la condición de un claro ( $100 \text{ m}^2$ ) como en la sombra del piso del bosque no perturbado y a su vez de otras variables microclimáticas como: la temperatura del aire y humedad relativa, tanto para la estación lluviosa como la de sequía.

En los claros como hay una penetración más directa y por más tiempo de la radiación solar, se espera que los promedios diarios y estacionales de luz y temperatura sean mayores y el promedio de humedad relativa sea menor (mayor DPV), comparado con la sombra del piso del bosque, lo cual afectaría el balance energético, intercambio de gases y las relaciones hídricas de

las especies que se hallan en ambas condiciones respectivamente.

2) Medición de la tasa fotosintética en individuos juveniles de ambas especies, que se encuentren en las condiciones contrastantes de luz en consideración (claro y piso del bosque).

Se maneja la hipótesis de que la especie colonizadora de claros *A. triplinervia*, posea tasas fotosintéticas mayores, mayor punto de compensación y saturación de luz y menor rendimiento cuántico, comparado con *D. rospigliosii*, cuyas plántulas se hallan frecuentemente en la sombra del piso del bosque.

3) Capacidad de aclimatación fotosintética de ambas especies a flujos diferentes de radiación fotosintéticamente activa.

Se plantea que la plasticidad fisiológica a cambios en el ambiente de luz, sea mayor en la especie de etapas sucesionales tempranas (*A. triplinervia*), comparado con la especie del bosque primario (*D. rospigliosii*).

4) Comparación de la conductancia estomática y tasas de transpiración de ambas especies en los dos tratamientos de luz.

Se espera que la especie colonizadora de claros, presente mayor conductancia estomática y tasas de transpiración en respuesta a una mayor cantidad de luz y DPV, comparado con la especie que en su estado natural se halla mayormente en ambientes sombreados.

5) Comparación de ambas especies en base a su contenido de clorofila y nitrógeno por unidad de peso seco (relación

clorofila /nitrógeno).

## 2. MATERIALES Y METODOS

La especie de sombra (*D. rospigliosii*), debe tener mayor cantidad de clorofila por unidad de nitrógeno foliar, que la especie colonizadora de claros (*A. triplinervia*), en respuesta a una mayor eficiencia en la utilización de la luz en condiciones de sombra.

6) Medición de algunas características relacionadas con la anatomía foliar para ambas especies en las dos condiciones de luminosidad.

En las plantas que se desarrollan en condiciones donde el flujo de radiación es mayor (claro), es de esperar que la densidad estomática, el espesor foliar y el peso foliar específico sean mayores comparado con las que se desarrollan en el piso del bosque.

7) Medición del potencial hídrico foliar en el campo y de los componentes del mismo mediante curvas presión-volumen, tanto para la estación lluviosa como para la de sequía.

Se espera que la especie colonizadora de claros sea más tolerante al estrés hídrico (si lo hay), que la especie del bosque primario.

clorofila /nitrógeno).

La especie de sombra (*D. rospigliosii*), debe tener mayor cantidad de clorofila por unidad de nitrógeno foliar, que la especie colonizadora de claros (*A. triplinervia*), en respuesta a una mayor eficiencia en la utilización de la luz en condiciones de sombra.

6) Medición de algunas características relacionadas con la anatomía foliar para ambas especies en las dos condiciones de luminosidad.

En las plantas que se desarrollan en condiciones donde el flujo de radiación es mayor (claro), es de esperar que la densidad estomática, el espesor foliar y el peso foliar específico sean mayores comparado con las que se desarrollan en el piso del bosque.

7) Medición del potencial hídrico foliar en el campo y de los componentes del mismo mediante curvas presión - volumen, tanto para la estación lluviosa como para la de sequía.

Se espera que la especie colonizadora de claros sea más tolerante al estrés hídrico (si lo hay), que la especie del bosque primario.

## 2. MATERIALES Y METODOS.

### 2.1 Descripción del área de estudio.

#### 2.1.1 Ubicación.-

El sitio de estudio está ubicado en la Cordillera de los Andes, específicamente en la región de La Carbonera la cual comprende la pendiente norte del macizo del Tambor en la Sierra del norte. Aquí se encuentra entre los  $8^{\circ} 39' N$  y  $71^{\circ} 24' O$ , ocupando una faja altitudinal de 2200 a 2500 m aproximadamente, el bosque experimental de "San Eusebio", perteneciente a la Universidad de los Andes, con una superficie de 460 ha.

#### 2.1.2 Clima.-

El clima se caracteriza por un régimen biestacional, con una estación seca (diciembre - marzo) y una estación lluviosa (marzo - noviembre), pudiéndose considerar a enero como el único mes seco (figura 1), siendo la precipitación media anual cerca de 1500 mm y aumenta hacia la cima del Tambor hasta los 1800 mm. La temperatura media anual es de  $14.9^{\circ}C$ , las máximas medias no sobrepasan los  $20^{\circ}C$  y las mínimas no descienden de  $8.5^{\circ}C$ . Casi a diario se observa en las primeras horas de la tarde la formación de neblinas y nubes, fenómeno que se debe a la condensación del aire saturado con agua que sube de la cuenca del Lago de Maracaibo.

El clima del área se puede resumir como húmedo estacional de montaña mesotérmico, con isoterminia anual, alta humedad y neblinas durante todo el año (Sarmiento y col. 1971; Hetsch y Folster, 1982; Lamprecht y Veillon, 1957).

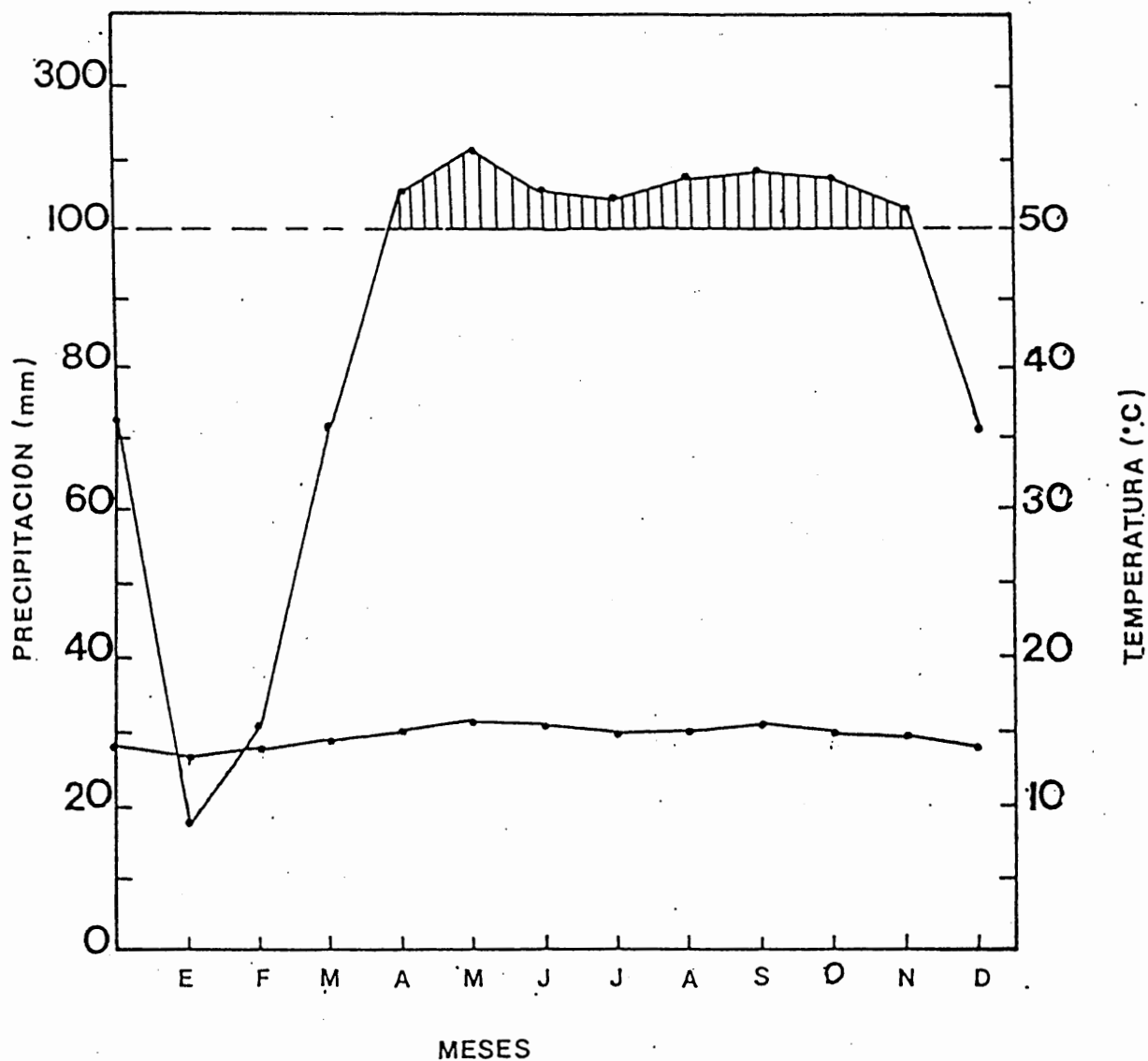


Figura 1. Climadiagrama según Gausson para la región de La Carbonera. Datos correspondientes a un período de 8 años (1974 - 1982), obtenidos por el Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (tomado de Jaimes, 1984).

### 2.1.3 Geomorfología y Suelos.-

La parte baja del bosque se encuentra sobre pizarras arcillosas de la formación Colón (Cretáceo). Estas pizarras arcillosas se meteorizan rápidamente y originan un material arcillo - limoso. Más arriba, continúa primero una delgada capa de la formación Mito Juan (Cretáceo), la cual es muy rica en rocas limosas; después continúa la formación Mirador (Terciario). Esta formación muestra un cambio frecuente de estratos puramente arcillosos con estratos arenosos. La roca arenisca está conformada en parte por un material cuarcítico muy duro. En la región de la cumbre del Tambor predomina la roca arenisca.

El relieve está influenciado también por la geología, presentándose un cambio frecuente de pendientes fuertes ( $> 25^\circ$ ) a zonas más planas ( $0^\circ - 6^\circ$ ). La red de corrientes de aguas superficiales es un factor importante en el moldeado de la forma de la actual topografía.

Debido a la roca originaria, predominan los suelos arcillosos, mostrando una gran variabilidad aún a cortas distancias. La pedogénesis de los respectivos tipos está influenciada por la pendiente y por otros factores como la posición en el relieve (parte superior o inferior de la vertiente), el contenido de arcilla del sedimento de vertiente y otros.

En general, en substratos favorables los suelos son profundos con un alto grado de diferenciación, presentándose perfiles ABC, con un horizonte A profundo, humífero, muy ácido,

fuerte desarrollo estructural, estructura muy porosa (porosidad total de 65 - 70%), una densidad aparente de 0.8 g/cm<sup>3</sup> y alta actividad biológica en los perfiles. La estructura blocosa subangular a migajosa y la abundancia de pedotúbulos favorecen la alta porosidad. La cantidad de macroporos y la conductividad hidráulica saturada disminuye con la profundidad. El agua de un suelo ubicado en una zona de relieve plano puede solamente evapotranspirarse o moverse por percolación. Bajo las condiciones climáticas de La Carbonera y la reducida conductividad hidráulica del horizonte B da por resultado un alto grado de saturación, lo que causa los procesos de pseudogleización (capa freática colgante temporal) (Hetsch y Folster, 1982).

#### 2.1.4 Vegetación.-

De acuerdo a la clasificación establecida por Holdridge, el bosque San Eusebio viene a ser un "bosque montano muy húmedo", y en parte quizás "bosque pluvial montano", mientras que para Pittier sería un típico "bosque nublado andino".

Sarmiento y col. (1971), clasifican la vegetación del área como selva nublada montano alta (2250 - 2550 m), perennifolia, mixta, alta y de dosel irregular. Las familias más altamente representadas son: Lauraceae, Melastomataceae, Guttiferae, Euphorbiaceae, Cunoniaceae, Podocarpaceae. Existen alrededor de 40 a 60 especies diferentes de árboles, entre los que predominan: *Decuscarpus rospigliosii*, *Weinmannia jahnii*, *Eschweilera monosperma*, *Myrcia acuminata*, *Alchornea*

*triplinervia*, *Clusia spp* y varias especie de Lauraceae de los géneros *Ocothea*, *Nectandra* y *Beilshmeidia*. Como consecuencia de la elevada humedad, los fustes de los árboles aparecen muy frecuentemente cubiertos de epifitas vasculares muy variadas, también epifitas celulares y epifilas (Araceae, Orquidiaceae, Bromeliaceae, musgos, líquenes, etc).

La observación de la estructura del bosque permite distinguir tres estratos relativamente bien definidos. Un estrato superior limitado por la copa de los árboles dominantes entre los que pueden citarse el *Decusucarpus rospigliosii* y *Laplacea fructicosa*, alcanzando en ocasiones hasta 45 m de altura y exhiben por lo general fustes de óptima calidad. En los lugares más elevados donde escasean o se hallan ausentes estas especies, constituyen el estrato superior diferentes especies, entre las que merecen especial mención varias especies de Lauraceae, *Sapium stylare*, *Clusia sp.*, *Tetrorchidium rubrivenium*, etc. En el estrato intermedio se encuentran los individuos de desarrollo mediano, los cuales alcanzan alturas entre 30 y 35 m generalmente con especies del género *Nectandra* y *Ocothea*. El estrato inferior está integrado por los individuos arbóreos cuyas copas están dispuestas debajo del piso intermedio a una altura aproximada de 20 a 30 m. Como el segundo es heterogéneo en su composición florística, con árboles de copa reducida, irregulares y con fuste muy deforme.

El sotobosque, a pesar de la sombra que produce la capa de vegetación superior, es denso, compuesto de arbustos y árboles jóvenes de las especies presentes en los estratos superiores. Se halla frecuentemente el helecho arborescente *Cyathea sp.*, el

cual alcanza hasta 12 m o más así como también una gramínea (*Chusquea uniflora*) invasora de claros dentro del bosque en donde forma espesos matorrales (Lamprecht y Veillon, 1957).

## 2.2 Descripción de las especies.-

### *Decusucarpus rospigliosii*

Esta especie es una conífera tropical perteneciente a la familia Podocarpaceae. Árbol siempre verde del bosque primario que alcanza hasta 45 m de altura; en sus etapas juveniles se comporta como semi - esciófita, aunque soporta plena sombra, pudiéndose desarrollar con un mínimo de luz en el piso del bosque (Lamprecht y Liscano, 1957; Veillon, 1962).

Tiene hojas oval - lanceoladas, opuestas, sésiles, su tamaño varía de 7 - 22 mm de largo. Hojas anfiestomáticas, uninervias, con fibras alrededor de la vena media; tejido de transfusión y 5 conductos resiníferos; flores masculinas dispuestas en grupos pequeños en ápices de ramitas poco foliadas; estambres imbricados, anteras cordiformes, agudas; flores femeninas solitarias, en el ápice de ramitas cortas que salen de las axilas de la hoja; un solo carpelido libre, ancho oviforme, obtuso, 5 - 6 mm de largo y 2 - 3 mm de ancho; semilla oboviforme - subglobosa, 2.5 - 3.0 cm de largo y 1.7 - 2.0 cm de ancho (Quintero, 1981; Schnee, 1944 citado en Veillon, 1962).

### *Alchornea triplinervia*

Esta especie pertenece a la familia Euphorbiaceae, siendo un árbol probablemente de etapas sucesionales tempranas, encontrándose en el sitio de estudio como individuos de hasta 30 m de altura y en forma de plántulas y brinzales en claros

ocasionados por la caída de árboles dentro del bosque. Tiene hojas simples, alternas, coriáceas, mayormente de 2 - 7 cm de largo; margen denticulado, ápice agudo, basinervadas, con 3 a 4 venas laterales principales; glándulas foliares basales 2 a 4; sépalos pistilados menores de 2 mm de largo; espigas pistiladas principalmente caulifloras y menores de 25 cm de largo, estilos de 5 - 20 mm de largo y relativamente delgados; semillas no mayores de 7 mm de largo (Webster y Huft, 1988). Esta especie se le ha observado tanto en la selva nublada de Rancho Grande como en la del Avila (Huber, 1986; Steyermark y Huber, 1978). Para La Carbonera ha sido reportada por Ricardi y col. (1987).

### 2.3 Mediciones en el Campo.

#### 2.3.1 Sitio de estudio y muestreo.-

En el área de estudio del bosque San Eusebio (La Carbonera), en una de las "picas" utilizadas para estudios de fenología, se ubicó un lugar donde existe un claro (100 m<sup>2</sup>) producido por la caída de varios árboles, en donde se encuentran en estado natural plántulas e individuos juveniles (20 - 40 cm. de altura) de *A. triplinervia*. Adyacente al claro, en una zona de bosque denso no perturbado, se localizaron juveniles (20 - 40 cm de altura) de *D. rospigliosii* en el piso del bosque.

En cada sitio (claro y piso del bosque), se realizaron catorce cursos diarios de medición del balance hídrico y de carbono, así como también de variables microclimáticas, durante la estación lluviosa y de sequía, en un periodo de tiempo comprendido entre septiembre de 1989 y enero de 1991, con una

regularidad aproximadamente mensual de muestreo.

### 2.3.2 Medida de intercambio de gases.-

Para las mediciones de transpiración y fotosíntesis se utilizó un sistema portátil de intercambio de gases, operado en "modo abierto" (sistema LCA - 2, The Analytical Development Co. Ltd., Hoddesdon, Herts, England), consistente en una cámara foliar, una unidad abastecedora de aire y un analizador de gases infrarrojo. La cámara foliar dentro de la cual una porción de hoja es encerrada por aproximadamente 30 seg. durante las mediciones, posee un sensor de humedad, un termistor para medir la temperatura del aire y un sensor cuántico para mediciones de radiación fotosintéticamente activa.

En el modo abierto, el material foliar se coloca dentro de la cámara por la cual pasa un flujo de aire controlado, con concentraciones conocidas de vapor de agua y dióxido de carbono. Las tasas de intercambio de gases se determinan a través de las tasas de flujo de aire, del área foliar encerrada dentro de la cámara y de las diferencias de concentraciones de vapor de agua y dióxido de carbono del aire que entra y sale de la cámara (referencia y análisis).

Los cálculos del intercambio de gases fueron hechos de acuerdo con von Caemmerer y Farquar (1981). Se utilizó un factor de corrección dado por el fabricante del analizador (LCA - 2 ADC), en los cálculos finales del intercambio de gases, que toma en cuenta el efecto de dilución del vapor de agua transpiracional dentro de la cámara foliar.

Cálculo del intercambio de gases (Long y Hällgren, 1987).

1) Conversión de los flujos volumétricos o de masa en flujos de aire:  $f = f_v / 1000 * 1 / 22.4 * 273.15 / (273.15 + T) * p / 101.3 * 1 / 60$

donde:  $f$  = flujo molar de aire ( $\text{mol s}^{-1}$ ).

$f_v$  = flujo volumétrico de aire ( $\text{cm}^3 \text{min}^{-1}$ ).

22.4 = volumen en  $\text{dm}^3$  de un mol de aire en condiciones standard de presión y temperatura.

$T$  = temperatura registrada durante la medición ( $^{\circ}\text{C}$ ).

$p$  = presión atmosférica durante la medición (KPa).

2) Cálculo del área foliar en  $\text{m}^2$ .-

La cámara ADC - Parkinson utilizada, tiene un área de 6.25  $\text{cm}^2$ . En el caso de *A. triplinervia*, las hojas eran lo suficientemente grandes como para cubrir el área de la cámara. Con respecto a *D. rospigliosii*, en el cual el área foliar es más pequeña que el área de la cámara, se calculó un promedio de área foliar (4.12  $\text{cm}^2$ ) con 40 muestras de ramitas que tenían el largo de la cámara (2.5 cm).

3) Cálculo de la tasa de transpiración ( $E$ ).-

$$E = f/s * (x_o - x_e) / (1 - x_o)$$

donde:  $E$  = tasa de transpiración ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

$x_o$  = fracción molar de vapor de agua a la salida de la cámara ( $\text{mol mol}^{-1}$ ).

$x_e$  = fracción molar del vapor de agua a la entrada de la cámara ( $\text{mol mol}^{-1}$ ).

$s$  = tiempo en segundos.

$x_o$  y  $x_e$  son calculados de las presiones de vapor saturado ( $e_s$ ) a la temperatura foliar medida, dada la humedad relativa (HR):

$$x_o = e_s * HR / (100 * p).$$

## 4) Cálculo de la tasa de asimilación (A).-

La fórmula básica usada es la siguiente:  $A = f/s * \text{dif. } C$

donde: dif. C = diferencia en las concentraciones de  $\text{CO}_2$  entre los flujos de referencia y análisis ( $\text{mol mol}^{-1}$ ).

Corrección por el incremento en el vapor de agua por transpiración de la hoja:  $A = f/s * \text{dif. } C * [(1 - x_e)/(1 - x_o)]$ .

## 5) Cálculo de la conductancia estomática (Gs).-

$$G_s = E / (x_{s,T_1} - x_o)$$

donde:  $G_s$  = conductancia estomática ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

$x_s$  = fracción molar de vapor de agua a saturación. Aquí se asume que la hoja este saturada con el vapor de agua a la temperatura foliar existente  $T_1$ .

6) Cálculo de la concentración interna de  $\text{CO}_2$ :

$$C_i = C_o - (A * 1.6) / G_s$$

donde:  $C_o$  = fracción molar de  $\text{CO}_2$  en el aire que sale de la cámara foliar dado por ( $C_e - \text{dif. } C$ ), entre las medidas de referencia y diferencial ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ).

1.6 = relación de difusividad del  $\text{CO}_2$  y el vapor de agua en el aire. La capa límite es ignorada en este cálculo simple.

En cada curso diario de medición de intercambio de gases, se seleccionaban 5 juveniles de cada especie para las dos condiciones de luminosidad (claro y piso del bosque), a las cuales se les midió la tasa fotosintética y de transpiración en hojas nuevas completamente expandidas (5 réplicas). Paralelamente a las mediciones de fotosíntesis de plantas en condiciones naturales, se realizaron cursos en individuos

transplantados de cada especie, en bolsas de polietileno (0.0182 m<sup>3</sup> de capacidad), con una mezcla 50:50 de arena y suelo recogido en el bosque. La adición de arena se hizo con la finalidad de incrementar la aireación y el drenaje. Las plantas después de transplantadas se dejaron 4 meses en un sitio parcialmente sombreado (bajo un matorral), como período de recuperación, hasta que alcanzaran buenas condiciones para ser transferidas a los diferentes tratamientos de luz (claro y piso del bosque), donde se colocaron 10 plantas de cada especie en sus ambientes naturales de luminosidad (*A. triplinervia* en el "claro"; *D. rospiglosii* en la "sombra") durante tres meses. Luego las plantas transplantadas de ambas especies se dividieron aleatoriamente en dos grupos, las que permanecían en su ambiente natural de luz y las que pasaban al ambiente opuesto (un grupo de 5 plantas de *A. triplinervia* permanecía en el claro y otro grupo de 5 plantas era transferido a la sombra; de igual manera en *D. rospiglosii* un grupo de 5 plantas se dejaron en la sombra y otro grupo de 5 plantas fue transferido al claro), donde se les dejó crecer durante 9 meses, después de los cuales se llevaron al laboratorio donde se realizaron mediciones de fotosíntesis bajo condiciones controladas, nitrógeno total, clorofila y algunos parámetros de la anatomía foliar.

Antes y después de cada movimiento de las plantas, a los diferentes tratamientos de luz, se realizaron mediciones de transpiración y fotosíntesis. Este experimento se realizó con el fin de estudiar la respuesta de las plantas a cambios repentinos en el microambiente del bosque, actuando a manera de un simulador de los cambios que se producen con la apertura de

claros y/o cierre del dosel.

### 2.3.3 Variables Microclimáticas.

#### 2.3.3.1 Temperatura del aire y foliar.-

Se utilizaron termopares (calibre 36) contruidos con dos metales diferentes (cobre - constantan), formando dos uniones las cuales al estar a diferente temperatura generan un pequeño voltaje proporcional a la diferencia de temperatura entre las mismas. Para encontrar la temperatura absoluta de una de las uniones es necesario conocer la temperatura de la otra unión, utilizándose un compensador electrónico en la unión de referencia para mantener la temperatura a 0°C.

La diferencia de voltaje fue registrada en un microvoltímetro digital DATA PRECISION (modelo 258).

El cálculo de la temperatura se realizó utilizando la siguiente fórmula:  $^{\circ}\text{C} = 24.8821 * \text{mv} + 0.22397$

donde:  $^{\circ}\text{C}$ = temperatura en grados centígrados

mv= microvoltios

Se colocaron 3 termopares foliares adheridos al envés de la hoja en cada especie y dos termopares para medir la temperatura del aire en cada sitio (claro y piso del bosque).

#### 2.3.3.2 Humedad Relativa.-

Para su medición se utilizó un psicrómetro ventilado tipo Assman instalado a 1.5 m de altura en cada sitio (claro y piso del bosque). Con las lecturas de las temperaturas del termómetro seco y húmedo, se obtuvo la humedad relativa

ambiental mediante tablas psicrométricas.

La diferencia de presión de vapor hoja - aire (DPV), la cual es la diferencia entre la presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja y la presión de vapor ambiental, se calculó a través de la humedad relativa ambiental y tablas de presión de vapor de saturación (Pearcy et al. 1989) utilizando la siguiente fórmula:  $DPV = P_h - (P_a \cdot HR/100)$

donde:  $P_h$  = presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (KPa).

$P_a$  = presión de vapor de saturación a la temperatura del aire (KPa).

HR = Humedad relativa (%)

### 2.3.3.3 Radiación Global y Fotosintéticamente Activa.-

Durante los cursos de medición de intercambio de gases se midió la radiación fotosintéticamente activa (400 - 700 nm) utilizando el sensor cuántico de la cámara ADC - Parkinson y además un sensor cuántico LAMBDA (mod.0689-7508) conectado a un radiómetro LAMBDA (mod.LI-170). Se utilizaron 2 sensores piranómetro LI-COR (mod. LI-2005) conectados a integradores LI-COR (mod. LI-500) para medir radiación solar global (400 - 1100 nm).

El cálculo de la radiación solar global (W/m<sup>2</sup>) se hizo mediante la siguiente fórmula:

$RG = N_{\text{impulsos}} / 0.1896 * 60 / \text{tiempo}(\text{min})$ .

### 2.3.4 Potencial Hídrico Foliar.-

Para los mismos días en que se midieron las variables antes

mencionadas, se realizaron cursos diarios de potenciales hídricos foliares, utilizando una bomba de presión de Scholander (PMS mod. 600). El principio de operación de este instrumento, consiste en introducir tallos u hojas cortadas en una cámara hermética, a los cuales se les aplica una presión positiva (gas nitrógeno) de manera tal que se venza la presión negativa (tensión) de la columna de agua que se encuentra en el xilema o sistema de conducción de la planta. La presión de nitrógeno es controlada mediante una válvula, hasta que sea lo suficiente para hacer retornar la columna de agua a la superficie cortada expuesta a la presión atmosférica, realizando la medición de la presión compensante en un manómetro integrado al aparato.

En cada ocasión se midió el potencial hídrico en cuatro hojas de cada especie, comenzando entre las 7:00 y 8:00 am (potencial máximo), al mediodía (potencial mínimo) y en la tarde entre las 4:00 y 5:00 pm al final de las mediciones de intercambio de gases.

## **2.4 Mediciones en el Laboratorio.**

### **2.4.1 Respuesta Fotosintética.-**

Para las mediciones de fotosíntesis en el laboratorio se utilizó un sistema de intercambio de gases de configuración cerrada el cual consta de:

a) Una cámara de asimilación construida de plexiglass (volumen= 0.014 m<sup>3</sup>), con las paredes cubiertas con vidrio y cinta de teflón, para evitar la adsorción de vapor de agua y CO<sub>2</sub>

por el plexiglass y así minimizar los errores en la determinación de las tasas de fotosíntesis.

b) Control de la temperatura.- La temperatura del aire de la cámara es controlada haciendo circular agua a través de un baño de María refrigerado (GRANT inst. mod. LE20-87877), hasta un radiador colocado dentro de la cámara de asimilación.

c) Un ventilador colocado dentro de la cámara de asimilación, que permite disminuir la resistencia de la capa límite de la hoja a la difusión de gases.

d) Un analizador de gases infrarrojo (LCA-2, ADC), que permite medir concentraciones diferenciales de CO<sub>2</sub>.

e) Aparatos para medir y registrar la temperatura.- La temperatura del aire y foliar dentro de la cámara se midieron con termopares de cobre - constantan (calibre 36), conectados a un registrador de carta (Cole Palmer mod. 8373-30), para realizar mediciones en forma continua.

f) Fuente de luz.- La luz se suministró mediante una lámpara Westinghouse de 1500 Watt. La radiación infrarroja se filtró con 10 cm. de agua contenidos en una bandeja colocada encima de la cámara de asimilación. Los niveles de luz se ajustaron con mallas de densidad neutral.

g) Instrumento para medir la radiación.- La radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) se midió con un sensor cuántico LAMBDA (mod. 0689-7508) colocado dentro de la cámara, perpendicular a la fuente de luz, conectado a un radiómetro LAMBDA (mod. LI-170).

En el sistema de intercambio de gases utilizado, el aire de la cámara de asimilación donde se encuentra el material vegetal,

es absorbido por la bomba del analizador (LCA-2, ADC), el cual registra continuamente la concentración de  $\text{CO}_2$  del sistema. Si la planta encerrada en la cámara está fotosintetizando la concentración de  $\text{CO}_2$  del sistema declinará continuamente, hasta que se alcance el punto de compensación de  $\text{CO}_2$  para la fotosíntesis. Así, la tasa de disminución de  $\text{CO}_2$  dentro de la cámara es la tasa fotosintética de la planta. Para la determinación de la tasa de fotosíntesis, se hace una medida inicial de la concentración de  $\text{CO}_2$  en la cámara (en nuestro caso siempre se tomó como referencia  $380 \pm 10$  ubar de  $\text{CO}_2$ ), y luego se hacen mediciones cada minuto, hasta un total de cinco minutos como medida final. Dado que la tasa real de disminución de  $\text{CO}_2$  es el producto de la concentración y volumen del sistema la ecuación básica utilizada para el cálculo de la fotosíntesis es:

$$A = (C_b - C_f) * V / \text{dif.T}$$

donde:  $C_b$  = concentración inicial de  $\text{CO}_2$

$C_f$  = concentración final de  $\text{CO}_2$

$V$  = volumen del sistema

$\text{dif.T}$  = es el tiempo entre el comienzo y la conclusión de la medición

Para expresar la tasa de fotosíntesis por unidad de área o peso, simplemente se divide la tasa de fotosíntesis total por el área o peso ( $L$ ) del tejido fotosintetizante, entonces:

$$A = (C_b - C_f) * V / \text{dif.T} * L$$

Si  $C_b$  y  $C_f$  están en  $\mu\text{mol de CO}_2/\text{m}^3$  de aire,  $V$  en  $\text{m}^3$  de aire, el tiempo transcurrido en segundos y  $L$  es en  $\text{m}^2$ , luego  $A$  es en  $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Field et al. 1989).

#### 2.4.1.1 Procedimiento Experimental.-

El material vegetal utilizado para las mediciones de fotosíntesis en el laboratorio, fueron individuos juveniles transplantados en bolsas de polietileno de ambas especies, que estuvieron expuestos durante 9 meses a los tratamientos de luz respectivos, a saber: *A. triplinervia* y *D. rospigliosii* en "claro" y "sombra" respectivamente.

En primer lugar se realizaron mediciones con el fin de obtener los óptimos de temperatura para la fotosíntesis en las dos especies desarrolladas en sus ambientes naturales de luz (*A. triplinervia* en "claro" y *D. rospigliosii* en "sombra"). Se utilizaron cuatro réplicas de cada especie para hacer las mediciones.

Con el material vegetal colocado dentro de la cámara de asimilación, la temperatura foliar se varió en pasos sucesivos desde 32°C hasta 3°C, aproximadamente cada 4°C controlando la temperatura del baño de María. La radiación fotosintéticamente activa se mantuvo constante y a intensidades saturantes ( $650 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Como segundo paso, se realizaron mediciones de fotosíntesis para estimar los puntos de compensación y saturación de luz, así como también tasas de respiración en la oscuridad, en individuos desarrollados en los dos ambientes de luz respectivos (claro y sombra), utilizando cuatro réplicas de cada especie. Las mediciones se hicieron comenzando con la luz apagada (durante 3 horas), con el fin de medir respiración en la oscuridad. Luego se aumento progresivamente el nivel de luz con mallas de densidad

neutral, en unidades entre 5 y 20  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de RFA hasta los 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; a partir de ese punto la intensidad de luz se aumentó en unidades entre 50 y 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  hasta los 650  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  como medida final.

La temperatura foliar se mantuvo constante en todos los experimentos en  $18 \pm 1^\circ\text{C}$ , rango de temperatura cercano al óptimo para la fotosíntesis en ambas especies.

Entre cada medición, a los diferentes niveles de temperatura (curvas de óptimos de temperatura) y de luz (curvas de saturación de luz), se dejaba transcurrir un lapso de aproximadamente 20 minutos, con el fin de dar tiempo a que se estabilizara la respuesta de la planta. Al finalizar cada experimento, se midió el área foliar expuesta de las plantas en un planímetro LI-COR 3000.

#### 2.4.2 Curvas Presión - Volumen.-

Se construyeron curvas presión - volumen siete veces durante el año, cuatro en la estación lluviosa en los meses de septiembre, noviembre y mayo, una en diciembre considerado como un periodo de transición y dos en los meses de la estación seca de enero y febrero.

Estas curvas se determinaron con el uso de la bomba de presión de Scholander siguiendo el método sugerido por Tyree y Hammel (1972). En el campo se tomaron un grupo de ramas de cada especie en individuos juveniles de 40 - 60 cm de altura. Inmediatamente fueron introducidas en un recipiente con agua y recortadas dentro del mismo para evitar la entrada de burbujas de aire al xilema. Los recipientes fueron cubiertos con bolsas

de plástico para evitar pérdidas de agua por transpiración y de esta forma fueron trasladadas al laboratorio donde se mantuvieron durante una 12 a 18 horas en la oscuridad para permitir la completa saturación de las hojas, después de lo cual se procedió de la siguiente manera:

a) Después de saturadas, se cortaron hojas de cada rama (4 réplicas), realizando el corte con el peciolo aún dentro del agua.

b) Inmediatamente se determinó su peso saturado (peso fresco), insertando luego el peciolo en un tapón de goma para así de esta manera introducirla en la cámara de presión. La presión dentro de la cámara se aumentó progresivamente mediante la inyección de gas nitrógeno hasta que se llegó a la condición de equilibrio, es decir la presión a la cual la columna de jugo xilemático alcanzó la superficie de corte del peciolo. El valor de presión leído en el manómetro de la cámara cuando aparece la primera gota de agua sobre la superficie cortada del peciolo, se toma como el potencial hídrico del xilema (PHf). Seguidamente la cámara fue despresurizada lentamente para evitar daño del tejido foliar.

c) Luego se extrajo la muestra de la cámara para dejarla transpirar libremente y a medida que las hojas fueron perdiendo agua se realizaron mediciones del potencial hídrico y peso fresco. Esto se repitió hasta que se obtuvieron varios puntos en la parte lineal de la curva.

d) Las muestras se secaron en una estufa a 60°C hasta alcanzar peso constante, obteniendo así el peso seco y contenido

de agua total de la muestra (volumen total = peso saturado - peso seco).

Con los datos obtenidos de cada especie y en cada una de las épocas del año, antes mencionadas, se construyeron los gráficos de las curvas presión - volumen, en donde se analizó la relación entre el inverso del potencial hídrico foliar ( $1/PH_f$ ) y el volumen correspondiente de agua extraída a un potencial hídrico dado. El volumen extraído ( $V_e$ ) se calculó restando al peso saturado el valor del peso fresco a un determinado potencial hídrico.

La curva presión - volumen presenta dos fases: una fase curvilínea (exponencial negativa) que corresponde a una rápida disminución del potencial de turgor (PT) a pequeñas pérdidas de agua (expresado en volumen, peso o contenido relativo de humedad) y una fase lineal donde la muestra pierde una gran cantidad de agua a pequeñas disminuciones del potencial hídrico total la cual corresponde al potencial osmótico (PO). Haciendo un ajuste de la fase lineal de la curva a la ecuación de una recta de la forma  $1/PH_f = a + b (V_e)$ , se calcula el potencial osmótico de saturación ( $PO_s$ ) cuando  $V_e = 0$ . El potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $PO_{pt}$ ) es estimado subjetivamente seleccionando el valor de  $V_e$  correspondiente al punto donde la curva se hace lineal. Este valor de volumen extraído en el punto de pérdida de turgor ( $V_{e_{pt}}$ ), se introduce en la ecuación de regresión, para determinar el valor de  $PO_{pt}$ .

El contenido relativo de humedad y de agua osmótica retenida en el punto de pérdida de turgor ( $CRH^0$  y  $Agua^0$ ) respectivamente se calcularon con las siguientes fórmulas:

$$\text{CRH}^\circ = (\text{Vt} - \text{Ve}_{\text{pt}}) / \text{Vt} * 100$$

$$\text{Agua}^\circ = \text{Ve}_{\text{pt}} / \text{Vo} * 100$$

donde: Vt= Volumen total de agua de la muestra

$\text{Ve}_{\text{pt}}$  = Volumen extraído en el punto de pérdida de turgor

Vo= Volumen de agua simplásmica.

### 2.4.3 Contenido de Nitrógeno y Clorofila foliar.-

Con el material foliar correspondiente a los individuos de ambas especies transplantados y crecidos en los dos tratamientos de luminosidad respectivos (claro y sombra), se hicieron determinaciones de nitrógeno total por el método micro Kjeldahl, de digestión ácida, destilación y titulación con HCL 0.01 N (Müller, 1961). Las cantidades medidas se expresaron en mg de N total/g de peso seco de muestra.

Para la medición del contenido de clorofila se tomaron discos de la parte central de la hoja y se colocaron en acetona al 80% (v/v). Luego de homogeneizados los tejidos, se procedió a centrifugar y filtrar tomándose 25 ml de filtrado para las determinaciones de clorofila espectrofotométricamente de su absorbancia a 645 y 663 nm (Arnon, 1949).

Las ecuaciones utilizadas para los cálculos del contenido de clorofila (mg/litro) fueron las siguientes:

$$\text{Ct} = 20.2 D_{645} + 8.02 D_{663}$$

$$\text{Ca} = 12.7 D_{663} + 2.69 D_{645}$$

$$\text{Cb} = 22.9 D_{645} + 4.68 D_{663}$$

donde: Ct, Ca y Cb son el contenido de clorofila total, a y

b en mg/litro respectivamente, y D son los valores de absorbancia a las respectivas longitudes de onda obtenidas en el espectrofotómetro.

#### 2.4.4 Anatomía Foliar.-

Se realizaron mediciones de algunas características morfológicas y anatómicas con muestras de material foliar de ambas especies las cuales crecieron durante 8 meses tanto en el claro como en la sombra del piso del bosque. Las muestras de hojas fueron tomadas en el campo y fijadas en FAA (formalina 45%, ácido acético 45%, alcohol etílico 70%).

Se hicieron cortes a mano alzada de la sección transversal de la hoja utilizando hojillas de afeitar, tomando muestras de la parte media de la lámina. También se realizaron raspados de epidermis para la determinación de la densidad y tamaño de los estomas.

Las características medidas y el tamaño de la muestra se indican a continuación:

- 1) Área foliar (cm<sup>2</sup>) (n=30)
- 2) Peso foliar específico (g/m<sup>2</sup>) (n=30)
- 3) Espesor de lámina foliar (µm) (n=10)
- 4) Espesor del parénquima en empalizada (µm) (n=10)
- 5) Espesor del parénquima esponjoso (µm) (n=10)
- 6) Espesor de epidermis adaxial y abaxial (µm) (n=10)
- 7) Tamaño (µm) y densidad de estomas (N<sub>o</sub>/mm<sup>2</sup>) (n=10)

Los cortes y raspados de epidermis fueron observados con un microcopio de luz (Leitz, mod. Dialux 20 EB) con cámara clara de 1.25 aumentos. Las mediciones del espesor de lámina y

parénquimas fueron hechas con aumentos de  $25 \times 10 \times 1.25$  y las epidermis con aumentos de  $40 \times 10 \times 1.25$ . El tamaño y densidad estomática, fueron obtenidos de campos  $40 \times 10$ . Se hicieron observaciones adicionales sobre la consistencia del parénquima y del tamaño y frecuencia de los espacios intercelulares. El peso foliar específico se determinó después de secar hojas de área conocida a  $80^{\circ}\text{C}$  hasta peso constante.

### 3. RESULTADOS. -

#### 3.1 Intercambio gaseoso de las especies en el campo

##### 3.1.1 Cursos diarios de variables microclimáticas y respuestas de las plantas en sus ambientes naturales de luz para la época lluviosa y de sequía.

De los catorce cursos diarios de medición de variables microclimáticas y de intercambio gaseoso de las especies en el campo, se seleccionaron cuatro representativos tanto de la estación lluviosa como la de sequía, ya que no se detectaron diferencias estacionales significativas ( $P < 0.05$ ) entre los diferentes cursos realizados a lo largo del año. En el apéndice A se presentan resumidos en tablas, los resultados de todos los cursos diarios realizados entre septiembre de 1989 y enero de 1991.

En las figuras 2, 3 y tabla 1, se muestran las variaciones diurnas promedio de temperatura foliar, diferencia de presión de vapor hoja - aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), potencial hídrico foliar (PHf), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y eficiencia de uso de agua (A/E), en individuos juveniles de *A. triplinervia* y *D. rospigliosii* en sus habitats respectivos (claro y piso del bosque) correspondientes a la época lluviosa (29 de septiembre, 1989) y de sequía (17 de enero, 1991).

En ambas especies la temperatura foliar y el DPV máximo se alcanzan en las horas del mediodía (entre 11:30 y 13:30), período por lo general de máxima radiación y temperatura del

aire. La diferencia en el DPV promedio entre ambas especies es de aproximadamente 0.1 KPa, alcanzándose valores máximos de 0.85 KPa. en *A. triplinervia*, para el curso correspondiente a la época lluviosa, (fig. 2).

Al comparar los valores de los cursos diarios de ambas especies en las distintas épocas del año, se aprecia que no existen diferencias significativas en los patrones de respuesta con respecto al factor precipitación, lo cual es un reflejo de que la disponibilidad de agua probablemente no es un factor limitante en ambientes tan húmedos como la selva nublada, y por otra parte a que se presentaron lluvias esporádicas a finales de diciembre de 1990 y principios de enero de 1991. Solamente en el curso realizado en el mes de febrero de 1990, se observa la tendencia a una disminución en los valores de conductancia, transpiración, potencial hídrico y componentes del mismo (figs. 4, 8, 9 y 10).

En los diferentes cursos diarios, se puede apreciar que la transpiración y la conductancia de ambas especies tienden a llevar un curso paralelo a lo largo del día, observándose que en *A. triplinervia*, éstas variables se mantuvieron con valores bajos y pocas variaciones en las épocas lluviosa y de sequía (Gs prom.  $0.108 - 0.190 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; E prom.  $0.96 - 1.7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). En *D. rospigliosii* estas variables alcanzan valores y fluctuaciones mayores en las dos épocas del año (Gs prom.  $0.176 - 0.388 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; E prom  $1.22 - 2.86 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

Este paralelismo entre la Gs y E en ambas especies se reflejan la figura 5 donde se observa que existe una relación

que tiende a ser lineal entre éstas variables, siendo la correlación en *A. triplinervia* más débil ( $r=0.58$ ) que en *D. rospigliosii* ( $r=0.76$ ).

En cuanto al control de las pérdidas de agua por transpiración, se observa que en *D. rospigliosii* ocurre un cierre estomático parcial influenciado por la demanda evaporativa del ambiente (fig. 3), observándose que la conductancia y la transpiración en menor medida disminuyen al aumentar la temperatura foliar y el DPV. En la figura 6, que muestra la relación entre la  $G_s$  y el DPV, se puede evidenciar que existe una tendencia exponencial negativa ( $r=0.62$ ), entre ambas variables, lo cual sugiere que en esta especie existe un control estomático muy sensible a los cambios en la demanda evaporativa del ambiente. Para diferentes especies de bosques nublados enanos se reportan resultados similares a este último, encontrándose que hay una fuerte disminución de la conductancia estomática con aumentos del DPV (Cavalier, 1986).

En *A. triplinervia*, la transpiración tiende a seguir la marcha del DPV, en un rango estrecho de valores ( $E$  prom.  $1.0 - 2.0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), en casi todos los cursos diarios de respuestas realizados en la época lluviosa y seca, donde en general el DPV max. no sobrepasa los  $0.4 \text{ KPa}$ . Un control estomático del tipo encontrado en *D. rospigliosii*, no es tan evidente en esta especie, tendencia que se refleja en las figuras 6 y 7 donde se muestra la relación entre las medias diarias de  $G_s$ ,  $E$  y el DPV, pudiéndose observar, a pesar de la dispersión de los valores, que se mantiene una constancia de éstas variables en los rangos antes señalados a medida que

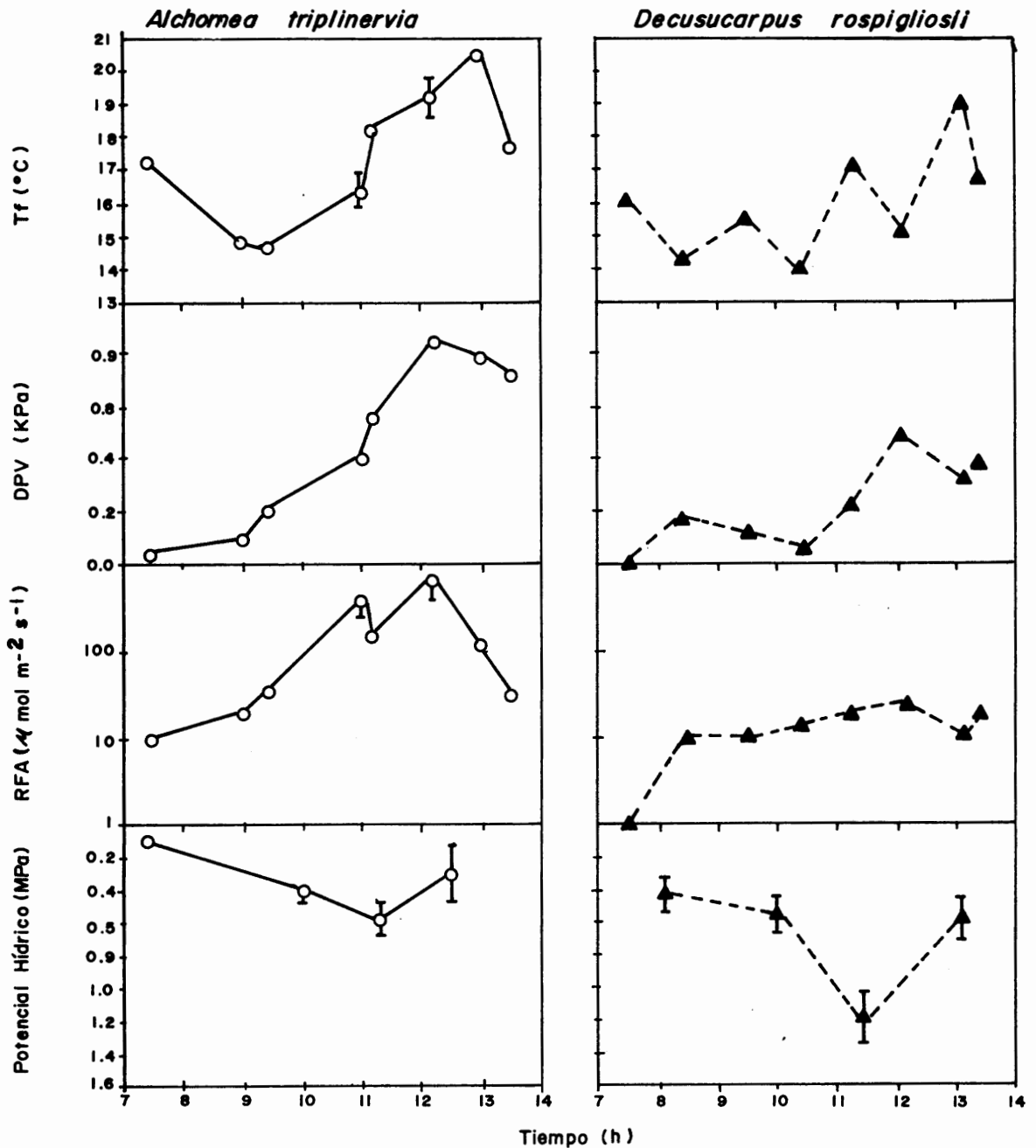


Figura 2.1 Curso diario de temperatura foliar (Tf), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), y potencial hídrico foliar, realizado durante un mes de estación lluviosa (29 Septiembre 1989) para *A. triplinervia*: en un claro (o); y *D. rospigliosii* en la sombra ( $\blacktriangle$ ). Las barras verticales son los errores standard (n=4).

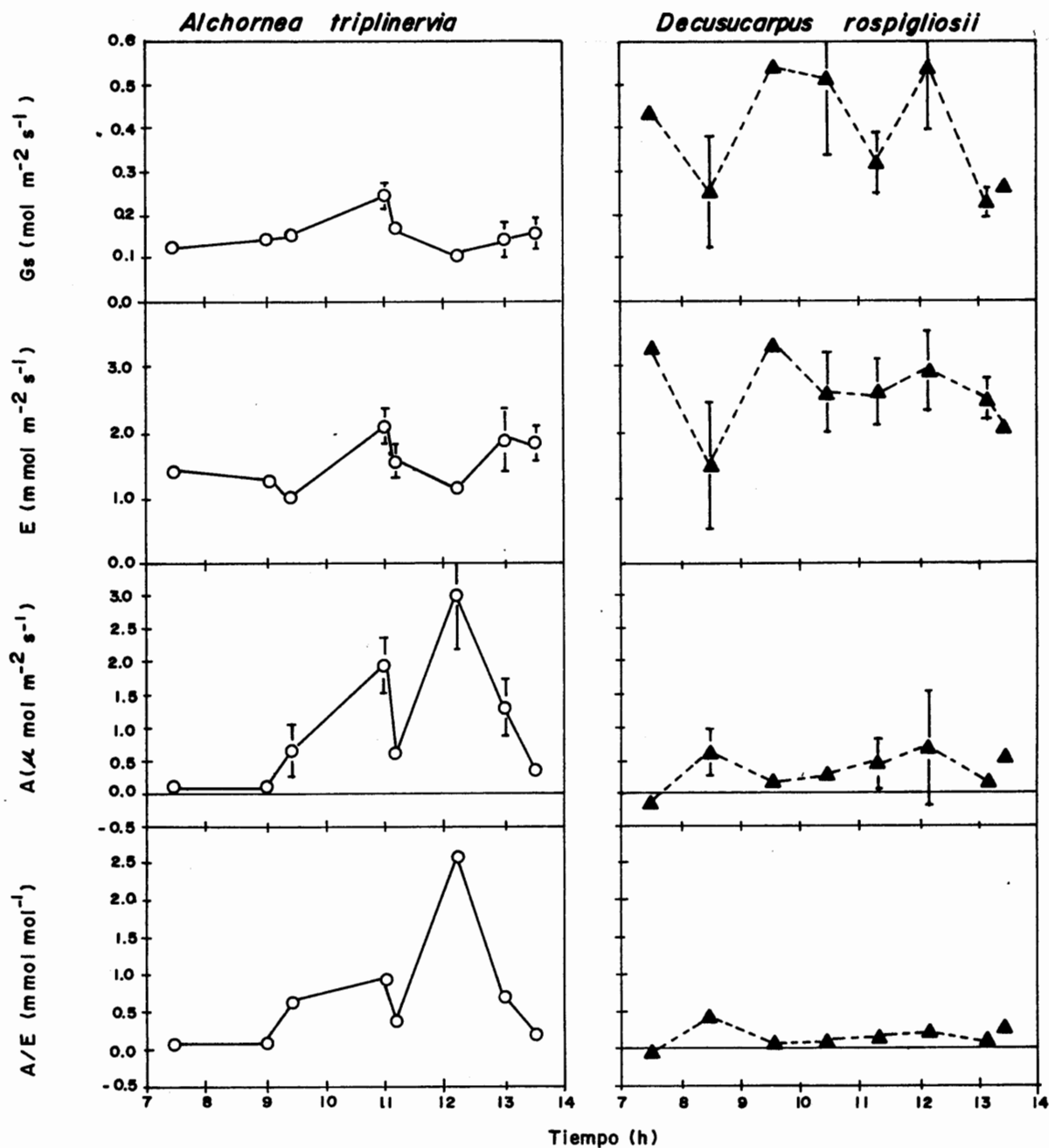


Figura 2.2 Curso diario de conductancia estomática (Gs), tasa de transpiración (E), asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y eficiencia de uso de agua (A/E), realizado durante un mes de la estación lluviosa (29 Septiembre 1989) para *A. triplinervia*: en un claro (o); y *D. rospigliosii*: en la sombra (▲). Las barras verticales son los errores standard (n=4).

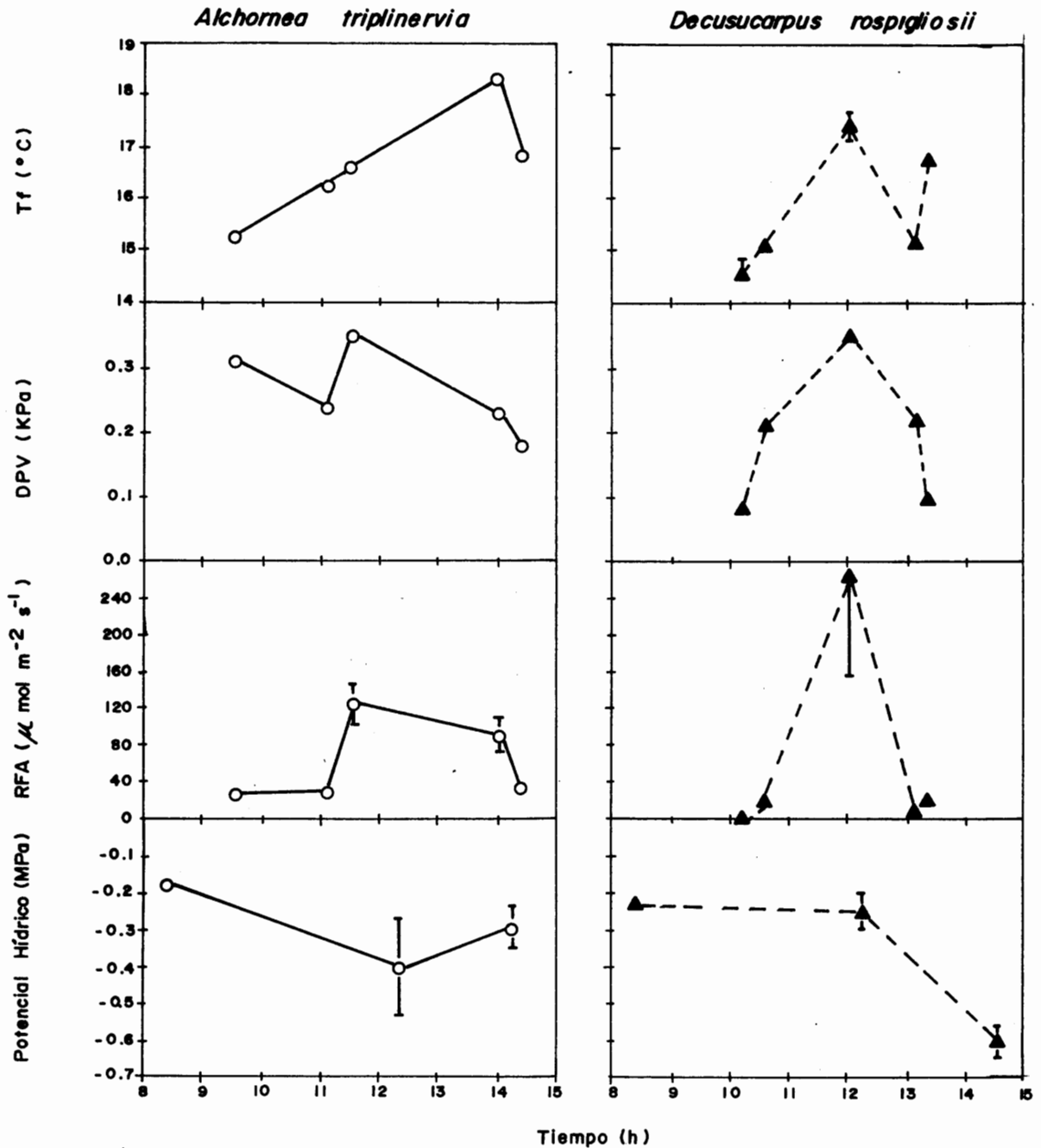


Figura 3.1 Curso diario de temperatura foliar ( $T_f$ ), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA) y potencial hídrico foliar, realizado durante un mes de la estación seca (17 Enero 1991) para *A. triplinervia*: en un claro ( $\circ$ ); y *D. rospigliosii*: en la sombra ( $\blacktriangle$ ). Las barras verticales son los errores standard ( $n=4$ ).

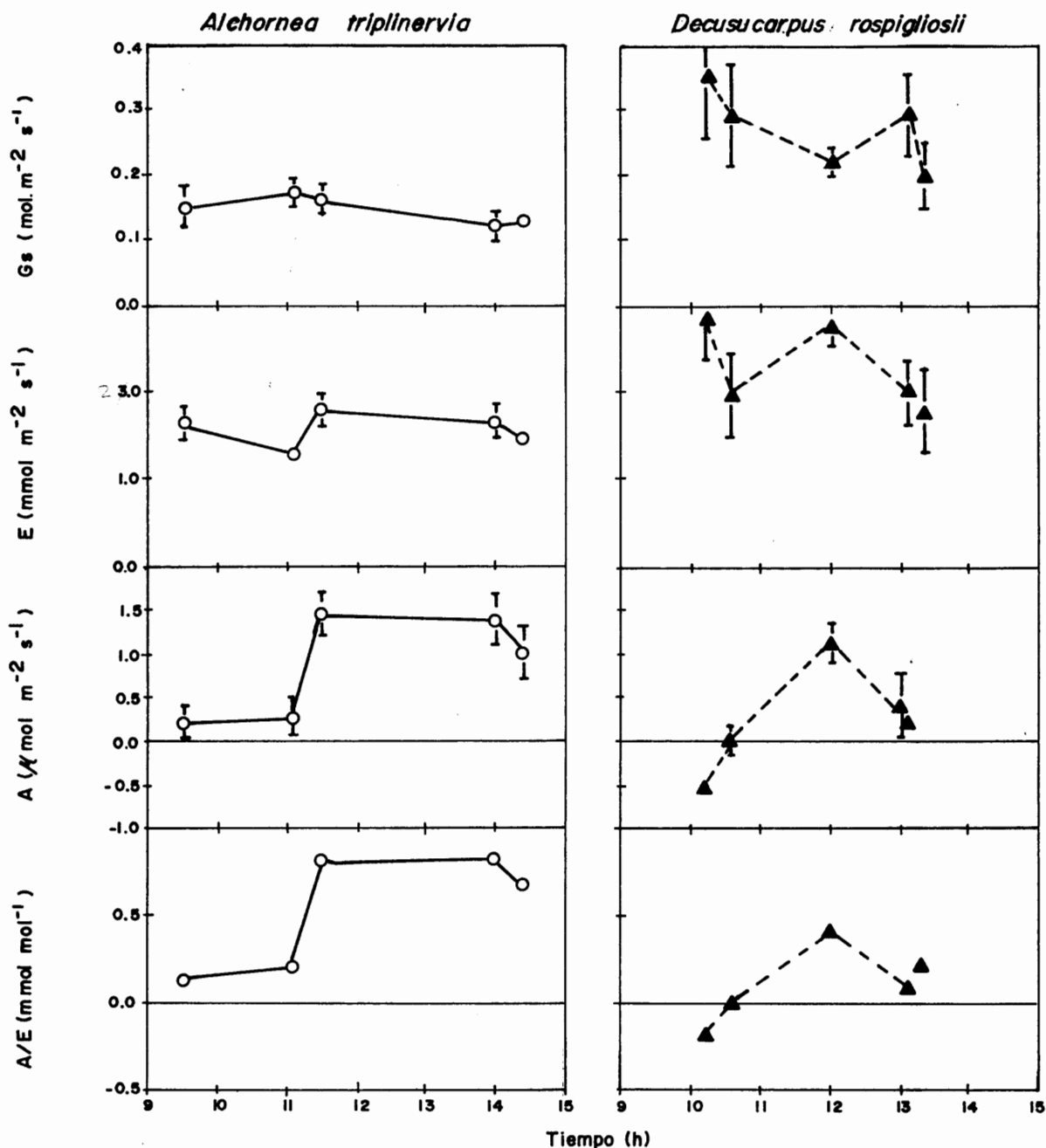


Figura 3.2 Curso diario de conductancia estomática ( $G_s$ ), tasa de transpiración ( $E$ ), asimilación de  $CO_2$  ( $A$ ) y eficiencia de uso de agua ( $A/E$ ), realizado durante un mes de la estación seca (17 Enero 1991) para *A. triplinervia*: en un claro (○); y *D. rospigliosii*: en la sombra (▲). Las barras verticales son los errores estandar ( $n=4$ ).

Tabla 1. Variables microambientales y de respuesta de las especies estudiadas en el bosque nublado de San Eusebio. Se presenta la temperatura foliar (Tf), diferencia de presión de vapor hoja - aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA) potencial hídrico foliar mínimo (PHf min), conductancia estomática (Gs), tasa de transpiración (E), fotosíntesis (A) y eficiencia de uso de agua (EUA), valores medios (Med), máximos (Max) y mínimos (Min).

FECHA	ESPECIE	TRATAMIENTO	Tf (°C)	DPV (kPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	PHf min (MPa)	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )		E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )		A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )		EUA ( $\text{mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ )			
							Med	Max	Med	Min	Med	Max		Med	Max	
29/09/89	A. triplinervia	Claro	17.4	0.46	181	-0.6	0.155	0.244	0.106	1.53	2.09	1.01	1.01	3.01	0.10	0.70
	D. rospigliosii	Sombra	16.0	0.22	14	-1.2	0.388	0.542	0.232	2.59	3.31	1.47	0.35	0.67	-0.15	0.10
17/01/91	A. triplinervia	Claro	16.7	0.26	62	-0.4	0.149	0.174	0.124	1.59	1.82	1.31	0.87	1.47	0.22	0.60
	D. rospigliosii	Sombra	15.8	0.19	64	-0.6	0.273	0.355	0.200	2.29	2.87	1.79	0.25	1.13	-0.53	0.10
13/09/90	A. triplinervia	Claro	18.1	0.30	83	-0.4	0.125	0.148	0.099	1.43	1.80	1.13	1.60	2.32	1.14	1.10
	A. triplinervia	Sombra	18.0	0.21	45	-	0.094	0.116	0.071	0.90	1.19	0.73	0.72	1.09	1.00	0.80
	D. rospigliosii	Claro	18.7	0.20	157	-	0.255	0.397	0.129	1.73	3.17	0.63	1.42	2.08	1.14	0.80
	D. rospigliosii	Sombra	16.9	0.25	107	0.5	0.206	0.337	0.125	1.99	3.07	1.16	0.67	0.95	0.07	0.30
09/11/90	A. triplinervia	Claro	18.7	0.26	212	-0.5	0.113	0.167	0.087	1.49	1.90	1.18	0.69	1.26	-0.10	0.50
	A. triplinervia	Sombra	18.5	0.18	25	-	0.098	0.119	0.082	0.97	1.40	0.47	0.13	0.71	-0.28	0.10
	D. rospigliosii	Claro	18.5	0.21	26	-	0.215	0.338	0.161	1.91	3.25	0.27	0.35	0.85	-0.42	0.20
	D. rospigliosii	Sombra	17.6	0.20	12	-0.8	0.256	0.344	0.213	2.91	3.41	2.55	0.04	0.43	-0.30	0.01

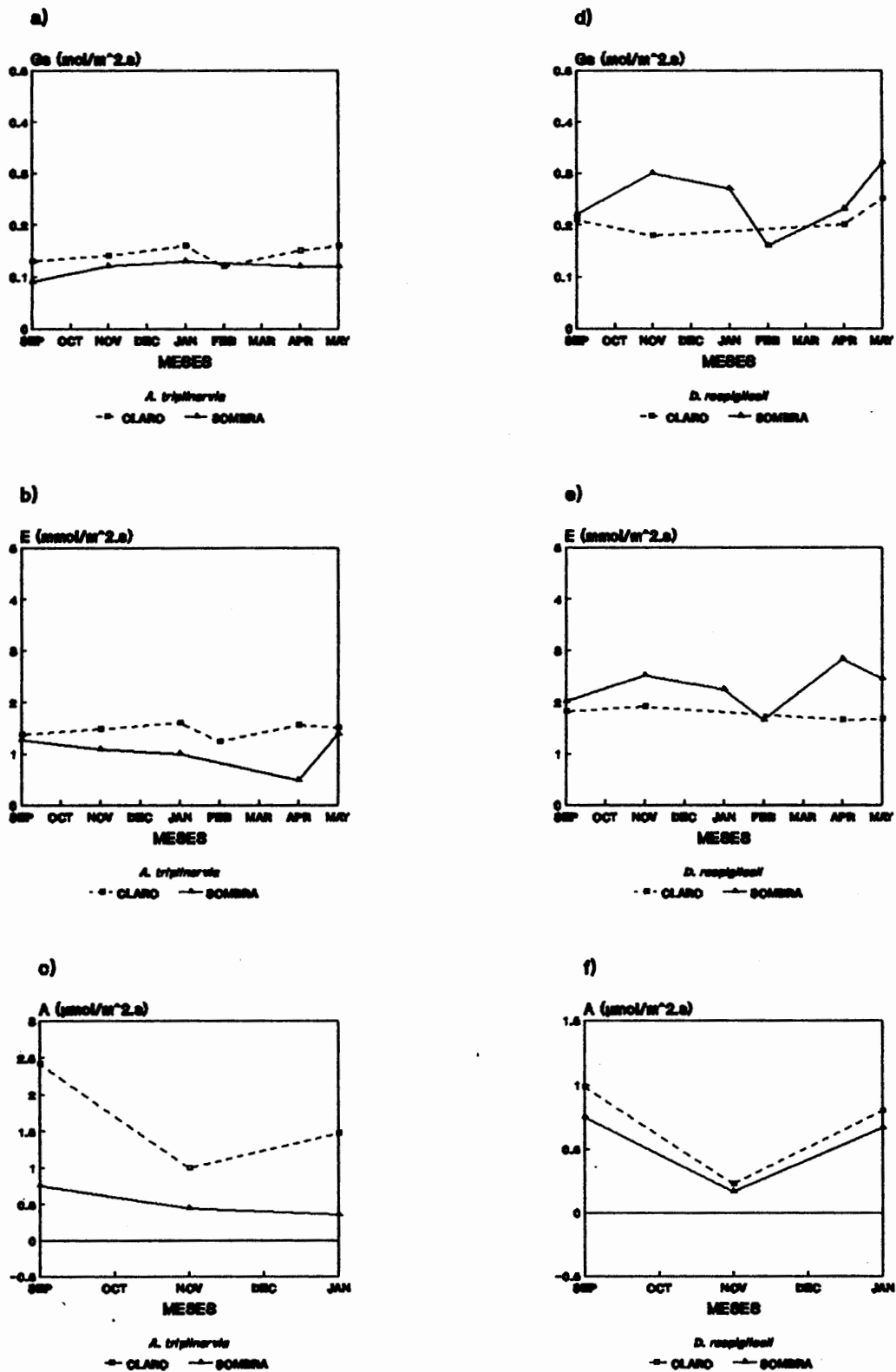


Figura 4. Variaciones estacionales de conductancia estomática ( $G_s$ ), transpiración ( $E$ ) y fotosíntesis ( $A$ ) en (a,b,c) *A. triplinervia* y (d,e,f) *D. rospigliosii*, en claro y sombra respectivamente.

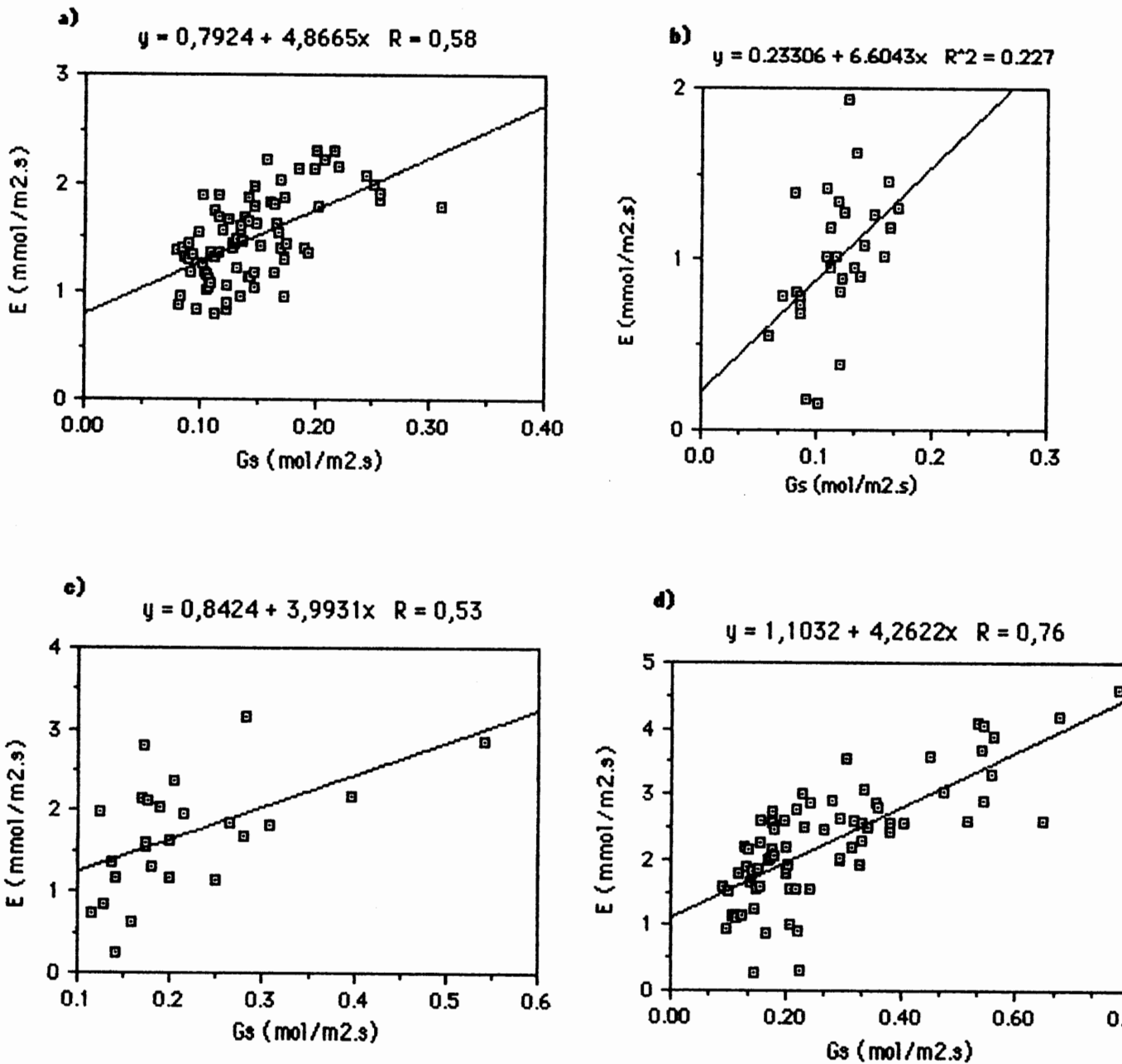


Figura 5. Relación entre la tasa de transpiración (E) y la conductancia estomática (Gs) para *A. triplinervia* en (a) claro y (b) sombra, y para *D. rospigliosii* en (c) claro y (d) sombra. Datos correspondientes a 10 cursos realizados tanto en la estación lluviosa como en la de sequía.

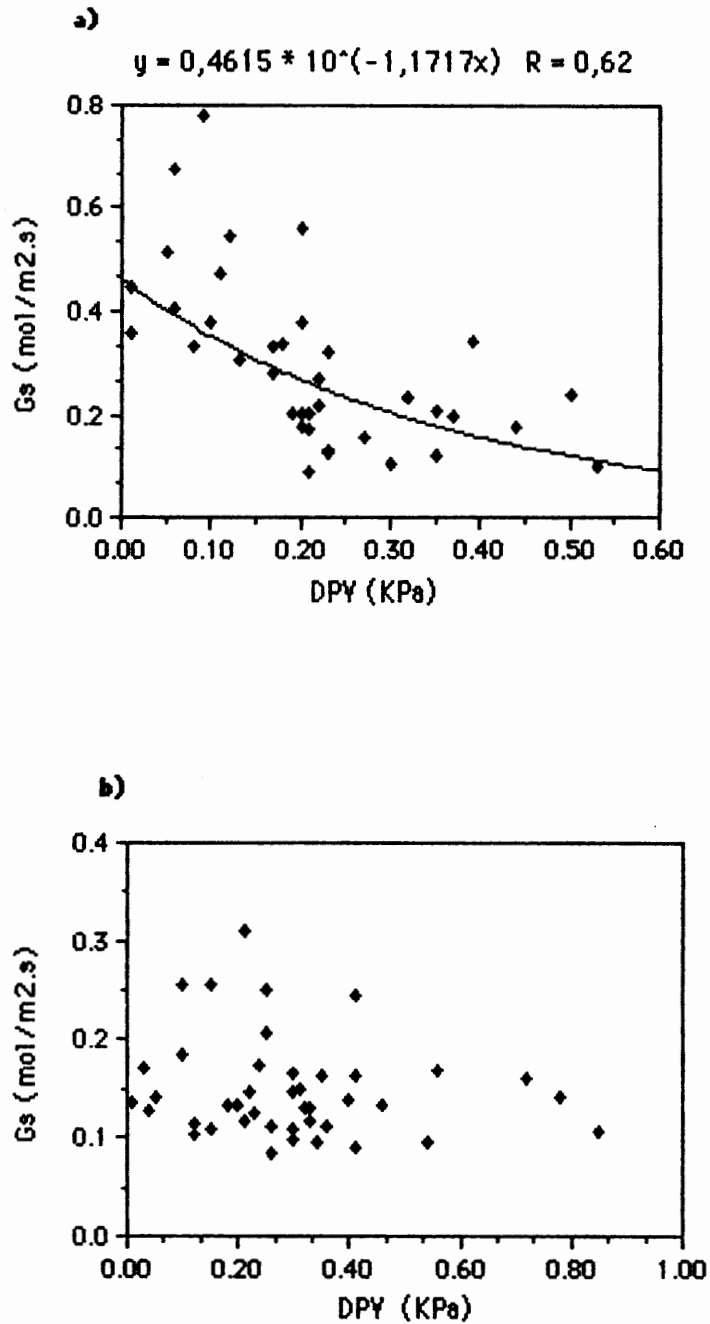


Figura 6. Relación entre la conductancia estomática (Gs) y la diferencia de presión de vapor hoja - aire (DPV) para (a) *D. rospigliosii* en sombra y (b) *A. triplinervia* en claro. Datos correspondientes a 10 cursos realizados tanto en la estación lluviosa como en la de sequía.

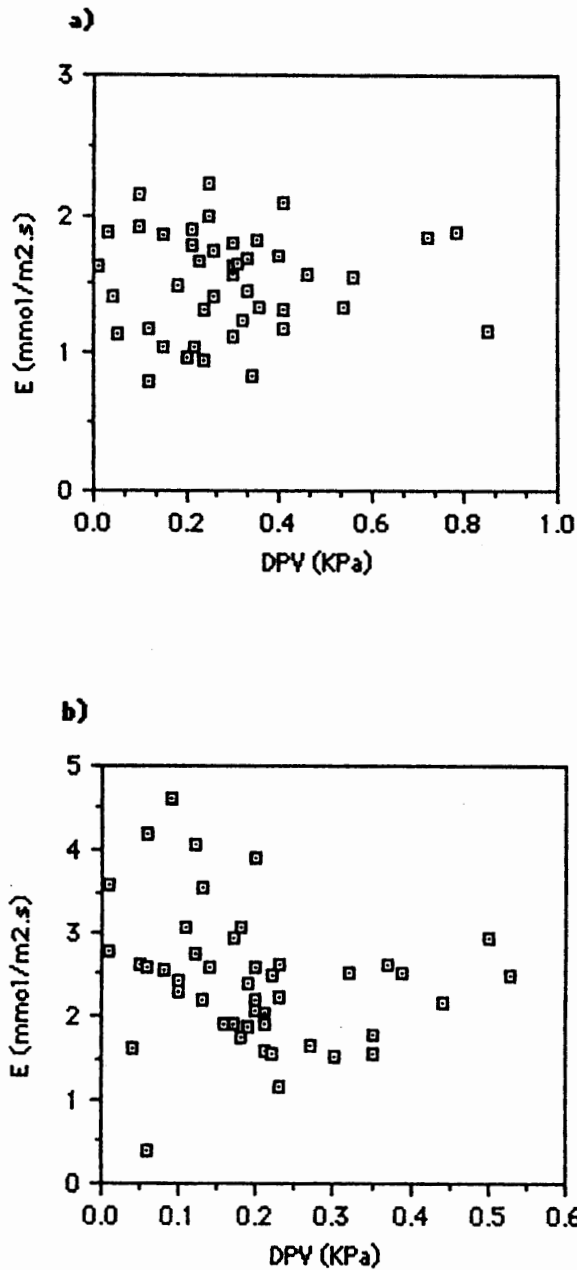


Figura 7. Diagramas de dispersión entre la tasa de transpiración (E) y la diferencia de presión de vapor hoja - aire (DPV) para (a) *A. triplinervia* en claro y (b) *D. rospigliosii* en sombra. Datos correspondientes a 10 cursos diarios realizados en distintas épocas de año.

aumenta el DPV. Sin embargo, en el curso realizado el 29-09-89 (fig. 2), el cual fue un día excepcionalmente despejado de la época lluviosa, el DPV de *A. triplinervia* en el claro alcanzó valores máximos de 0.9 KPa, evidenciándose que cuando el DPV sobrepasó los 0.5 KPa a las 11:00, se produjo un cierre estomático parcial y consecuentemente una disminución en la tasa de transpiración, con una recuperación posterior al disminuir la temperatura foliar y el DPV a las 12:00. Esto podría indicar que existe un valor umbral de DPV, por encima del cual se produce un cierre estomático, que conlleva a una disminución de las pérdidas de agua por transpiración, evitando así una caída excesiva del potencial hídrico foliar. Es probable que éste mecanismo de control estomático sea mucho más evidente en individuos de ésta especie localizados en claros grandes o en sitios completamente expuestos y en árboles adultos cuyas copas alcancen el dosel, donde el DPV hoja - aire debe alcanzar en días despejados valores mayores a 1 KPa.

El potencial hídrico foliar máximo medido en las primeras horas de la mañana (7:00 - 9:00), el cual sirve como indicativo del estatus hídrico de la planta (período de máxima hidratación), fue mayor (menos negativo) en promedio tanto para la época lluviosa como la de sequía en *A. triplinervia* (-0.17 MPa) en comparación con *D. rospigliosii* (-0.23 MPa), no habiendo diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en sus valores entre las dos épocas del año (figura 8, tablas 2 y 3).

Los potenciales hídricos foliares de las dos especies disminuyen durante las horas de la mañana, obteniéndose los

valores mínimos al medio día, período por lo general de mayor demanda evaporativa. En ambas especies el potencial hídrico foliar mínimo fue menor en la época seca, alcanzando en *A. triplinervia*  $-0.56$  MPa y en *D. rospiglosii*  $-0.86$  MPa, aunque no se encontraron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ), entre los dos períodos de pluviosidad ni entre las especies. Sin embargo, en los cursos diarios de potencial hídrico realizados en las dos épocas del año *D. rospiglosii* alcanzó por lo general valores menores a lo largo del día en comparación con *A. triplinervia*, lo cual es un reflejo de sus mayores pérdidas de agua por transpiración. Para las dos épocas del año, ninguna de las dos especies alcanzaron valores de potencial hídrico cercanos al punto de pérdida de turgor, el cual se encuentra alrededor de  $-1.3$  MPa para *A. triplinervia* y  $-1.6$  MPa para *D. rospiglosii* en la época seca (figura 10, tablas 4 y 5). Esto nos permite inferir que la regulación del balance hídrico en ambas especies no estaría limitado por la disponibilidad de agua en el suelo, sino más bien por la demanda evaporativa del ambiente, al menos en el caso de *D. rospiglosii* donde se observa que existe un cierre estomático parcial influenciado por los cambios en el DPV.

Aunque no se realizaron cursos intensivos del potencial hídrico foliar (mediciones cada hora a lo largo del día), se observa la tendencia a una recuperación del mismo después del medio día, en los días en que éste período coincide con las horas de mayor demanda evaporativa.

En la tabla 6 se resumen los resultados de mediciones puntuales de radiación global y fotosintéticamente activa

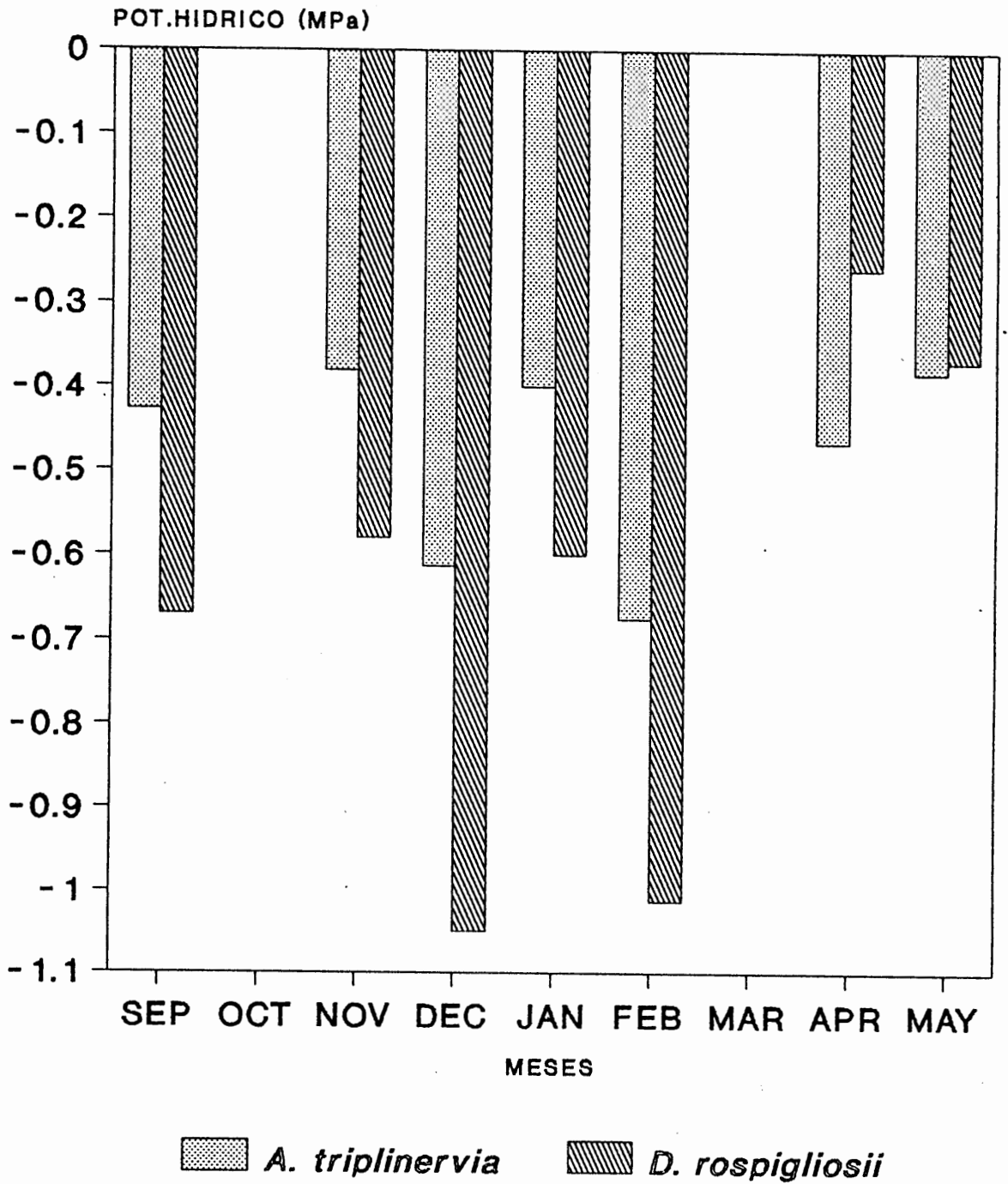


Figura 8. Variación del potencial hídrico foliar mínimo en distintas épocas del año, para las especies *A. triplinervia* y *D. rospigliosii*.

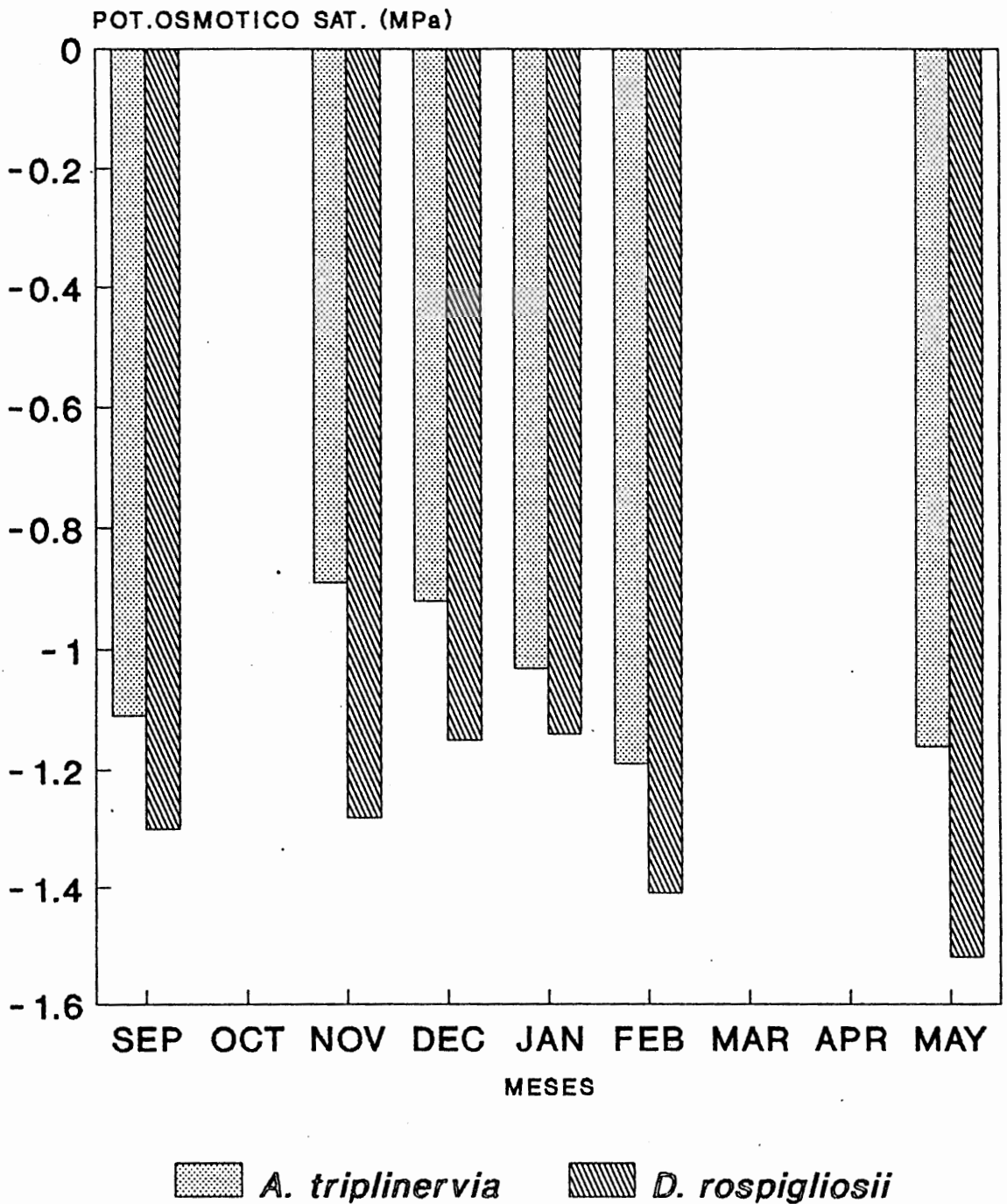


Figura 9. Variación del potencial osmótico de saturación en distintas épocas del año, para las especies *A. triplinervia* y *D. rospigliosii*.

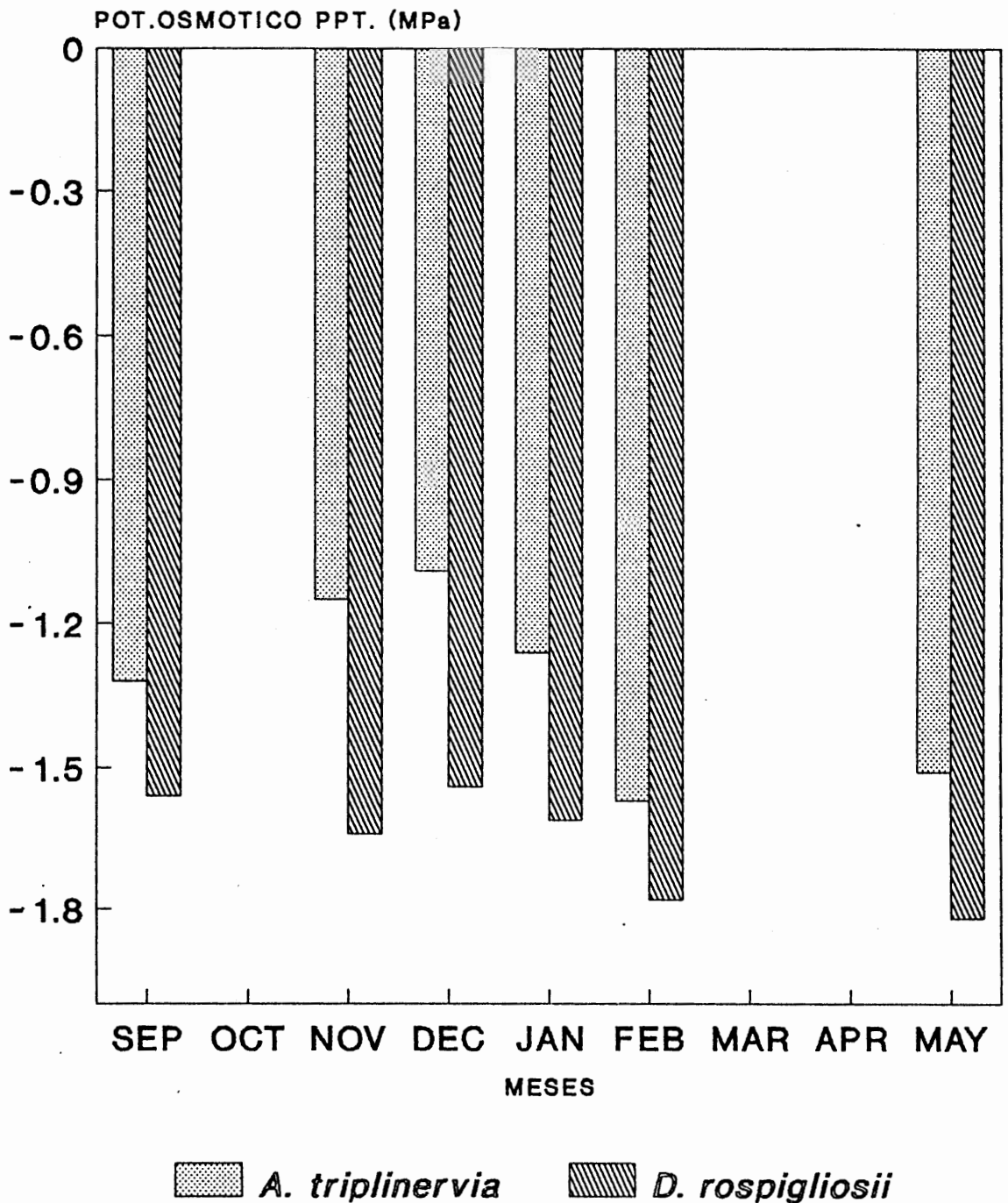


Figura 10. Variación estacional del potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor en distintas épocas del año, para las especies *A. triplinervia* y *D. rospigliosii* respectivamente.

Tabla 2. Variación mensual del potencial hidrico foliar máximo (PHf max) y mínimo (PHf min) para las dos especies estudiadas.

MESES	A. triplinervia		D. rospigliosii	
	PHf max (MPa)	PHf min (MPa)	PHf max (MPa)	PHf min (MPa)
Septiembre	0.15	0.43	0.30	0.67
Noviembre	0.17	0.38	0.24	0.58
Diciembre		0.61		1.05
Enero	0.17	0.40	0.23	0.60
Febrero		0.68		1.01
Abril		0.47		0.26
Mayo	0.18	0.38	0.15	0.37
Media anual	0.17	0.48	0.23	0.65
± ES	± 0.01	± 0.05	± 0.04	± 0.12

Tabla 3. Variación estacional del potencial hidrico foliar máximo (PHf max) y mínimo (PHf min) para las dos especies estudiadas. Los valores son medias ± Error Standard (n=7)

ESTACION	ESPECIE	PHf max (MPa)	PHf min (MPa)
Lluviosa	A. triplinervia	0.17 ± 0.01	0.42 ± 0.03
	D. rospigliosii	0.23 ± 0.05	0.53 ± 0.11
Seca	A. triplinervia	0.17 ± 0.00	0.56 ± 0.10
	D. rospigliosii	0.23 ± 0.00	0.89 ± 0.18

Tabla 4. Variación mensual de los parámetros obtenidos de las curvas de presión - volumen en las dos especies estudiadas. Potencial osmótico de saturación (POs) y Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (POpt)

ESPECIES	MESES	POs (MPa)	POpt (MPa)	POs-POpt (MPa)	% AGUA°	% CRH°
A. triplinervia	Septiembre	-1.11	-1.32	0.21	18.09	85.93
	Noviembre	-0.89	-1.15	0.26	24.78	81.68
	Diciembre	-0.92	-1.09	0.17	18.44	82.84
	Enero	-1.03	-1.26	0.24	20.71	87.20
	Febrero	-1.19	-1.57	0.38	25.42	78.49
	Mayo	-1.16	-1.51	0.35	24.96	80.05
	Media anual	-1.05	-1.32	0.27	22.07	82.70
	± ES	± 0.06	± 0.09	± 0.04	± 1.52	± 1.50
D. rospigliosii	Septiembre	-1.30	-1.56	0.26	16.64	89.80
	Noviembre	-1.28	-1.64	0.35	25.44	78.79
	Diciembre	-1.15	-1.54	0.39	23.83	78.55
	Enero	-1.14	-1.61	0.49	30.72	80.31
	Febrero	-1.41	-1.78	0.37	19.01	89.72
	Mayo	-1.52	-1.82	0.31	13.39	87.44
	Media anual	-1.30	-1.66	0.36	21.51	84.10
	± ES	± 0.07	± 0.05	± 0.03	± 2.84	± 2.44

Tabla 5. Variación estacional de los parámetros obtenidos de las curvas presión - volumen en las dos especies estudiadas, los valores son medias ± error standard. Potencial osmótico de saturación (POs) y Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (POpt).

ESTACION	ESPECIE	POs (MPa)	POpt (MPa)	POs-POpt (MPa)	% AGUA°	% CRH°
Lluviosa	A. triplinervia	1.07	1.32	0.25	21.20	83.73
		± 0.07	± 0.09	± 0.05	± 2.79	± 2.48
	D. rospigliosii	1.35	1.65	0.29	18.03	86.46
		± 0.09	± 0.10	± 0.02	± 3.10	± 3.18
Seca	A. triplinervia	1.05	1.31	0.26	21.90	83.39
		± 0.10	± 0.17	± 0.08	± 2.96	± 2.52
	D. rospigliosii	1.23	1.64	0.42	24.52	82.86
		± 0.11	± 0.09	± 0.05	± 4.16	± 4.25

Tabla 6. Promedios de radiación global y fotosintéticamente activa correspondientes a once cursos diarios realizados a lo largo del año. Los valores son medias  $\pm$  error standard.

SITIO	RFA promedio ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Total diario ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{d}$ )	( $\text{W}/\text{m}^2$ )	% Irrradiación total a campo abierto
Campo abierto	1561.0 $\pm$ 77.2	67.44	723.33	100
Claro (100 m <sup>2</sup> )	93.0 $\pm$ 11.1	4.02	54.21 $\pm$ 8.59	7
Piso del bosque	26.0 $\pm$ 3.6	1.12	16.05 $\pm$ 2.42	2

correspondientes a once cursos diarios realizados a lo largo del año.

El total de radiación global (400 - 1100 nm) a campo abierto (pleno sol), correspondiente a un día completamente despejado de la estación seca (enero 1991) fue de  $723.33 \text{ W/m}^2$ , y la RFA (400 - 700 nm) alcanzó en promedio  $1561 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $67.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ; rango  $34.6 - 82.8 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ).

En el claro ( $100 \text{ m}^2$ ), el promedio de radiación global fue de  $54.21 \text{ W/m}^2$  (rango  $27.58 - 103.05 \text{ W/m}^2$ ) lo cual representa un 7.55% de la irradiación solar total a campo abierto. La RFA promedio fue de  $93.0 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $4.02 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ; 6.00% de la irradiación solar total), siendo 3.5 veces mayor que el promedio de radiación global y RFA registrado en la sombra, el cual fue de  $16.05 \text{ W/m}^2$  (rango  $1.17 - 3.83 \text{ W/m}^2$ ) y  $26.00 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $1.12 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), que corresponden a 2.22% y 1.7% de la radiación global y fotosintéticamente activa medida a campo abierto.

El patrón diario de RFA en un día despejado de la estación lluviosa (sept. 1989), correspondiente a cada habitat (claro y piso del bosque) se ilustra en la figura 11.

En el claro el promedio diario de RFA fue de  $169.67 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , alcanzando un máximo de  $688 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en las horas del medio día (12:00 - 13:00). En la sombra del piso del bosque se midieron valores muy bajos de RFA con un promedio de  $11.88 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , registrándose un valor máximo de  $25 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  también al medio día.

Las diferencias en los ambientes de luz entre éstos dos

habitats (claro y piso del bosque), se pueden apreciar aún más en el histograma de distribución de frecuencias de los promedios de RFA, correspondientes a 175 mediciones puntuales realizadas en diferentes épocas de año (fig. 12).

En el claro el mayor porcentaje de mediciones (32.0%), se encontró en el intervalo de 25 a 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y solo el 18.8% excedió los 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Apenas un 4.6% estuvo entre 0 - 10  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que en la sombra del piso del bosque más de la mitad de las mediciones (53.0%) estuvieron en éste rango y aproximadamente el 81.2% se registró entre 0 y 25  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Si se asume que valores por encima de 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  son debidos a flecos de luz (Chazdon, 1988), solo el 12.5% de las mediciones estuvieron por encima de éste valor y sin embargo contribuyen en promedio en un 58% del total diario de RFA registrado en los diferentes días de medición, encontrándose que escasamente un 6% de las mediciones están por encima de intensidades de luz saturante para la fotosíntesis (100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Resultados parecidos a éste son reportados para bosques lluviosos tropicales y de zonas templadas (Chazdon y Fetcher, 1984a; Canham et al, 1990).

Tasas bajas de fotosíntesis se registraron en ambas especies, e incluso en algunos periodos del día se midieron tasas negativas de asimilación, lo cual está relacionado con los bajos niveles de radiación (RFA) que se reciben tanto en el claro (6.0% de la irradiación total) como en la sombra del piso del bosque (2.0% de la irradiación total). En ambas especies la fotosíntesis marcha paralelamente con la RFA a lo largo del día, alcanzando *A. triplinervia* en las dos épocas del año tasas

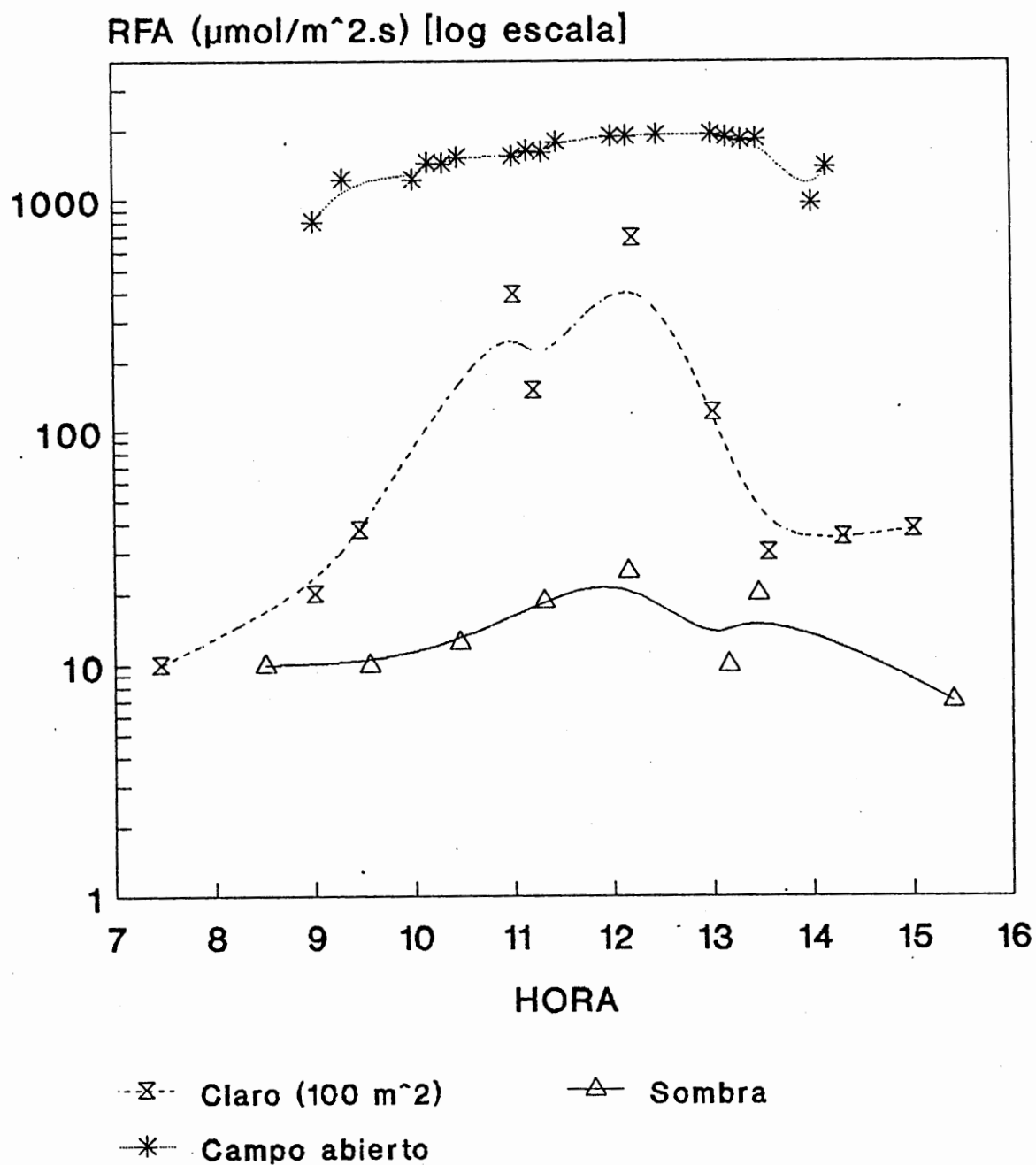


Figura 11. Patrón diario de radiación fotosintéticamente activa (RFA), correspondiente a un día despejado de la estación lluviosa (29 septiembre 1990), en un sitio a campo abierto, en un claro de 100 m<sup>2</sup> y en la sombra del piso del bosque.

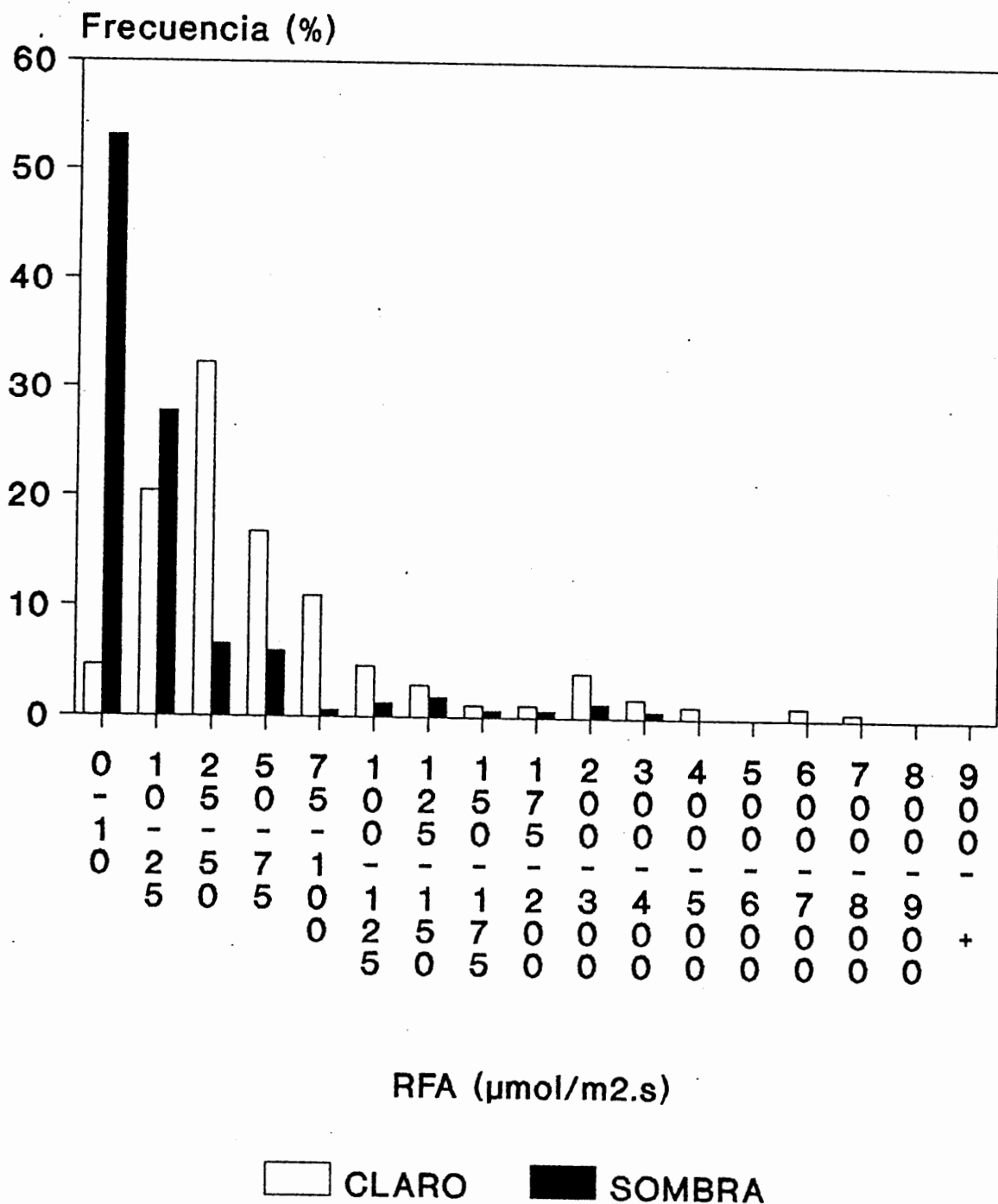


Figura 12. Distribuciones de frecuencia de radiación fotosintéticamente activa (RFA) para un claro de  $100 \text{ m}^2$  y la sombra del piso del bosque. Datos correspondientes a 10 cursos de mediciones puntuales realizados en diferentes épocas del año.

máximas promedio mayores (A max.  $1.47 - 3.01 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que *D. rospigliosii* (A max.  $0.67 - 1.13 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

En la figura 13, se ilustra la relación entre las tasas de fotosíntesis y la RFA correspondiente a seis cursos diarios de medición en el campo, realizados tanto en la estación lluviosa y seca, en plántulas de ambas especies crecidas en su ambiente natural de luz y en individuos transplantados. *A. triplinervia* en el claro alcanza tasas máximas de fotosíntesis entre 2 y 3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , llegando a la saturación lumínica alrededor de 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  de RFA. *D. rospigliosii* en la sombra tiene tasas máximas de fotosíntesis alrededor de 1  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , con un punto de saturación de luz alrededor de 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Se observa que hay muchos puntos que indican tasas de asimilación negativas, lo cual es un reflejo de los bajos niveles de RFA que se registran en el piso del bosque, muchas veces por debajo del punto de compensación de luz para ésta especie.

Para los dos periodos de pluviosidad, se puede apreciar en los cursos diarios (figs. 2 y 3) que el patrón de fotosíntesis no coincide con el de conductancia estomática a lo largo del día en ninguna de las dos especies, alcanzándose las tasas máximas de asimilación en los periodos donde se registraron los valores mayores de RFA (generalmente al medio día), que coinciden con el periodo del día de mayor demanda evaporativa, en donde se presenta un cierre estomático parcial, sobre todo en *D. rospigliosii*, disminuyéndose así las pérdidas de agua por transpiración.

Esta falta de acoplamiento entre ambas variables (A y Gs),

se puede apreciar en las figura 14 donde se ilustran los diagramas de dispersión de A vs Gs, correspondientes a seis cursos diarios realizados en los dos periodos de pluviosidad, observándose que aparentemente no existe una relación definida entre ambas variables. Sin embargo al graficar ésta relación para cursos diarios de medición separadamente, se encuentra que hay una tendencia a la linealidad entre la A y Gs en *A. triplinervia*, como lo indican los diagramas de dispersión para el curso realizado el día 13-09-90 (fig. 15). Una alta correlación entre A vs Gs estaría en concordancia con la hipótesis concerniente a la optimización de la asimilación de CO<sub>2</sub> con respecto a la transpiración, resultando así una cierta constancia en la eficiencia de uso de agua y en la relación CO<sub>2</sub>int./CO<sub>2</sub>ext. (Cowan y Farquar, 1977 citados en Farquhar y Sharkey, 1982; Wong et al, 1979).

Altas tasas de transpiración y baja asimilación de CO<sub>2</sub> de *D. rospigliosii* en la sombra, determinan que ésta especie tenga una eficiencia de uso de agua (A/E) promedio muy baja, alrededor de 0.2 mmol CO<sub>2</sub>/mol H<sub>2</sub>O, lo cual es un indicativo de los bajos niveles de radiación y de la buena disponibilidad hídrica que caracteriza el habitat del piso del bosque. En el caso de *A. triplinervia* en el claro, que mantiene tasas de transpiración más bajas y constantes durante el día (39% menores) y tasas fotosintéticas más altas (64% mayores) que *D. rospigliosii*, la eficiencia de uso de agua es mayor, alcanzando en promedio 0.9 mmol CO<sub>2</sub>/mol H<sub>2</sub>O. No se observaron diferencias en los valores de la A/E entre el curso realizado en la época lluviosa (29 sept. 1989) y en la época seca (17 ene. 1991).

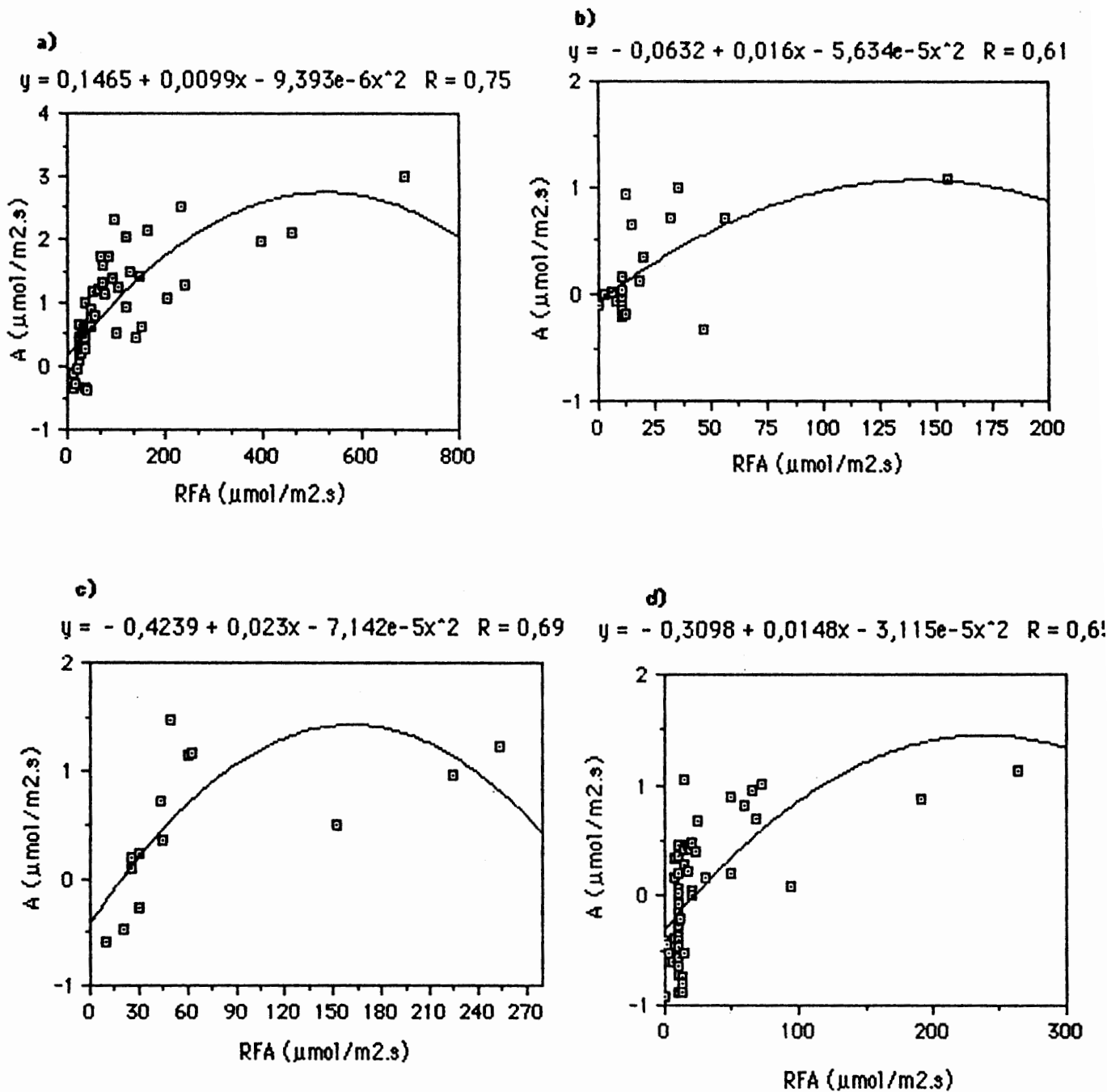


Figura 13. Relación entre la tasa de fotosíntesis (A) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) para *A. triplinervia* en (a) claro y (b) sombra, y para *D. rospigliosii* en (c) claro y (d) sombra. Datos correspondientes a 6 cursos realizados en distintas épocas del año.

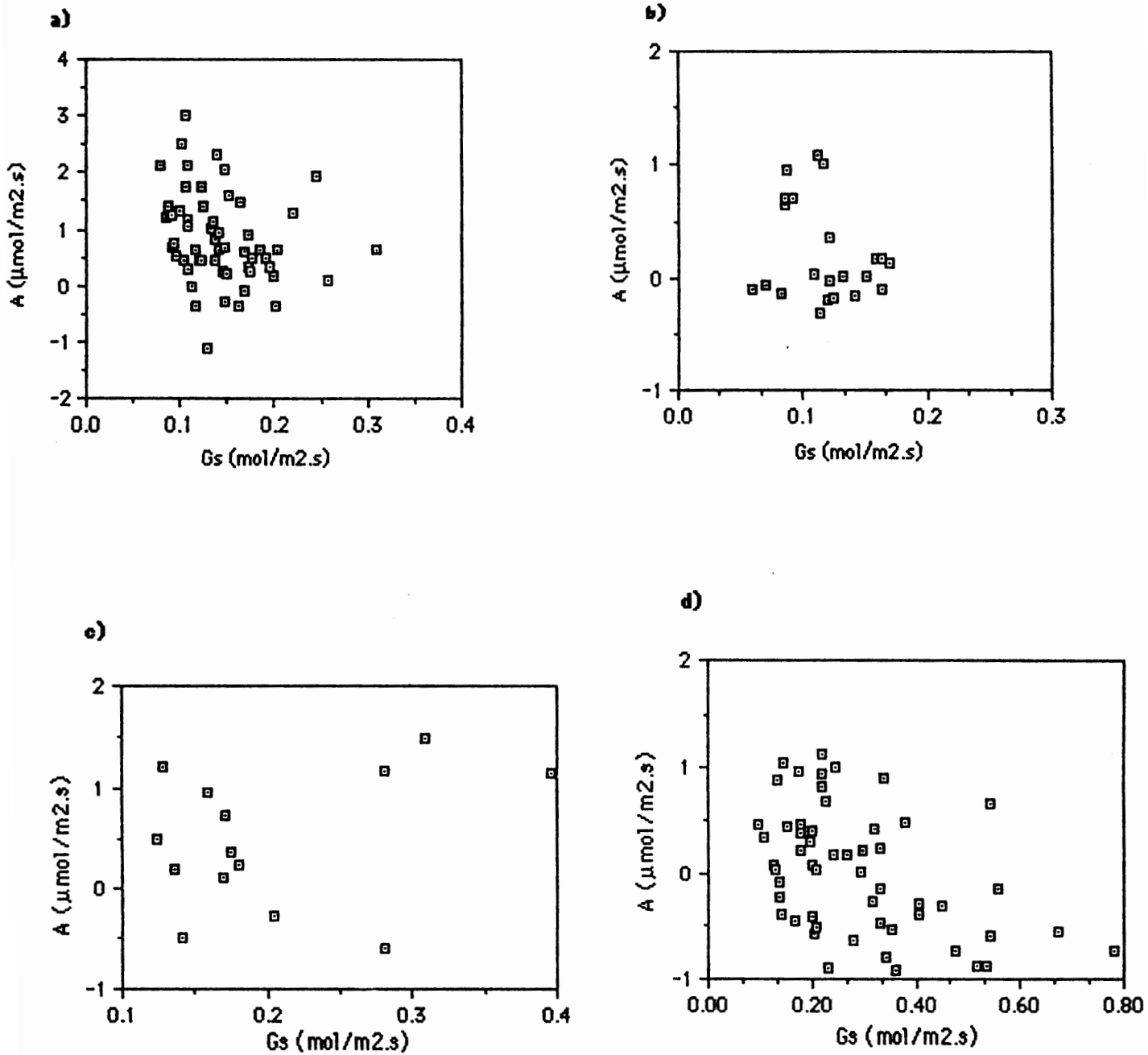


Figura 14. Diagramas de dispersión entre la tasa de fotosíntesis (A) y la conductancia estomática (Gs) para *A. triplinervia* en (a) claro y (b) sombra, y para *D. rospigliosii* en (c) claro y (d) sombra. Datos correspondientes a 10 cursos diarios realizados en distintas épocas del año.

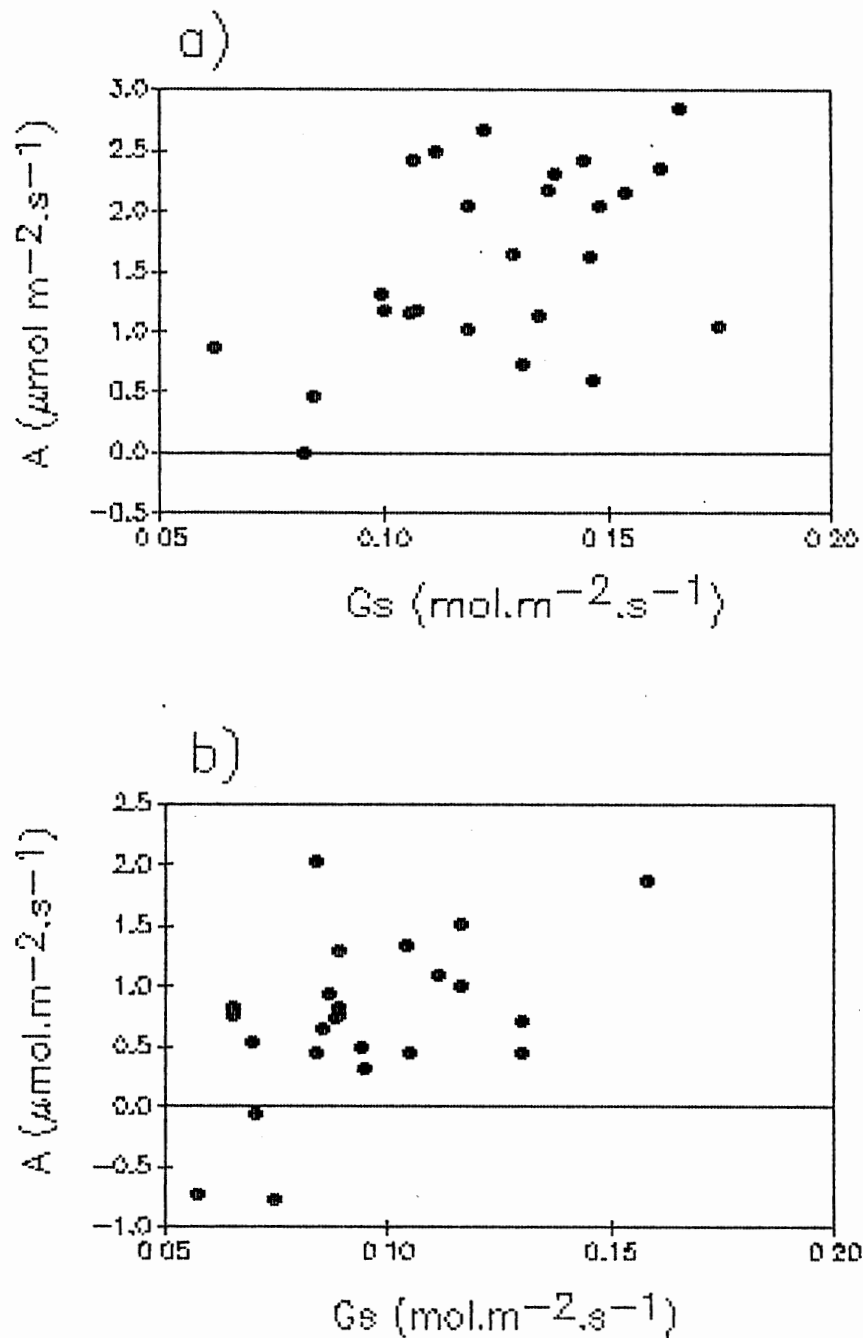


Figura 15.1 Diagramas de dispersión entre la tasa de fotosíntesis ( $A$ ) y la conductancia estomática ( $G_s$ ) para *A. triplinervia* en (a) claro y (b) sombra. Datos correspondientes a un curso realizado durante la estación lluviosa (13 septiembre 1990).

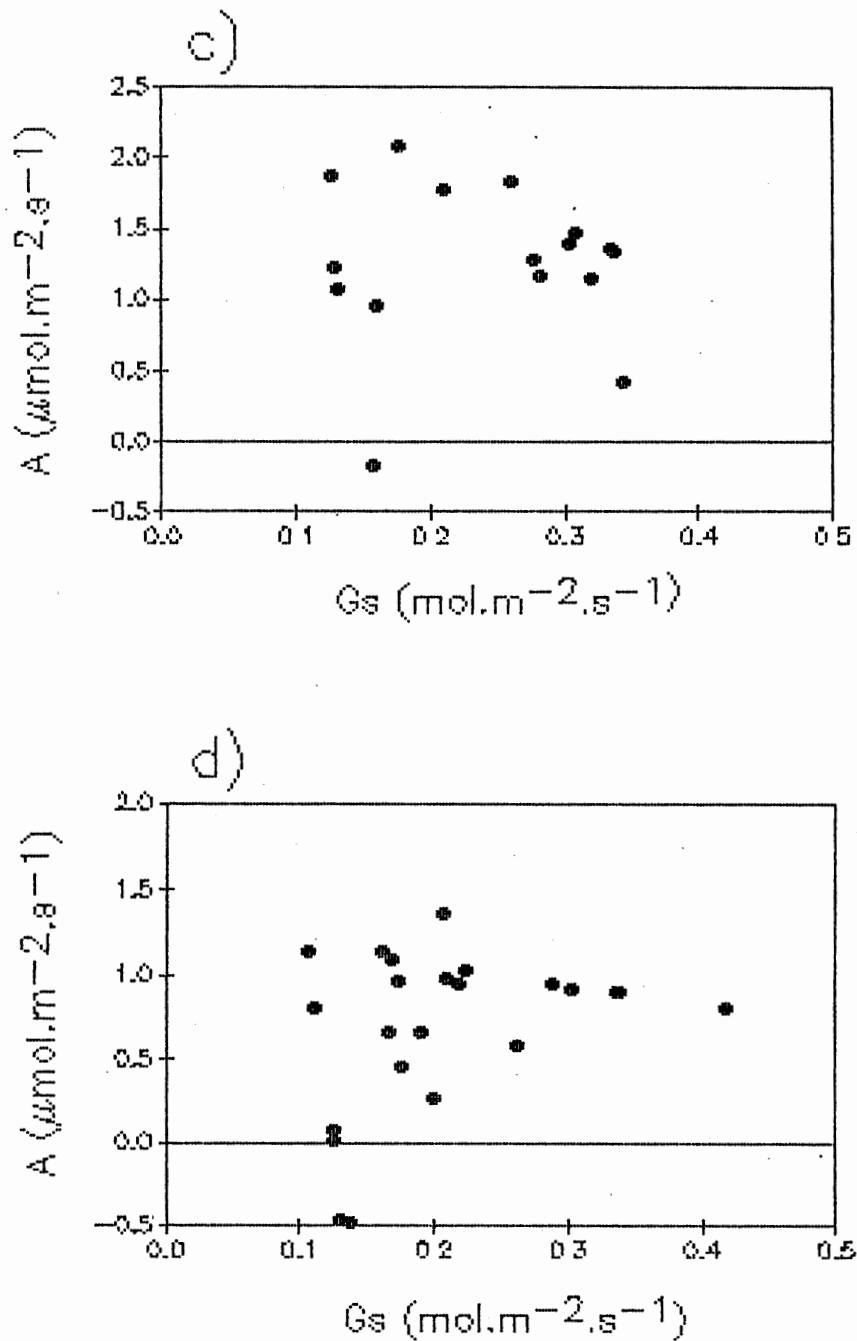


Figura 15.2 Diagramas de dispersión entre la tasa de fotosíntesis (A) y la conductancia estomática (Gs) para *D. rospigliosii* en (c) claro y (d) sombra. Datos correspondientes a un curso realizado durante la estación lluviosa (13 septiembre 1990).

### 3.1.2 Cursos diarios de variables microclimáticas y respuestas de las plantas en individuos transplantados.

Las variaciones diurnas promedio de la temperatura foliar, déficit de presión de vapor hoja - aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), potencial hídrico foliar (PHf), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y eficiencia de uso de agua (EUA), se presentan en las figuras 16, 17 y tabla 1, para individuos transplantados de *A. triplinervia* y *D. rospigliosii* en sus ambientes naturales de luz (claro y piso del bosque) y en condiciones contrastantes de luminosidad (*A. triplinervia* en sombra y *D. rospigliosii* en claro), correspondiendo ambos cursos a la época lluviosa (13 de septiembre y 09 de noviembre de 1990).

La temperatura foliar y el DPV máximo en *A. triplinervia* tanto en el claro como en la sombra se alcanzan hacia las horas del medio día (11:00 - 13:00) en los dos cursos. El DPV en el claro fue en promedio 0.1 KPa mayor que en la sombra, registrándose valores máximos de 0.4 KPa en los dos ambientes.

En el claro la conductancia estomática y transpiración fueron mayores (Gs prom.  $0.125 - 0.113 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; E prom.  $1.43 - 1.49 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), que en la sombra (Gs prom.  $0.094 - 0.098 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; E prom.  $0.90 - 0.97 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), tendencia que se mantiene en los diferentes cursos realizados a lo largo del año (fig.4), lo cual refleja el carácter de ésta especie como planta de sol. Además, una mayor conductancia estomática en el claro estaría relacionada con una mayor frecuencia de estomas en

las hojas desarrolladas en éste ambiente (132 estomas/mm<sup>2</sup>) en comparación con las de sombra (127 estomas/mm<sup>2</sup>). Björkman et al, 1972 citado en Boardman, 1977, reporta que hojas crecidas en el sol de *Atriplex patula* muestran un incremento de tres veces en la conductancia estomática sobre las hojas crecidas a bajas intensidades de luz y que además el aumento en la frecuencia de estomas y por lo tanto del área máxima estomática del poro por unidad de área foliar, esta correlacionado con la conductancia estomática máxima.

Con respecto a *D. rospigliosii*, el DPV promedio fue un poco mayor en el claro, registrándose un promedio de 0.2 KPa para las dos ambientes de luz, con valores máximos de 0.4 KPa. hacia las horas del medio día (11:00 - 13:00). Normalmente la temperatura foliar es ligeramente inferior a la temperatura del aire y rara vez excede a ésta última, incluso durante breves exposiciones a flecos de luz. Aunque en *D. rospigliosii* existe un aumento significativo (tabla 7) en la frecuencia de estomas de las plantas desarrolladas en el claro, lo cual conllevaría a elevar la conductancia estomática, se observa que ésta especie presenta valores de conductancia y tasas de transpiración mayores en la sombra en comparación con el claro, como se puede apreciar en el gráfico de variaciones estacionales (fig. 4). Dado que en el claro los valores de DPV son ligeramente superiores que en la sombra, la tendencia de mantener una menor conductancia estomática en ambientes expuestos estaría relacionado con el tipo de control estomático que presenta *D. rospigliosii*, donde se observa que los mecanismos de cierre y apertura estomática

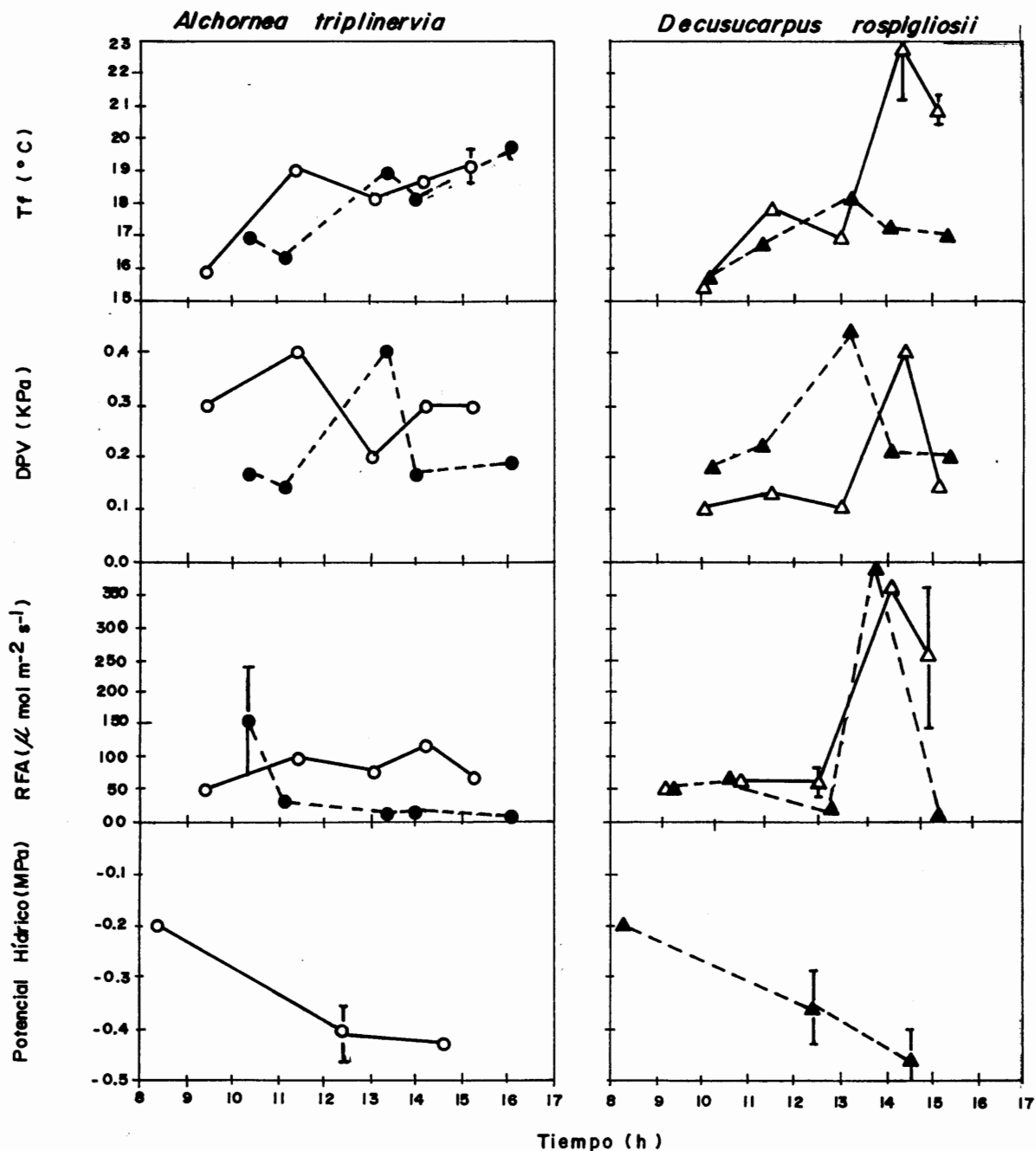


Figura 16.1 Curso diario de temperatura foliar ( $T_f$ ), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), y potencial hídrico foliar realizado durante un mes de la estación lluviosa (13 Septiembre 1990), para *A. triplinervia*: en un claro (○) y en la sombra (●); y *D. rospigliosii*: en un claro (△) y en la sombra (▲). Las barras verticales son los errores standard ( $n=4$ ).

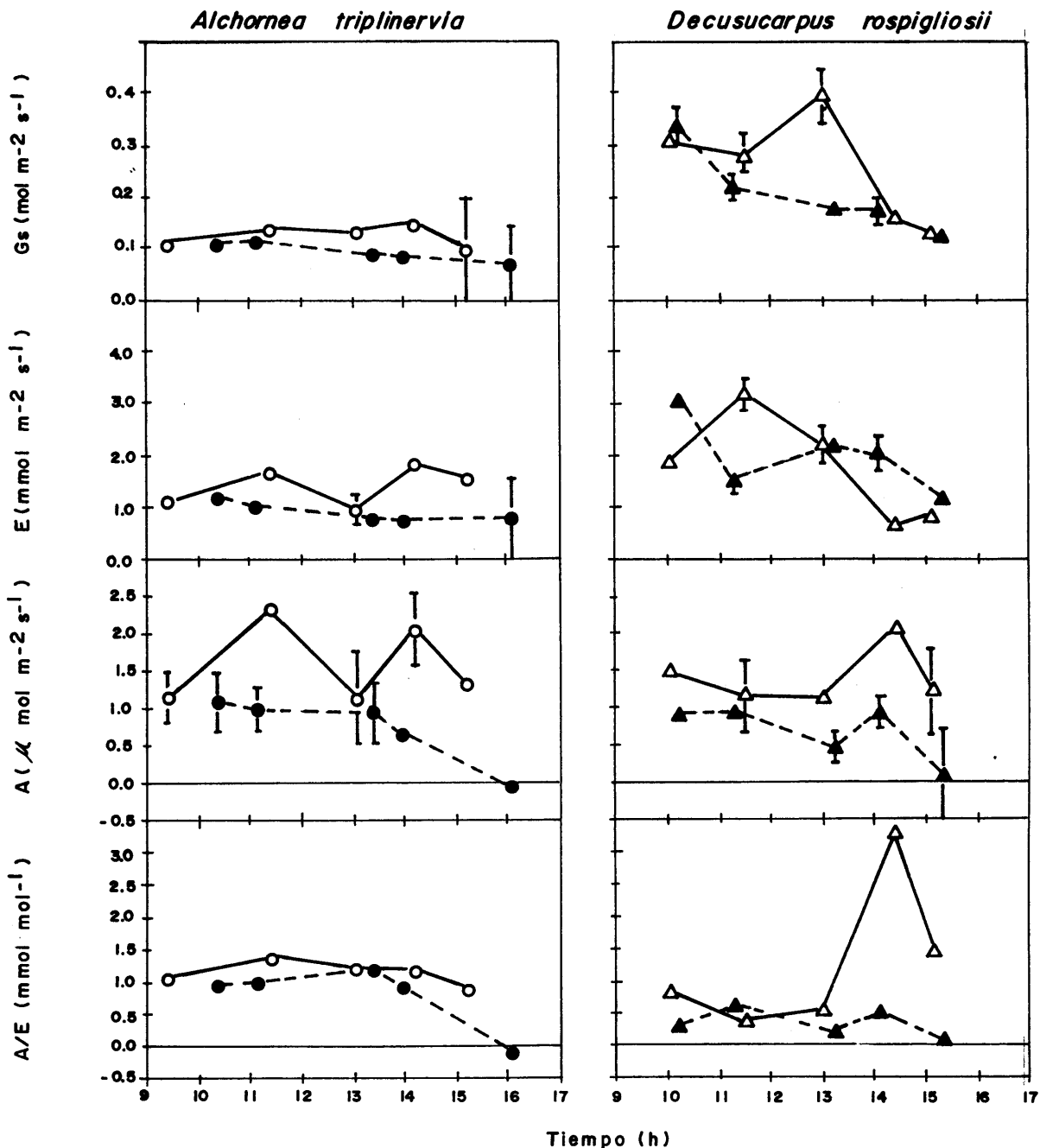


Figura 16.2 Curso diario de conductancia estomática ( $G_s$ ), tasa de transpiración ( $E$ ), asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ) y eficiencia de uso de agua ( $A/E$ ), realizado durante un mes de la estación lluviosa (13 Septiembre 1990), para *A. triplinervia*: en un claro ( $\circ$ ) y en la sombra ( $\bullet$ ); y *D. rospigliosii*: en un claro ( $\Delta$ ) y en la sombra ( $\blacktriangle$ ). Las barras verticales son los errores standard ( $n=4$ ).

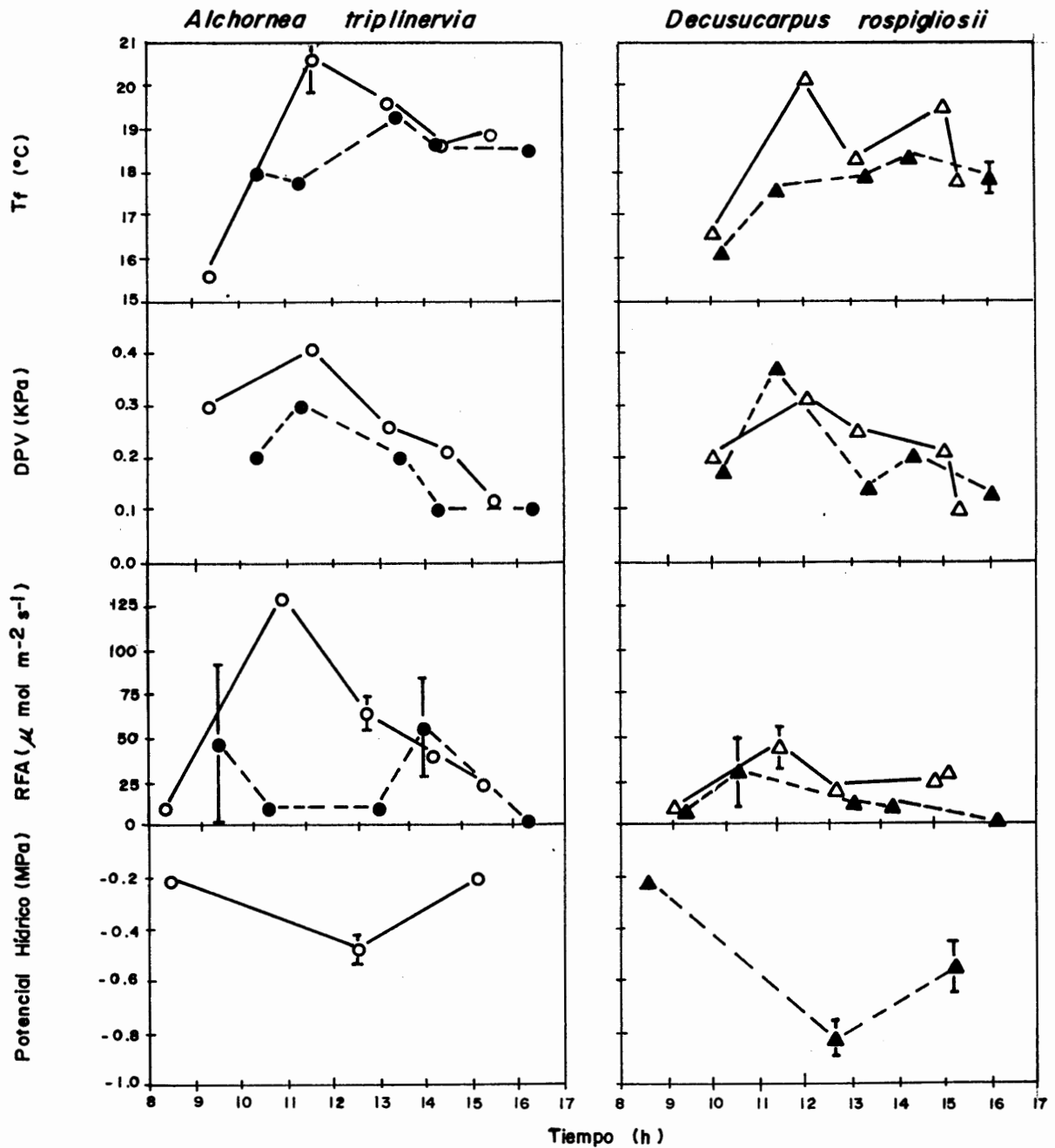


Figura 17.1 Curso diario de temperatura foliar ( $T_f$ ), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA) y potencial hídrico foliar, realizado durante un mes de la estación lluviosa (09 Noviembre 1990), para *A. triplinervia*: en un claro (○) y en la sombra (●); y *D. rospigliosii*: en un claro (△) y en la sombra (▲). Las barras verticales son los errores standard ( $n=4$ ).

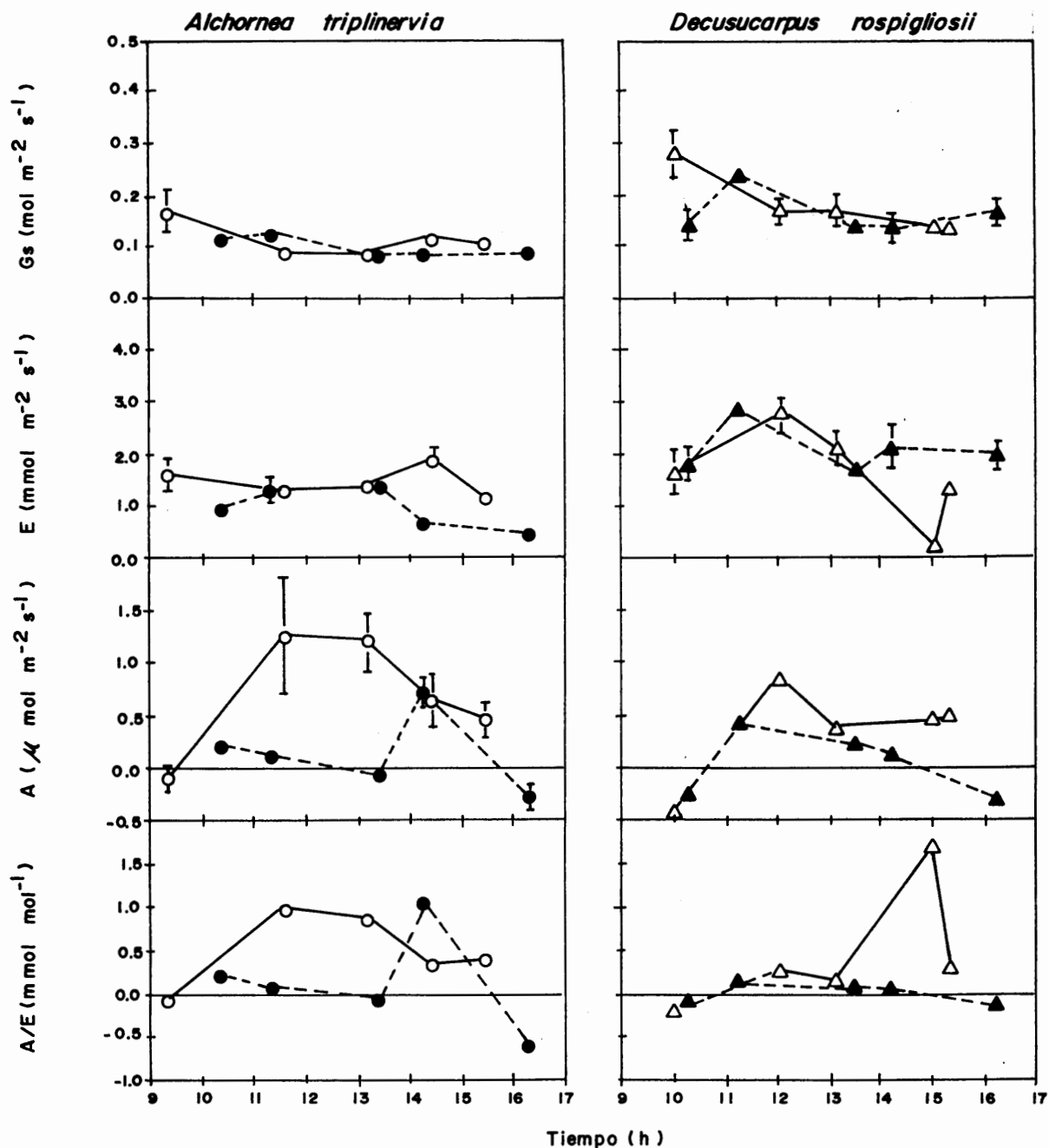


Figura 17.2 Curso diario de conductancia estomática (Gs), tasa de transpiración (E), asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y eficiencia de uso de agua (A/E), realizado durante un mes de la estación lluviosa (09 Noviembre 1990), para *A. triplinervia*: en un claro (○) y en la sombra (●); y *D. rospigiosii*: en un claro (△) y en la sombra (▲). Las barras verticales son los errores standard (n= 4).

Tabla 7. Características anatómicas de las hojas de individuos juveniles de *A. triplinervia* y *D. rospigliosii*, crecidos en la sombra del piso del bosque y en un claro (100 m<sup>2</sup>), en el bosque nublado de San Eusebio. Valores son medias  $\pm$  Error Standard, (n = 10).

Especie/ tratamiento	Lamina ( $\mu$ m)	Parénq. Empaliz. ( $\mu$ m)	Parénq. Esponj. ( $\mu$ m)	Epidermis		Relación Emp/Esp	No./m <sup>2</sup>	Estomas		Peso Foliar Específico (g/m <sup>2</sup> )
				superior ( $\mu$ m)	inferior ( $\mu$ m)			Largo ( $\mu$ m)	Ancho ( $\mu$ m)	
<i>A. triplinervia</i> "Claro"	160.25 *	52.86	72.07 *	20.81 *	16.38	0.74	132	33.07	21.68	44.11
	$\pm$ 2.33	$\pm$ 1.59	$\pm$ 2.00	$\pm$ 0.51	$\pm$ 0.42	$\pm$ 0.03	$\pm$ 0.23	$\pm$ 0.56	$\pm$ 0.51	$\pm$ 1.03
<i>A. triplinervia</i> "Sombra"	145.25	49.66	62.83	16.52	15.03	0.82	127	30.35	20.31	35.82
	$\pm$ 4.37	$\pm$ 1.92	$\pm$ 3.38	$\pm$ 0.87	$\pm$ 0.56	$\pm$ 0.07	$\pm$ 0.49	$\pm$ 1.16	$\pm$ 0.57	$\pm$ 1.55
<i>D. rospigliosii</i> "Claro"	263.10	52.94	197.35 *	14.40	12.70	0.27	134 *	32.91	22.59	76.48 *
	$\pm$ 13.98	$\pm$ 6.05	$\pm$ 6.05	$\pm$ 0.98	$\pm$ 0.44	$\pm$ 0.03	$\pm$ 0.26	$\pm$ 0.78	$\pm$ 0.73	$\pm$ 2.74
<i>D. rospigliosii</i> "Sombra"	240.61	45.01	173.18	13.51	13.42	0.26	117	33.23	23.32	69.29
	$\pm$ 5.37	$\pm$ 1.09	$\pm$ 4.42	$\pm$ 0.30	$\pm$ 0.40	$\pm$ 0.01	$\pm$ 0.20	$\pm$ 0.53	$\pm$ 0.49	$\pm$ 1.52
							adaxial	adaxial	adaxial	
							abaxial	abaxial	abaxial	
							115	33.69	23.62	
							$\pm$ 0.14	$\pm$ 0.53	$\pm$ 0.43	

Los asteriscos corresponden al análisis de varianza (ANOVA): \*  $P < 0.05$  entre tratamientos

responden sensiblemente a los cambios en la demanda evaporativa del ambiente (fig. 6).

Las tasas de fotosíntesis tanto de *A. triplinervia* como de *D. rospiglosii* son mayores en el claro (68% y 71% respectivamente) con respecto a los valores registrados en la sombra del piso del bosque, con valores máximos de 1.26 - 2.32  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en *A. triplinervia* y de 0.85 - 2.08  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en *D. rospiglosii*, siguiendo en los dos ambientes de luz un curso estrechamente paralelo a la RFA.

Ambas especies mantienen un balance positivo de carbono en la sombra, con tasas muy bajas de asimilación de  $\text{CO}_2$ , que en promedio para *A. triplinervia* fueron ligeramente superiores (0.13 - 0.72  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en comparación con *D. rospiglosii* (0.04 - 0.67  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), alcanzando la saturación lumínica alrededor de 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (figura 13 y tabla 1).

Las mayores tasas de fotosíntesis y menor conductancia estomática en *A. triplinervia*, dan como resultado una mayor eficiencia de uso de agua para los dos ambientes de luz (0.8 y 0.5  $\text{mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$  en claro y sombra respectivamente), en comparación con *D. rospiglosii* (0.5 y 0.2  $\text{mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$  en claro y sombra respectivamente).

Estas eficiencias de uso de agua son muy bajas, comparadas con las reportadas para especies  $\text{C}_4$  y  $\text{C}_3$  de hábitats sombreados de bosques montanos en Hawaii, las cuales presentan valores de 10.7 y 4.2  $\text{mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$  para *Euphorbia forbesii* y *Claoxylon sandwicense* respectivamente (Percy y Calkin, 1983), y parecidas a las bajas A/E reportadas para la parásita *Pthirusa marina* y sus hospederos *Coccoloba uvifera* y *Conocarpus erectus*,

ambas especies de manglar de las costas de Venezuela (Goldstein et al, 1989).

Al igual que en *D. rospigliosii* Oberbauer y Strain (1984), reportan una baja eficiencia intrínseca de uso de agua (A/Gs), en *Pentaclethra macroloba* la cual es una especie arbórea tolerante a la sombra, atribuyéndose éste comportamiento a su ocurrencia normalmente en sitios anegados. En brinzales crecidos en la sombra del piso del bosque de *Argyrodendron peralatum*, una especie arbórea de bosques lluviosos tropicales en Australia, se reportan tasas fotosintéticas máximas de  $4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  con tasas de transpiración de  $3.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , lo cual da una A/E de  $1.14 \text{ mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ , parecida a la encontrada en *A. triplinervia* (Doley et al, 1987).

### 3.1.3 Respuesta fotosintética bajo condiciones controladas en el laboratorio.

#### 3.1.3.1 Fotosíntesis vs Radiación.

Las respuestas fotosintéticas a la luz por unidad de área foliar, para plántulas de *A. triplinervia* y *D. rospigliosii* que crecieron bajo condiciones de claro (6% de la insolación total) y en la sombra del piso del bosque (2% de la insolación total), se muestran en la figura 18 y tabla 8.

Las mayores tasas de fotosíntesis fueron encontradas en los individuos de las dos especies que se desarrollaron en el claro, alcanzando valores muy similares (alrededor de  $4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), aunque en *A. triplinervia* fueron ligeramente más elevados, apreciándose diferencias significativas ( $P < 0.05$ ), entre ambas especies cuando se expresa la tasa fotosintética máxima ( $A_{\text{max}}$ ) por unidad de peso, lo cual es debido principalmente al mayor peso foliar específico de las hojas de *D. rospigliosii* (figura 19 y tabla 8).

La saturación lumínica en el claro se halló entre 200 y 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y en la sombra se presentó entre 100 y 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para ambas especies (tabla 8). Estas tasas fotosintéticas son similares a los valores reportados por otros autores para especies de bosques lluviosos tropicales (Mooney et al, 1984; Aylett, 1985; Mulkey, 1986; Medina, 1986; Oberbauer y Strain, 1986; Chazdon, 1986; Añez, 1987; Fetcher et al, 1987; Doley et al, 1987; Sims y Pearcy, 1989).

El punto de compensación de luz fue bajo para los individuos de las dos especies desarrollados en la sombra (*A.*

*triplinervia* entre 3 y 4  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y *D. rospiglosii* entre 1 y 2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). En el claro *D. rospiglosii* tuvo un punto de compensación mayor (entre 7 y 8  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que *A. triplinervia* (entre 6 y 7  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Estos bajos puntos de compensación en ambas especies concuerdan con los niveles de luz registrados en el piso del bosque, permitiéndoles mantener un nivel positivo de asimilación durante la mayor parte del día.

El rendimiento cuántico aparente (basado en la luz incidente), el cual es una medida de la eficiencia de la utilización de la luz en la fotosíntesis (mol de  $\text{CO}_2$  fijados por mol de fotones absorbidos por una hoja), es mayor en las plántulas de *A. triplinervia* (sombra: 0.075; claro: 0.060) que en *D. rospiglosii* (sombra: 0.043; claro: 0.057) (fig. 20). No hubo diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en éste parámetro entre los tratamientos de luz para ambas especies (tabla 8), lo cual es un indicativo de que no se presenta fotoinhibición en ninguna de las especies. Resultados similares son reportados en la literatura para ecotipos de sol y sombra de diferentes especies, llegándose a la conclusión de que el rendimiento cuántico es, esencialmente, el mismo en hojas sanas de plantas superiores, sin importar la especie y/o el régimen de luz, salvo excepciones como son: la exposición de plantas de sombra a niveles de luz excesivamente altos y plantas sujetas a estreses como son bajos potenciales hídricos foliares o bajas temperaturas (Björkman, 1981; Sims y Pearcy, 1989). Al igual que en *D. rospiglosii* donde se encontró que los individuos crecidos en el claro tienen un mayor rendimiento cuántico, en plántulas de cuatro especies

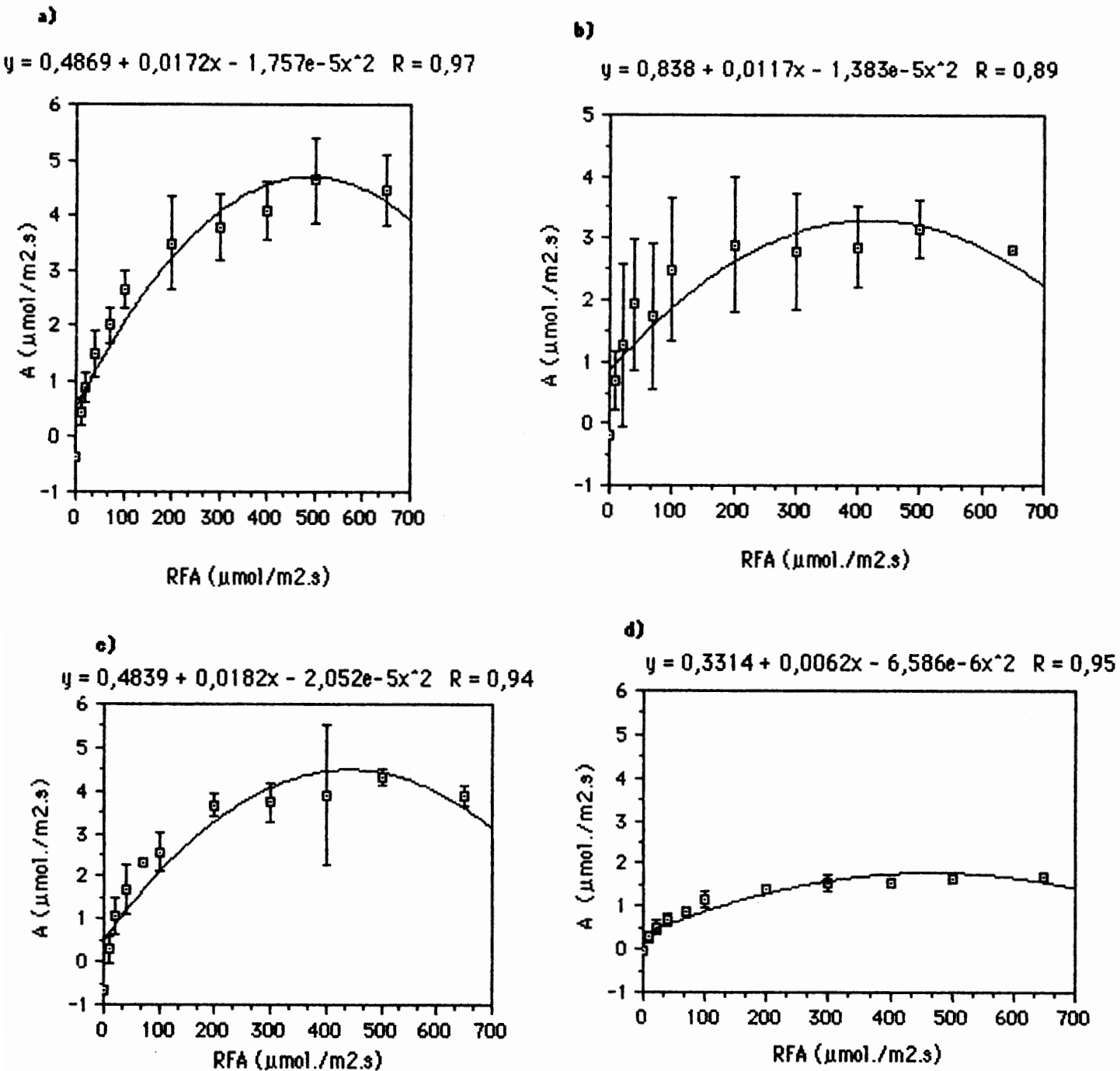


Figura 18. Relación entre la tasa fotosintética máxima (A) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) para *A. triplinervia* en (a) claro y (b) sombra, y para *D. rospigliosii* en (c) claro y (d) sombra. Datos correspondientes a mediciones realizadas bajo condiciones controladas en el laboratorio. Las barras verticales son los errores standard (n=4).

Tabla 8.- Características fotosintéticas de hojas completamente expandidas en individuos juveniles de *A. triplinervia* y *D. rospigliosii* crecidos en la sombra del piso del bosque y en un claro (100 m<sup>2</sup>) Medias  $\pm$  E. S. (n = 4)

TRATAMIENTO	<i>A. triplinervia</i>		<i>D. rospigliosii</i>	
Respiración Oscuridad (umol/m <sup>2</sup> ·s)				
Claro	-0.3429	$\pm$ 0.070	-0.6583	$\pm$ 0.09 *
sombra	-0.1820	$\pm$ 0.003	-0.0348	$\pm$ 0.03
Pto. Compensación de luz (umol/m <sup>2</sup> ·s)				
Claro	6.50	$\pm$ 1.09	7.50	$\pm$ 2.12 *
sombra	3.50	$\pm$ 2.12	1.67	$\pm$ 0.82
Rendimiento Cuántico (mol CO <sub>2</sub> /mol fotones)				
Claro	0.060	$\pm$ 0.02	0.057	$\pm$ 0.02
sombra	0.075	$\pm$ 0.06	0.043	$\pm$ 0.01
Tasa Fotosintética Máxima (umol/m <sup>2</sup> ·s)				
Claro	4.40	$\pm$ 0.64	4.01	$\pm$ 0.26 *
sombra	2.87	$\pm$ 0.63	1.57	$\pm$ 0.04
Tasa Fotosintética Máxima (nmol/g·s)				
Claro	99.76	$\pm$ 12.06 **	52.52	$\pm$ 8.18 * **
sombra	80.08	$\pm$ 17.53	23.01	$\pm$ 0.62
Tasa Fotosintética Máxima (umol/mol N·s)				
Claro	59.30	$\pm$ 7.17	56.74	$\pm$ 8.84 *
sombra	52.84	$\pm$ 13.68	27.13	$\pm$ 0.76
Contenido de Nitrógeno (mg/g)				
Claro	23.57	$\pm$ 0.80 * **	12.96	$\pm$ 0.39 **
sombra	21.25	$\pm$ 0.63	11.31	$\pm$ 0.41
Contenido de Clorofila (mg/g)				
Claro	9.20	$\pm$ 0.25	6.98	$\pm$ 0.40 *
sombra	8.31	$\pm$ 1.30	9.56	$\pm$ 0.33
Relación Clorofila/Nitrógeno				
Claro	0.39	$\pm$ 0.02 **	0.54	$\pm$ 0.03 * **
sombra	0.39	$\pm$ 0.07	0.85	$\pm$ 0.05
Relación Clorofila a/b				
Claro	3.10	$\pm$ 0.33	1.82	$\pm$ 0.16
sombra	2.59	$\pm$ 0.36	2.14	$\pm$ 0.17
Peso Foliar Especifico (g/m <sup>2</sup> )				
Claro	44.11	$\pm$ 1.03 * **	76.48	$\pm$ 2.74 * **
sombra	35.82	$\pm$ 1.55	68.15	$\pm$ 1.97

Los asteriscos corresponden al Análisis de Varianza (ANOVA):

\* P < 0.05 entre tratamientos

\*\* P < 0.05 entre especies

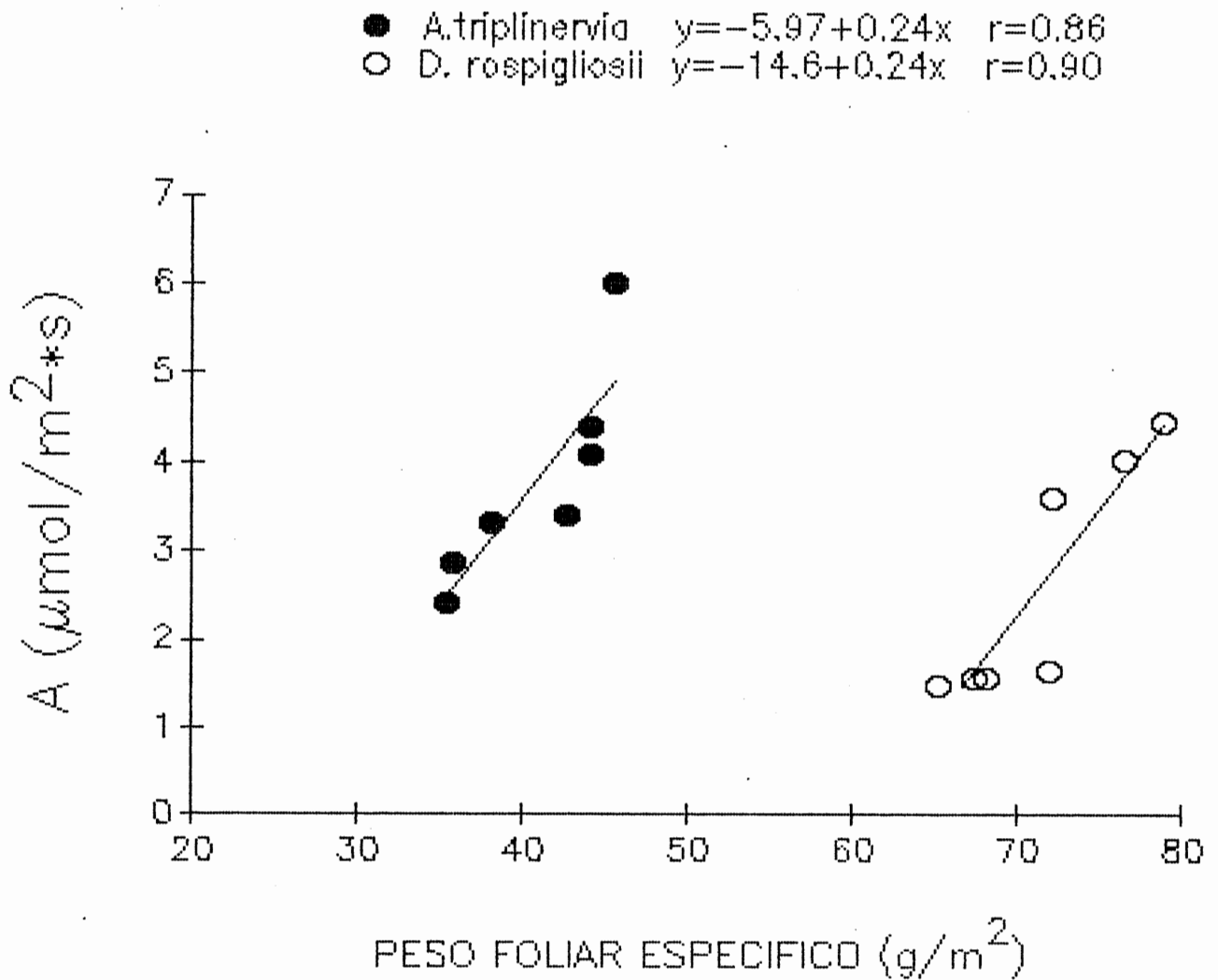
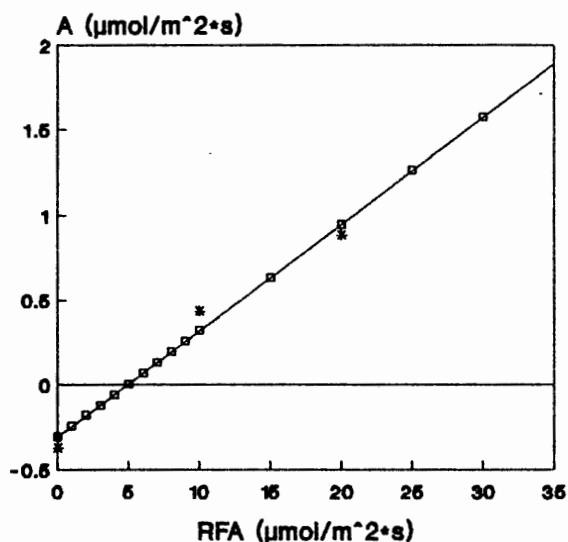


Figura 19. Relación entre la tasa fotosintética máxima (A) y el peso foliar específico para *A. triplinervia* y *D. rospigliosii*, en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra). Los valores de las ecuaciones de regresión y  $r$  están incluidos en la figura.

a)

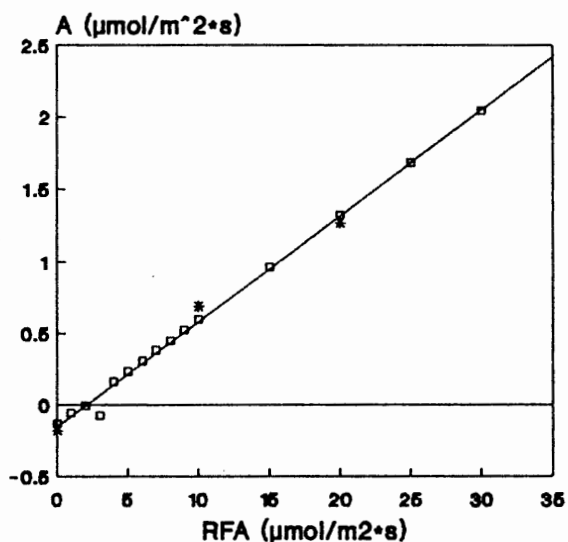


—□— REGRESION \* MEDICIONES

$$Y = -0.323 + 0.064 X$$

$$r = 0.986$$

b)

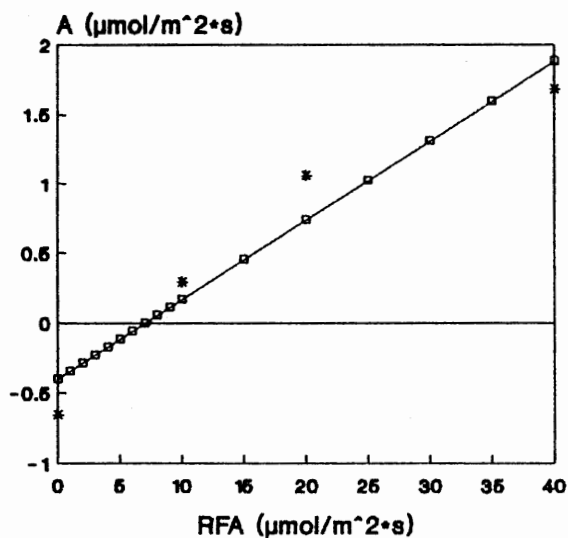


\* MEDICIONES —□— REGRESION

$$Y = -0.134 + 0.072 X$$

$$r = 0.993$$

c)

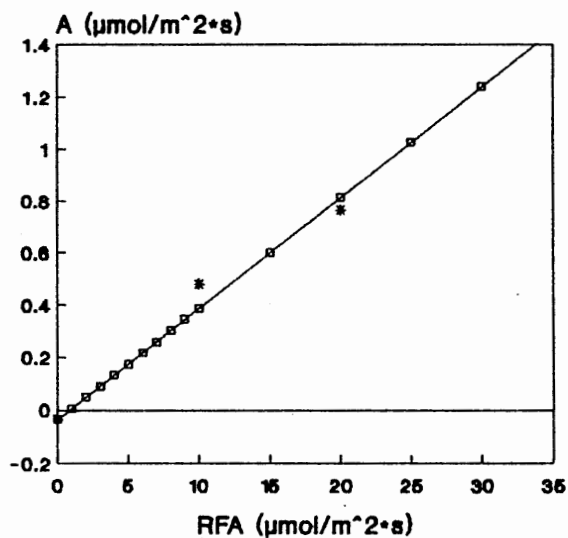


—□— REGRESION \* MEDICIONES

$$Y = -0.403 + 0.057 X$$

$$r = 0.963$$

d)



—□— REGRESION \* MEDICIONES

$$Y = -0.040 + 0.043 X$$

$$r = 0.982$$

Figura 20. Rendimiento cuántico aparente para (a) *A. triplinervia* en claro y (b) sombra, y para (c) *D. rospigliosii* en claro y (d) sombra.

arbóreas maderables tropicales de Africa, crecidas bajo varios regimenes de luminosidad se encontró que no existen evidencias que sugieran que el rendimiento cuántico fuese incrementado en plantas cultivadas en bajas intensidades de RFA ( $40 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), más por el contrario, el rendimiento cuántico en tres de las especies fue mayor en las plántulas cultivadas bajo alta RFA ( $1000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Kwesiga et al, 1986). Chow et al. (1988) citado en Sims y Pearcy (1989), encuentran también que el rendimiento cuántico es mayor en plantas de *Alocasia macrorrhiza* (especie del sotobosque) crecidas en altos niveles de luminosidad.

Sin embargo, en un estudio sobre la respuesta fotosintética de cinco especies arbóreas de bosques lluviosos tropicales, se encontró que las plantas que crecieron en pleno sol (100% de la irradiación solar), tuvieron un rendimiento cuántico menor que las plantas que crecieron en la sombra (6% de la irradiación solar), exhibiendo cuatro de éstas especies un potencial limitado de aclimatación a la luz (Langenheim et al, 1984). De igual modo para dos especies de palmas del sotobosque de un bosque lluvioso tropical en Costa Rica, se reporta que el rendimiento cuántico fue significativamente menor en el tratamiento de sombra parcial (25.5% de la irradiación solar) comparado con el tratamiento de sombra total (1.4% de la irradiación solar) (Chazdon, 1986). Para éste mismo bosque, mediciones de fluorescencia de la clorofila y rendimiento cuántico realizadas con el objeto de determinar el grado de fotoinhibición que pudieran presentar plántulas de especies arbóreas al exponerse a niveles altos de radiación, revelaron

que las plántulas crecidas en la sombra, al ser trasladadas a condiciones expuestas (40% de la irradiación solar), presentaron diversos grados de fotoinhibición de acuerdo a la especie y tipo de hoja (Fernández y Fetcher, 1991).

Las tasas menores de respiración en la oscuridad se encontraron en plantas de ambas especies que crecieron en la sombra, cuyo valor para *A. triplinervia* fue de  $-0.1820 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y para *D. rospigliosii* de  $-0.0348 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Las plantas que crecieron en el claro presentaron las mayores tasas, siendo la de *D. rospigliosii* mayor ( $-0.6583 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que la de *A. triplinervia* ( $-0.3842 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

En ambas especies la tasa de respiración en la oscuridad por unidad de área foliar, mostraron tendencias linealmente decrecientes con respecto al peso foliar por unidad de área y a la cantidad de nitrógeno total por unidad de peso en el rango de disponibilidad de luz al que fueron expuestas las plántulas (claro y sombra) (figs. 21 y 22), lo cual podría estar asociado a la regulación de la respiración (principalmente determinada por la demanda de ATP requerida para la biosíntesis heterotrófica), y también en parte a la menor cantidad de maquinaria respiratoria y menores costos de mantenimiento de los individuos desarrollados en la sombra en comparación con los que crecieron en el claro (Björkman, 1981).

Contrariamente a lo esperado, la especie colonizadora de claros (*A. triplinervia*) aparentemente no fue capaz de ajustar sus tasas fotosintéticas máximas al ambiente de luz prevaleciente (diferencias no significativas ( $P < 0.05$ ) entre los

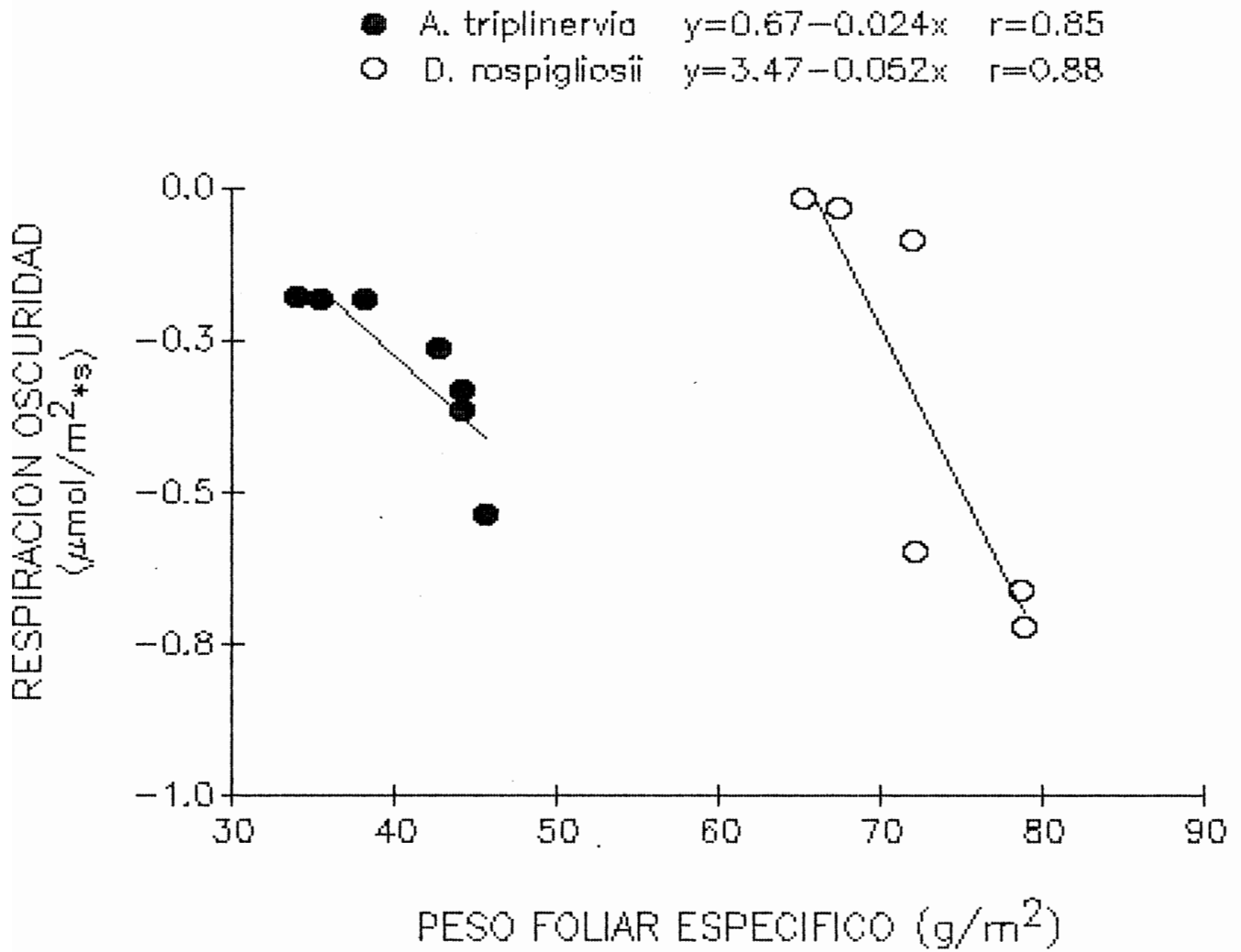


Figura 21. Relación entre la tasa de respiración en la oscuridad y el peso foliar específico para *A. triplinervia* y *D. rospigliosii* en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra). Los valores de las ecuaciones de regresión y  $r$  son incluidos en la figura.

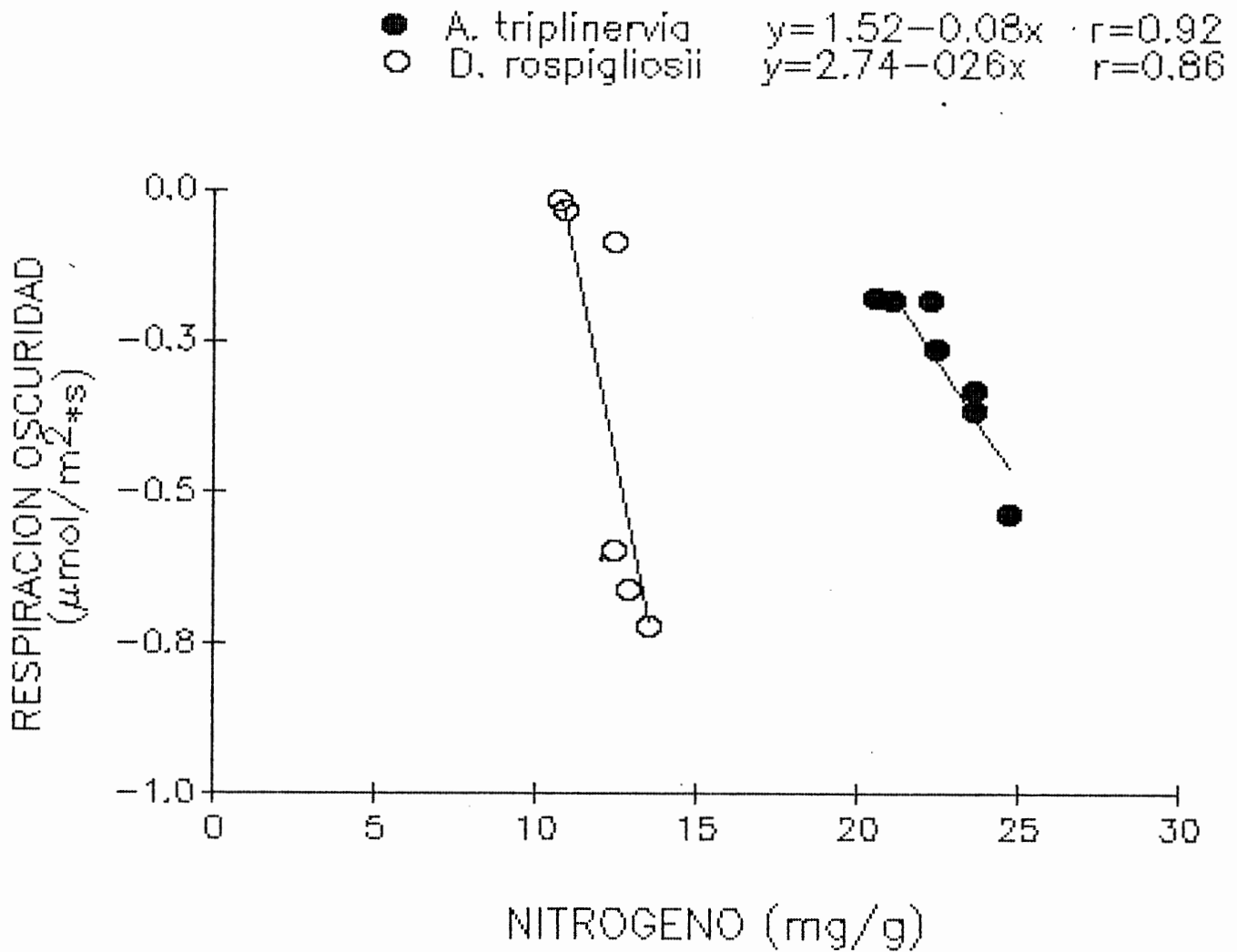


Figura 22. Relación entre la tasa de respiración en la oscuridad y el contenido de nitrógeno foliar para *A. triplinervia* y *D. rospigliosii*, en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra). Los valores de las ecuaciones de regresión y  $r$  son incluidos en la figura.

dos tratamientos de luz), no así *D. rospigliosii*, en donde se observa una clara diferenciación en sus respuestas de acuerdo al ambiente de luz en el cual se desarrollaron sus hojas. Patrones similares han sido reportados por Fetcher et al (1987), para especies de árboles de un bosque lluvioso tropical premontano en Costa Rica, llegando a la conclusión de que para algunas especies parece no haber ninguna relación entre el grado de tolerancia a la sombra y la capacidad de ajuste de las tasas fotosintéticas máximas.

#### 3.1.3.2 Fotosíntesis vs Temperatura.

El óptimo de temperatura para la fotosíntesis se encontró alrededor de 18°C tanto para *A. triplinervia* como para *D. rospigliosii*, valor que es por lo general muy cercano al promedio de temperatura del aire que experimentan ambas especies en sus ambientes de luz respectivos. Cabe destacar, que *D. rospigliosii* tiene un rango de óptimos más amplio que *A. triplinervia*, lo cual apoya parcialmente lo encontrado acerca de su mayor respuesta de aclimatación (fig. 23).

#### 3.1.3.3 Contenido de nitrógeno y clorofila foliar.

El contenido foliar de nitrógeno total por unidad de peso alcanzó valores más altos en las plántulas desarrolladas en el claro de ambas especies, siendo significativamente mayor ( $P < 0.05$ ) en *A. triplinervia* para los dos ambientes de luz respectivos (tabla 8 y figura 24). Un menor contenido de nitrógeno en hojas de sombra y en especies propias de ambientes no expuestos, se debe a que generalmente las plantas de sombra

tienen niveles mucho más bajos de RUBISCO que las plantas de sol, y se considera que el contenido más bajo de proteína soluble en las plantas de sombra, les confiere un ahorro importante que no afecta su tasa de fotosíntesis a bajas intensidades de luz, pero a su vez sugiere que es la causa por la cual las plantas obligadas de sombra no son capaces de tener tasas altas de fotosíntesis a luz saturante. De éste modo el ambiente de luz en el cual se desarrollan las hojas determina en parte su capacidad para utilizar altas intensidades de luz para la fotosíntesis, principalmente regulando la síntesis de RUBISCO, pero también a través de la síntesis de pigmentos en los cloroplastos.

Las plantas de sombra son conocidas por contener mayor cantidad de clorofilas (a + b) por unidad de peso seco que las hojas de plantas que crecen a plena exposición, lo cual está asociado con la capacidad de utilización de bajo flujo cuántico en los ambientes sombreados (Björkman, 1981 y Medina, 1986 a).

No hubo diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en las cantidades de clorofila por unidad de peso entre ambas especies, encontrándose que en *A. triplinervia* los valores en el claro fueron ligeramente superiores (9.20 mg/g) que en la sombra (8.31 mg/g), mientras que en *D. rospigliosii* la concentración de clorofila en la sombra (9.56 mg/g) fue significativamente superior ( $P < 0.05$ ) que en el claro (6.98 mg/g) (tabla 8). Al expresar las concentraciones de clorofila por unidad de área, las tendencias son similares pero con diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) tanto entre especies como entre tratamientos con

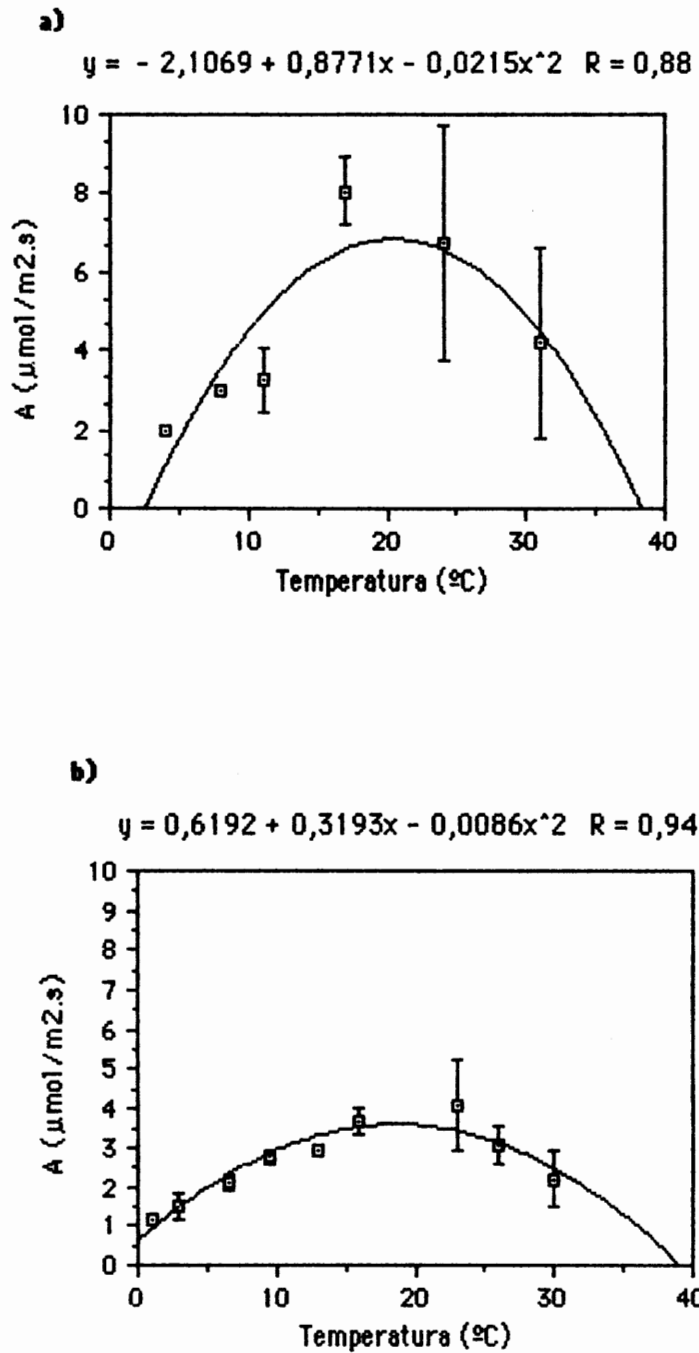


Figura 23. Respuesta de la fotosíntesis ( $A$ ) a la temperatura, para (a) *A. triplinervia* en claro y (b) *D. rospigliosii* en sombra. Datos correspondientes a mediciones realizadas bajo condiciones controladas en el laboratorio. Ajuste polinomial de segundo grado.  $RFA = 650 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \text{ s}^{-1}$ . Las barras verticales son los errores standard ( $n=4$ ).

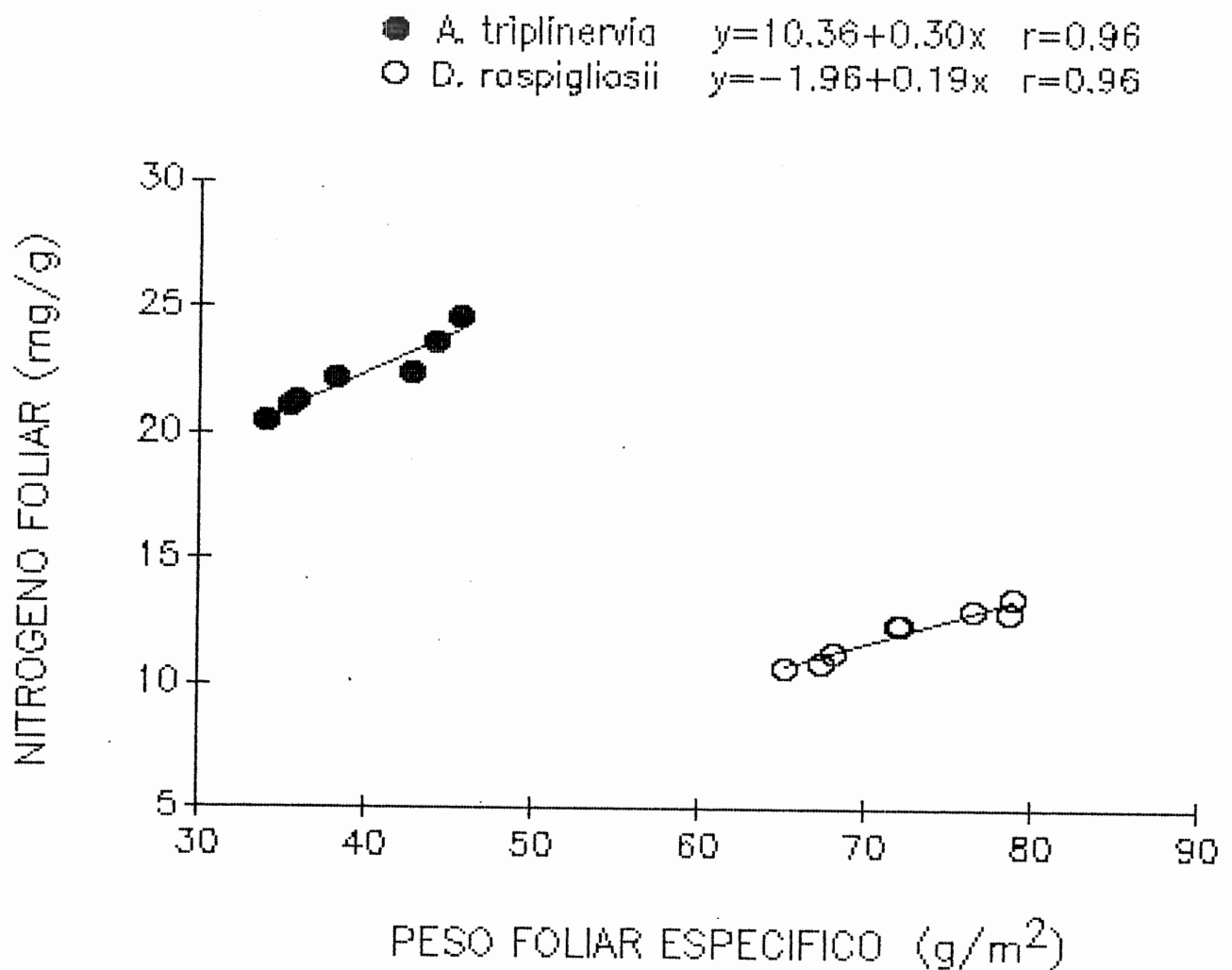


Figura 24. Relación entre el contenido de nitrógeno foliar y el peso foliar específico para *A. triplinervia* y *D. rospigliosii*, en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra). Los valores de las ecuaciones de regresión y  $r$  son incluidos en la figura.

valores de 405.98 - 296.87 mg/m<sup>2</sup> de clorofila (a + b) para *A. triplinervia* y 534.97 - 642.31 mg/m<sup>2</sup> para *D. rospigliosii* en claro y sombra respectivamente. Resultados similares han sido reportados para plantas de sol (*Solanum dulcamara* y *Betula verrucosa*), donde el contenido de clorofila por unidad de área se mantiene relativamente constante sobre un amplio rango de niveles de luz, pero un sombreado intenso puede causar una disminución significativa en el contenido de clorofila. Por el contrario, una especie obligada de sombra (*Cordyline rubra*), que crece en el piso del bosque presenta mayor contenido de clorofila que plantas crecidas a altas intensidades de luz (Björkman, 1981).

La relación clorofila/nitrógeno, puede utilizarse como un índice para caracterizar las plantas de sombra. En el presente estudio se encontraron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre ambas especies para la relación clorofila/nitrógeno, manteniendo *A. triplinervia* valores similares (0.39) en claro y sombra respectivamente, mientras que en *D. rospigliosii* se observa que existe una respuesta de aclimatación a los ambientes de luz respectivos presentando valores menores en el claro (0.54) que en la sombra (0.85) (tabla 8). Azócar (1969) citada en Medina (1986), en un estudio detallado de la relación clorofila/nitrógeno en plantas de sol y de sombra, concluye que las plantas de sombra tienen mayor cantidad de clorofila por unidad de nitrógeno que las plantas de sol, lo cual está relacionado con la mayor eficiencia para el aprovechamiento de las bajas intensidades de luz por las plantas de sombra. Evans (1989) reporta también que en hojas de varias especies de

plantas que crecieron en alta y baja radiación, la relación clorofila/nitrógeno es significativamente mayor en la sombra, lo cual está asociado a una mayor alocaación (20 a 40%) del nitrógeno foliar a las membranas tilacoides de los cloroplastos en las plantas de sombra.

La aclimatación a bajas intensidades de luz también es generalmente acompañada por una disminución en la relación clorofila a/b, debido a un incremento en la proporción de clorofila en el complejo cosechador de luz II, el cual está asociado principalmente al fotosistema II (FS II). Esto puede representar una adaptación a los niveles bajos de RFA disponibles al FS II en relación con el FS I, debido al filtrado de la luz por las hojas en los ambientes sombreados (Glazer y Melis, 1987).

Para un mismo ambiente de luz la relación clorofila a/b fue mayor en *A. triplinervia* que en *D. rospigliosii* no detectándose diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre tratamientos (tabla 8). Los valores de *A. triplinervia* en la sombra fueron menores (2.59) que el claro (3.10) tendencia que indica aclimatación al ambiente de sombra, mientras que en *D. rospigliosii* la relación fue mayor en la sombra (2.14) que en el claro (1.82), lo cual no refleja el patrón de aclimatación anteriormente mencionado. En estudios sobre la capacidad de aclimatación fotosintética a distintos regímenes de luz en una especie de sombra (*Alocasia macrorrhiza*) y otra de sol (*Colocasia esculenta*), se encontró que en *A. macrorrhiza* para el mismo ambiente de luz la relación clorofila a/b es mayor que en *C. esculenta* que es la especie de

sol (Sims y Pearcy, 1989).

La tasa fotosintética y el contenido de nitrógeno total de las hojas en el rango de disponibilidad de luz al que fueron expuestas (claro y sombra) las plantas de las dos especies estudiadas, presentaron una alta correlación lineal tanto en base al área foliar como al peso, apreciándose mejor las diferencias entre ambas especies en base a éste último debido principalmente a la mayor relación peso/área en las hojas de *D. rospigliosii* (fig. 25).

Una estrecha relación entre éstas variables ha sido ampliamente reconocida para numerosas especies  $C_3$  y  $C_4$ , dado que todos los procesos bioquímicos y fotobiológicos de la fotosíntesis requieren compuestos nitrogenados (Field y Mooney, 1986; Evans, 1989).

Con el fin de disminuir las variaciones que se presentan en la relación entre la tasa fotosintética máxima ( $A_{max}$ ) alcanzada para un nivel dado de nitrógeno, entre las especies debido las diferencias en el peso foliar específico, es útil considerar el índice "eficiencia instantánea de uso de nitrógeno" (EIUN) definido como el cociente entre la capacidad fotosintética y el contenido de nitrógeno foliar, el cual puede ser utilizado como un indicativo del funcionamiento potencial bajo condiciones definidas que permite comparaciones directas entre las especies (Field et al, 1983; Field y Mooney, 1986).

La EIUN fue menor en las plantas con más baja tasa fotosintética máxima ( $A_{max}$ ) e incrementó con  $A_{max}$ . *Alchornea triplinervia* presentó valores mayores de EIUN que *D. rospigliosii* en los dos ambientes de luz, aunque las diferencias

no fueron significativas ( $P < 0.05$ ). En el claro *A. triplinervia* fue ligeramente más eficiente en el uso de nitrógeno ( $59.30 \text{ } \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) que *D. rospigliosii* ( $56.74 \text{ } \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ), mientras que en la sombra *A. triplinervia* fue significativamente ( $P < 0.05$ ) más eficiente ( $52.84 \text{ } \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) que *D. rospigliosii* ( $27.13 \text{ } \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) (tabla 8).

Estos resultados confirman lo sugerido anteriormente acerca de la mayor respuesta de aclimatación a cambios en el ambiente de luz en *D. rospigliosii*, el cual en la sombra probablemente invierte mayor cantidad de nitrógeno por unidad de área foliar en pigmentos y proteínas cosechadoras de luz y también en la construcción de compuestos que sirven de defensa y protección contra herbívoros y patógenos (glucósidos cianogénicos, alcaloides, aminoácidos tóxicos, etc), haciendo poca inversión en RUBISCO y otras enzimas procesadoras del  $\text{CO}_2$  (Gulmon y Mooney, 1986; Field y Mooney, 1986).

#### 3.1.4 Componentes del potencial hídrico foliar

El significado fisiológico de los potenciales hídricos foliares medidos en el campo fue interpretado en base a los componentes del mismo a partir de curvas presión - volumen (Tyree y Hammel, 1972), con el fin de conocer algunas propiedades hídricas de los tejidos foliares que podrían explicar posibles adaptaciones para superar deficiencias hídricas de las especies estudiadas.

En las tablas 4 y 5, figuras 9 y 10 se muestran las variaciones estacionales de algunos parámetros del potencial

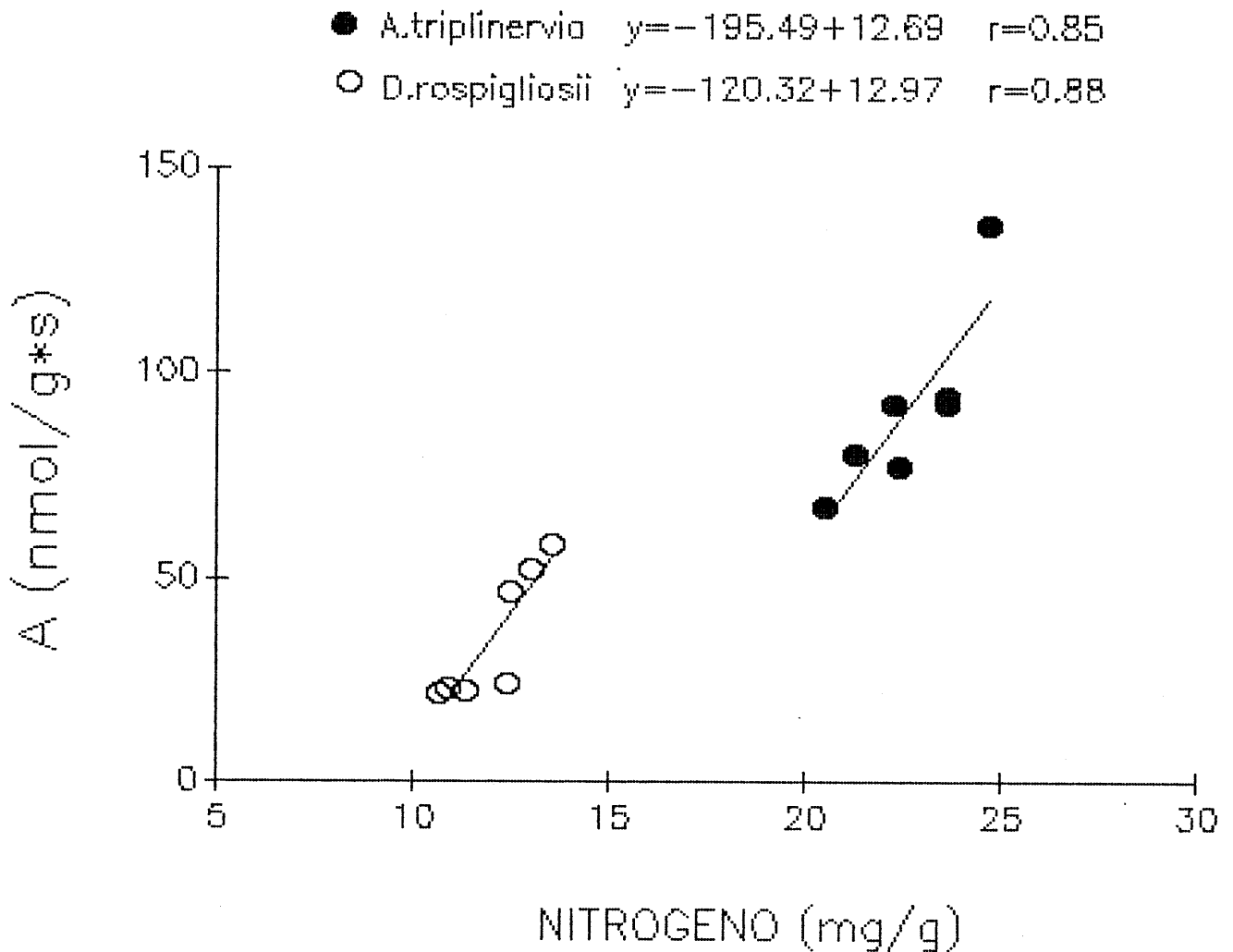


Figura 25. Relación entre la tasa fotosintética máxima (A) y el contenido de nitrógeno foliar para *A. triplinervia* y *D. rospigliosii*, en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra). Los valores de las ecuaciones de regresión y  $r$  son incluidos en la figura.

hidrico foliar obtenidos a través de las curvas presión - volumen, como son: el potencial osmótico a saturación (POs) y en el punto de pérdida de turgor (POpt), los cuales se utilizan como indicadores de la capacidad de osmorregulación de los tejidos vegetales. Valores más negativos en cualquiera de éstos componentes durante el período de sequia, se consideran como una medida de la habilidad de la planta para ajustarse osmóticamente y por lo tanto mantener parcialmente el turgor de sus tejidos (Goldstein et al, 1986).

Los potenciales osmóticos de saturación y en el punto de pérdida de turgor promedio durante el año, fueron significativamente ( $P < 0.05$ ) mayores (menos negativos) en *A. triplinervia* (POs= -1.05; POpt= -1.32) comparado con *D. rospigliosii* (POs= -1.30; POpt= -1.66), no encontrándose diferencias estadísticamente significativas ( $P < 0.05$ ) entre la estación lluviosa (marzo a noviembre) y la estación seca (diciembre a febrero), para ninguna de las dos especies. Solamente durante los meses de febrero (época seca) y mayo (época lluviosa), se observa una tendencia de disminución (aunque no significativa,  $P < 0.05$ ), en ambos parámetros (POs, POpt) para las dos especies.

Esta relativa constancia en POs y POpt a lo largo del año, es un indicativo de que no se presentan deficiencias hídricas estacionales marcadas para ninguna de las dos especies, en un ambiente con buena disponibilidad hídrica como lo es la selva nublada.

Los otros parámetros derivados a partir de las curvas

presión - volumen como son: POs - PO<sub>pt</sub>; el contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRH<sup>o</sup>) y el porcentaje de agua osmótica en el punto de pérdida de turgor (%Agua<sup>o</sup>), no mostraron diferencias significativas (P<0.05) entre las especies ni entre los dos periodos de pluviosidad (tablas 4 y 5).

La diferencia entre POs y PO<sub>pt</sub> (POs - PO<sub>pt</sub>), definida por Meinzer et al (1983) como la capacidad de ajuste osmótico pasivo durante la deshidratación del tejido, mostro valores anuales promedio menores en *A. triplinervia* (0.27 MPa) que en *D. rospigliosii* (0.36 MPa). Durante la estación lluviosa tanto *A. triplinervia* como *D. rospigliosii* presentaron valores muy similares (0.27 y 0.29 MPa respectivamente) mientras que en la estación seca las diferencias fueron mayores, aunque no significativas (P<0.05) (0.26 y 0.42 respectivamente), observándose cierta tendencia a un mayor ajuste osmótico pasivo en *D. rospigliosii*.

El contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRH<sup>o</sup>), el cual es una medida de la habilidad de la planta para mantener el turgor en presencia de un incremento en el déficit hídrico foliar, presentó valores promedio anuales ligeramente menores en *A. triplinervia* (82.70%) que en *D. rospigliosii* (84.10%). En el mes de febrero (época seca), donde se detectó el mayor déficit hídrico en ambas especies, *A. triplinervia* mostró el menor valor del año (CRH<sup>o</sup>= 78.49%), mientras que en *D. rospigliosii* se encontró que presenta un valor similar al de septiembre (CRH<sup>o</sup>= 89.72%), que es un mes típico de la época lluviosa. Resultados similares a este último son reportados por Añez (1987), para algunas especies arbóreas

de selva nublada, en donde el menor CRH<sup>o</sup> es encontrado en los meses de mayor precipitación, atribuyéndose éste comportamiento a cambios ontogenéticos de las hojas más que a variaciones hídricas del ambiente.

El porcentaje de agua osmótica retenida en el punto de pérdida de turgor (%Agua<sup>o</sup>), mostró valores promedio anuales muy parecidos (22.07% y 21.51% para *A. triplinervia* y *D. rospiglosii* respectivamente), encontrándose que fueron levemente mayores durante la época seca en ambas especies.

Aunque no se realizaron cursos de potencial hídrico foliar en el campo y curvas presión - volumen en plantas transplantadas de las dos especies a condiciones diferentes de su habitat natural de luz (*A. triplinervia* en sombra y *D. rospiglosii* en claro), es probable que existan ajustes en estos parámetros orientados hacia un aumento en los potenciales hídricos foliares mínimos y en los potenciales osmóticos de saturación en individuos de *A. triplinervia* crecidos en la sombra, y viceversa en el caso de *D. rospiglosii* en el claro, donde posiblemente estos parámetros muestren valores más negativos que le permitan explorar ambientes con mayor demanda evaporativa o deficiencias hídricas manteniendo el turgor de sus tejidos. Ajustes de este tipo han sido reportados por Myers et al (1987), para individuos de *Castanospermum australe* (especie arbórea de un bosque lluvioso tropical en Australia), encontrándose una disminución de 1.00 MPa en el potencial osmótico de saturación entre individuos crecidos en claro y sombra respectivamente, y también por Oberbauer et al (1987), en

hojas de *Pentaclethra macroloba* correspondientes a diferentes posiciones de la planta (dosel, intermedias, piso del bosque), con valores de POs 0.29 - 0.34 MPa menores en las hojas del dosel que las hojas del piso del bosque.

### 3.1.5 Descripción de algunas características de la anatomía foliar

En el presente trabajo se investigaron algunas características de la anatomía de la hoja relacionadas con la respuesta de aclimatación de *A. triplinervia* y *D. rospigliosii* a cambios en el ambiente de luz.

Los parámetros de la estructura foliar estudiados conciernen fundamentalmente a variaciones en la cantidad de aparato fotosintético por unidad de área foliar, que se vería reflejado en el espesor de lámina foliar, peso foliar específico y por último en los cambios en la densidad estomática como consecuencia de aumentar o disminuir el flujo cuántico en el cual se desarrollan las hojas de ambas especies.

En la tabla 7, se resumen los parámetros estudiados y la significancia ( $P < 0.05$ ) de las diferencias entre los tratamientos de luz (claro y sombra) para ambas especies.

Las hojas de *A. triplinervia* desarrolladas tanto en el claro como en la sombra, tienen un tamaño mediano (20 - 100 cm<sup>2</sup>) (Vareschi, 1966 citado en Roth, 1986), con caracteres que tienden a ser higromorfos típicos de hojas de sombra como son: un limbo delgado y de consistencia más o menos blanda; epidermis uniestratificada compuesta por células relativamente grandes; ausencia de hipodermis y de pubescencia densa; hojas bifaciales (parénquima en empalizada se encuentra en una cara y el parénquima esponjoso en la otra); una sola capa de parénquima en empalizada con células alargadas en forma de embudo y abundantes cloroplastos grandes; parénquima esponjoso con células de forma redondeada, con pocos cloroplastos pequeños, de consistencia

medianamente compacta con mediano número de espacios intercelulares presentando una profusa vascularización; en general una reducción del mesófilo - de allí la delgadez de la hoja; estomas superficiales únicamente en la cara abaxial, dispersos, en número reducido y relativamente grandes.

Comparaciones de la estructura de la hoja de ésta especie entre los dos regímenes lumínicos en los cuales se desarrollaron, muestran que tanto el espesor de lámina como el peso foliar específico (PFE) fue significativamente ( $P < 0.05$ ) mayor en el claro (160.25  $\mu\text{m}$ ; 44.11  $\text{g}/\text{m}^2$ ) que la sombra (145.25  $\mu\text{m}$ ; 35.82  $\text{g}/\text{m}^2$ ). Esta reducción del espesor de lámina en la sombra fue producto fundamentalmente de una significativa ( $P < 0.05$ ) reducción en el espesor de la epidermis superior y del parénquima esponjoso (fig. 26). A pesar de que se esperaba que las células del parénquima empalizada tuvieran una mayor longitud en las hojas desarrolladas en el claro, esto no sucedió, manteniéndose una relación empalizada/esponjoso muy similar en ambos ambientes, e incluso superior (aunque no significativamente,  $P < 0.05$ ) en la sombra. En cuanto a la densidad estomática, ésta fue apenas superior en las hojas desarrolladas en el claro (132  $\text{est}/\text{mm}^2$ ), presentando células con una longitud significativamente ( $P < 0.05$ ) mayor (33.07  $\mu\text{m}$ ) que en la sombra donde la densidad estomática fue de 127  $\text{est}/\text{mm}^2$  con una longitud promedio de células de 30  $\mu\text{m}$ .

Con respecto a *D. rospigliosii*, las hojas de éste desarrolladas en los dos ambientes de luz respectivos (claro y sombra), presentan caracteres que tienden más a la xeromorfia

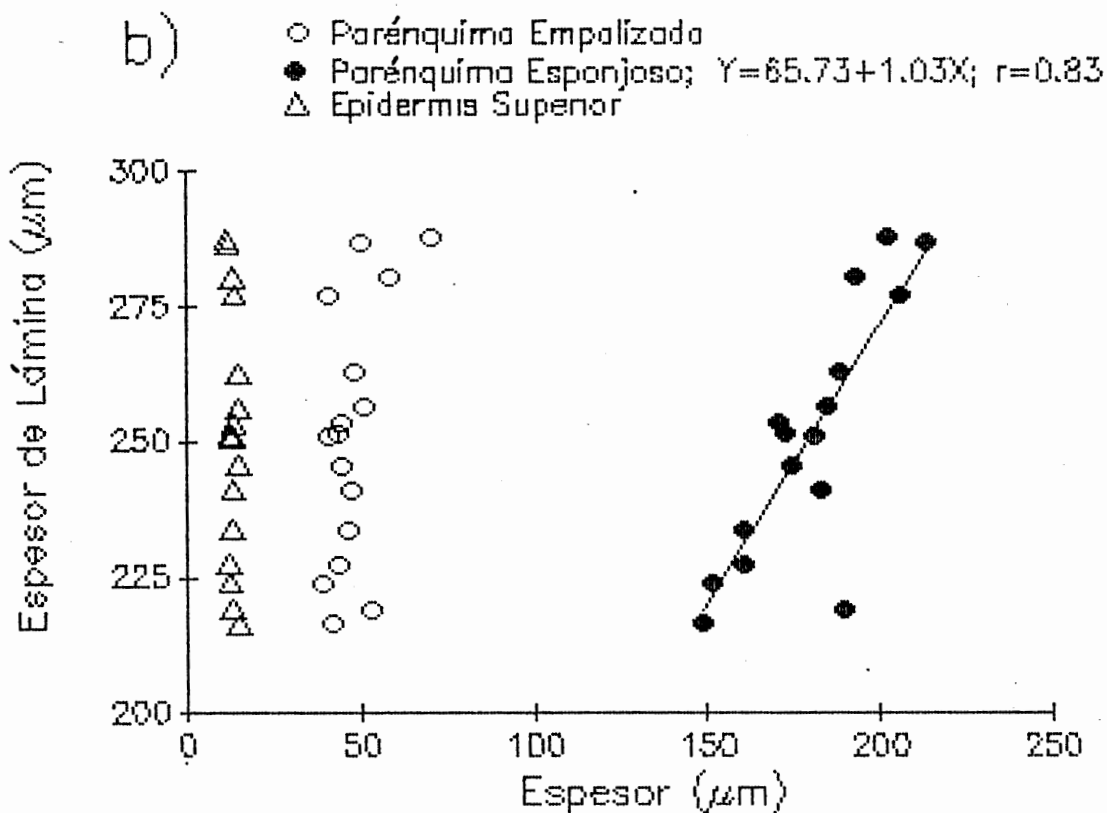
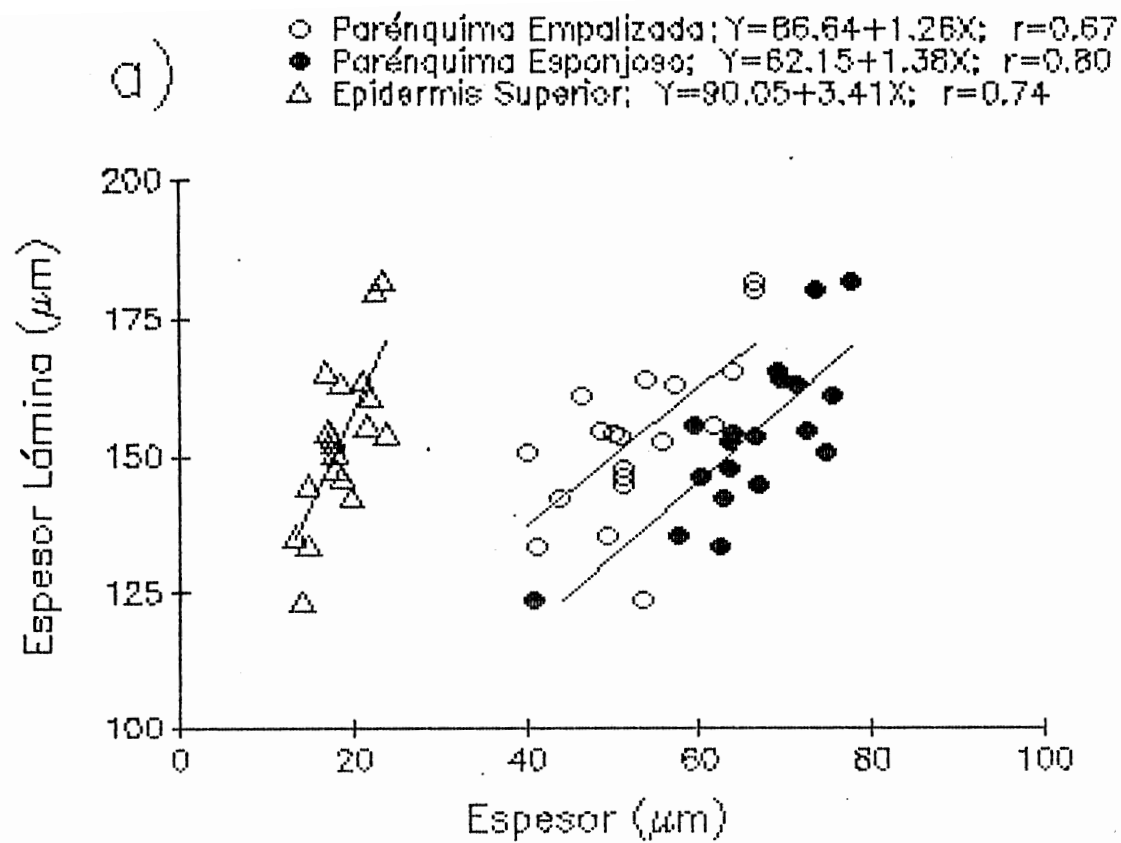


Figura 26. Relación entre el espesor de la lámina foliar y el espesor de los parénquimas y epidermis en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra) para (a) *A. triplinervia* y (b) *D. rospigliosii*.

típica de las hojas de coníferas como son: hojas pequeñas, esquamófilas (hasta  $1 \text{ cm}^2$ ), más o menos coriáceas cubiertas por una gruesa cutícula por la cara adaxial y abaxial; debido a una torsión en la base de la hoja forman series en un solo plano, la cara adaxial hacia arriba por el lado derecho y la cara abaxial hacia abajo por el lado izquierdo (Quintero, 1981); una epidermis de una sola capa de células y una hipodermis de una a dos capas, discontinua debido a la presencia de estomas, con células engrosadas aparentemente fibras que le proporcionan resistencia y a su vez podría servir como tejido acuífero; hojas equifaciales (parénquima en empalizada en ambas caras de la hoja), cloroplastos igualmente abundantes y aproximadamente del mismo tamaño en todas las capas del mesófilo; el parénquima esponjoso es medianamente compacto, con pocos espacios intercelulares, con tendencia al alargamiento de las células paralelamente a la superficie de la hoja (orientación horizontal); característico es la presencia de un solo haz vascular colateral cerrado, formando así la vena media. El xilema constituido por traqueidas y el floema constituido de hileras de células cribosas y algunas células parenquimáticas. Tejido de transfusión puede estar rodeando la vena vascular, proyectándose aliformemente. Este esta compuesto por células alargadas parenquimáticas y traqueidas que se extienden hacia afuera desde cerca de las venas hasta dentro del mesófilo. Su origen y función no ha sido determinado satisfactorimente, pero generalmente se supone que interviene en la translocación entre los haces vasculares y el mesófilo. Se notan 7 conductos resiníferos: 2 a cada margen de la hoja, denominados laterales y

3 conductos asociados con el haz vascular, denominados canales resiníferos del medio, uno debajo del floema y los otros dos situados lateralmente a éste (Quintero, 1981). Hojas anfiestomáticas (estomas por la cara adaxial y abaxial) superficiales y/o ligeramente hundidos por debajo de la epidermis, dispuestos linealmente, en número reducido y relativamente grandes; presentan 2 células oclusivas y de 4 - 5 células subsidiarias ( 2 células subsidiarias polares y de 2 - 3 subsidiarias laterales).

Las hojas desarrolladas en el claro de ésta especie, presentaron un espesor de lámina y peso foliar específico mayor (263.10  $\mu\text{m}$ ; 76.48  $\text{g}/\text{m}^2$ ) que las hojas crecidas en la sombra (240.61  $\mu\text{m}$ ; 69.29  $\text{g}/\text{m}^2$ ). El mayor espesor de lámina de las hojas desarrolladas en el claro fue producto principalmente de un espesor superior del parénquima esponjoso, ya que no se detectaron variaciones significativas ( $P < 0.05$ ) en el parénquima en empalizada ni en la epidermis superior (fig. 26). La densidad estomática fue significativamente ( $P < 0.05$ ) mayor en ambas caras del limbo, para las hojas crecidas en el claro (ad.= 134 est/ $\text{mm}^2$ ; ab.= 131 est/ $\text{mm}^2$ ) que en la sombra (ad.=117 est/ $\text{mm}^2$ ; ab.=115 est/ $\text{mm}^2$ ). El tamaño de las células estomáticas fue muy similar en ésta especie para los dos ambientes de luz respectivos (claro y sombra).

#### 4. DISCUSION.-

##### 4.1 Balance hídrico y mecanismos de regulación estomática.

Los resultados obtenidos muestran que existen dos patrones bien diferenciados en cuanto a las tasas de transpiración y regulación estomática de las pérdidas de agua en las dos especies estudiadas.

La especie colonizadora de claros, *A. triplinervia*, se caracteriza por mantener tasas de transpiración y conductancia estomática baja y con pocas oscilaciones durante el día en comparación con *D. rospigliosii*, que presentó valores de transpiración y conductancia más elevados y con cierre estomático parcial altamente sensible a la demanda evaporativa del ambiente (fig. 6), más que por la disminución de los potenciales hídricos foliares los cuales se mantienen con valores altos (menos negativos) en el transcurso de las mediciones. Este tipo de control estomático ha sido reportado para muchas especies de diferentes formas de vida (Schulze et al, 1972; Kaufmann, 1976, 1982; Pallardy y Kozlowski, 1979; Osonubi y Davies, 1980; Whitehead et al, 1981; Meinzer et al, 1984; Cavalier, 1986). Trabajos que reportan el cierre estomático progresivo de algunas especies a medida que el aire se hace más seco, fue seguida por la observación crítica de que en algunas plantas esta respuesta ocurre a pesar de una disminución del déficit hídrico de la hoja. Estas observaciones confirman los resultados encontrados por Lange et al (1971) citados en Schulze (1986), en epidermis aisladas del helecho *Polypodium vulgare* y *Valerianella locusta* de que los estomas

responden directamente a cambios en la humedad, los cuales podrían ser independientes del estatus hídrico del mesófilo. La respuesta estomática a la humedad ambiental refleja un mecanismo que previene tasas extremas de pérdida de agua evitando así estrés hídrico cuando las plantas están sujetas a altas demandas evaporativas. Aunque los mecanismos concernientes al control estomático por la humedad ambiental no han sido claramente establecidos, algunas hipótesis proponen que este tipo de respuesta es consecuencia de la transpiración cuticular, asumiendo que la estructura de la cutícula es la de una membrana porosa la cual tiene trazas (o pequeñas cantidades) de sustancias polares que se hidratan en función de la humedad atmosférica, cambiando así su conductancia (conductancia de la cutícula), dependiendo la transpiración cuticular de la concentración de vapor en el aire. La transpiración cuticular regularía entonces el turgor de la epidermis que a su vez gobernaría los procesos hidroactivos del tamaño de la apertura estomática. Otra hipótesis sugiere que éste tipo de respuesta puede ser consecuencia de la evaporación desde las paredes internas de las células guardianes y acompañantes, sin embargo este último mecanismo no produciría un descenso estable en las tasas de transpiración con incrementos de la demanda evaporativa (Schulze y Hall, 1982; Schulze, 1986).

Las tasas de transpiración y conductancia estomática encontradas en este trabajo se encuentran dentro del rango reportado para especies arbóreas de bosques lluviosos tropicales (Chiarello, 1984; Cavalier, 1986; Añez, 1987; Doley et al, 1987;

Montilla, 1989; Reich et al, 1991). Sin embargo, las menores tasas de transpiración, conductancia y el menor control estomático de *A. triplinervia* comparado con *D. rospiglosii*, contradice lo que generalmente se ha encontrado, de que las especies de las etapas sucesionales tempranas presentan tasas de transpiración mucho más altas que las especies tolerantes a la sombra (Bazzaz y Pickett, 1980).

Probablemente una regulación estomática controlada por el DPV, como la que presentan las plántulas de *D. rospiglosii* no sea una ventaja en ambientes tan sombreados y húmedos, sin deficiencias hídricas aparentes durante el año, como lo es el piso del bosque, pero posiblemente si representa un mecanismo efectivo de control de las pérdidas de agua en individuos adultos que constituyen un estrato emergente, en donde pueden haber déficits hídricos en las partes aéreas de la planta que se encuentran sobre los 40 m. y más aún por la alta resistencia hidráulica al flujo que presentan las coníferas. Meinzer et al (1984), llegaron a conclusiones similares estudiando el efecto de la humedad ambiental sobre el control estomático de *Podocarpus oleifolius* y *Decusucarpus rospiglosii*, encontrando que en esta última especie, el cierre estomático ocurre con incrementos en la demanda evaporativa, siendo independiente del estado hídrico general de la hoja y a pesar de disminuciones reales de la tasa de transpiración con incrementos de la demanda evaporativa. Este tipo de respuesta estomática ha sido observado en varias especies de coníferas (Bennett y Rook, 1978; Jarvis, 1980 citados en Schulze, 1986). Algunos estudios realizados con angiospermas leñosas indican que los efectos

estomáticos sobre la transpiración durante la respuesta a cambios en la humedad del ambiental son menores y ocurren substanciales incrementos en la tasa de transpiración con disminuciones en la humedad atmosférica externa (Khari y Hall, 1976; Osonubi y Davies, 1980 citados en Schulze, 1986).

La mayor conductancia estomática y tasas de transpiración encontradas en *D. rospigliosii* se explica en parte, por el hecho de que ésta especie tiene hojas anfiestomáticas (116 estomas/mm<sup>2</sup> - cara adaxial y 118 estomas/mm<sup>2</sup> - cara abaxial), lo cual además aumentaría al doble la conductancia en capa límite, en comparación con *A. triplinervia* que posee hojas hipoestomáticas (128 estomas/mm<sup>2</sup> - cara abaxial). Sin embargo, Mott et al (1982), al discutir el significado adaptativo de poseer hojas anfiestomáticas, plantea que este carácter tendría sentido en ambientes donde la fotosíntesis no esté limitada por la intensidad de luz, ya que en ambientes sombreados la ventaja de mantener una alta conductancia estomática sería marginal con respecto a la ganancia de carbono. Por otra parte, mantener una alta conductancia estomática en condiciones de sombra como la que experimentan las plántulas de *D. rospigliosii* podría conferirle la ventaja de aprovechar mejor los flecos de luz y de aumentar las tasas de asimilación por un incremento de la concentración de CO<sub>2</sub> interno, ya que aunque pierda más agua por transpiración tal vez no sea muy importante para esta mantener una alta eficiencia de uso de agua, en un ambiente con buena disponibilidad hídrica.

Estudios realizados con especies arbóreas en condiciones de

sombra, muestran que aunque la conductancia estomática a menudo fluctúa con la RFA durante el día, esta tiende a permanecer alta incluso en las condiciones de luz difusa extremadamente bajas del piso del bosque y señalan que como la respuesta estomática no es tan rápida como la asimilación de  $\text{CO}_2$  ante las fluctuaciones de la RFA, la utilización fotosintética de los flecos de luz podría ser impedida si los estomas permanecen cerrados durante las condiciones de baja intensidad luminosa, así una alta relación  $\text{CO}_2$  interno/ $\text{CO}_2$  externo podría ser ventajosa debido al incremento en el rendimiento cuántico para la toma de  $\text{CO}_2$  (Mooney et al, 1983; Pearcy, 1987; Björkman et al, 1972; Chazdon, 1984; Pearcy y Calkin, 1983 citados en Chazdon, 1988).

En las condiciones del piso del bosque el factor luz es usualmente más importante que el estrés hídrico. Las limitaciones estomáticas para la asimilación de  $\text{CO}_2$  son raramente observadas en estudios de campo en las especies del piso del bosque bajo condiciones de alta humedad. En contraste, las limitaciones estomáticas sobre la transpiración son usualmente más sustanciales. Al parecer los estomas generalmente funcionan para minimizar las pérdidas de agua mientras que solo marginalmente limitan la asimilación de carbono (Farquhar y Sharkey, 1982; Chazdon, 1988).

En *Argyrodendron peralatum*, una especie arbórea de bosques lluviosos tropicales en Australia, se encontró que después de un ciclo corto de sequía, pueden haber restricciones estomáticas al intercambio de gases, pero aparentemente estas son menos importantes que otras causas todavía no identificadas sobre la

tasa de fotosíntesis (Doley et al, 1987).

En estudios sobre el comportamiento estomático y la capacidad fotosintética en plantas de sombra en un bosque lluvioso tropical en Australia, se concluye que aunque la conductancia es generalmente menor que la comúnmente encontrada en plantas  $C_3$  de sol, esto impone solo una pequeña limitación a la fotosíntesis (Björkman, 1972 citado en Björkman, 1981 y Wong, 1979).

Para especies arbóreas de bosques lluviosos tropicales Chiarello (1984) reporta que en condiciones de campo son comunes valores de conductancia estomática tan altos como  $1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . En el presente trabajo los valores de conductancia encontrados tanto en *A. triplinervia* (prom.  $0.1 - 0.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) como en *D. rospigliosii* (prom.  $0.2 - 0.3 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) son relativamente elevados y seguramente bajo las condiciones húmedas en el sotobosque de la selva nublada no existan limitaciones estomáticas importantes para la fotosíntesis, incluso en *D. rospigliosii* la conductancia en la sombra es mayor en promedio (aunque las diferencias no son significativas,  $P < 0.05$ ) que la encontrada en las plantas colocadas en el claro (tabla 1). Por otro lado es probable que limitaciones estomáticas para la fotosíntesis en *D. rospigliosii*, puedan influir en su capacidad para colonizar sitios expuestos al menos en el estadio de plántula, debido a su baja eficiencia de uso de agua y a la sensibilidad estomática a la humedad ambiental.

En el caso de *A. triplinervia* que mantiene la conductancia estomática más baja y constante durante el día, en comparación con *D. rospigliosii*, con tasas de asimilación mayores que esta

última, esto le permite mantener una mayor eficiencia intrínseca en el uso de agua (A/Gs), lo cual tendría valor adaptativo en ambientes muy expuestos (claros grandes) y en individuos adultos que alcanzan el estrato superior del bosque. Sin embargo es difícil a través de la información obtenida de los cursos diarios de medición en el campo saber si la respuesta estomática optimiza la asimilación de  $\text{CO}_2$  con respecto a un nivel dado de pérdida de agua, ya que en condiciones naturales los factores luz, temperatura y humedad relativa pueden variar simultáneamente de tal forma que afecten la hoja de manera distinta. Por otra parte, el mantenimiento de bajas tasas de transpiración podría significar una limitación para el transporte de nutrientes a las hojas, por lo que sería necesario investigar como son las tasas de transpiración en individuos adultos y el papel de ésta en el transporte de nutrientes. Grubb (1977), plantea que si la toma de minerales es inhibida por las condiciones de nubosidad en bosques nublados, probablemente esto se deba más a las bajas intensidades de luz y a un abastecimiento deficiente de metabolitos a las raíces, más que a las bajas tasas de transpiración.

#### 4.2 Potenciales hídricos y curvas presión - volumen.

Los cursos de potencial hídrico foliar realizados durante distintas épocas del año, que cubren tanto la estación lluviosa (marzo a noviembre) como la estación seca (diciembre a febrero) tomando al mes de diciembre como un período de transición, muestran que existe una relativa constancia a lo largo del año

en los valores del potencial hídrico foliar así como también en algunos componentes del mismo (tablas 2, 3, 4 y 5; figuras 8, 9 y 10), no detectándose diferencias significativas ( $P < 0.05$ ), entre los dos periodos de pluviosidad tanto en *A. triplinervia* como en *D. rospigliosii*, lo cual indica que en ambientes tan húmedos como la selva nublada aunque existe una estacionalidad en el patrón de precipitación, ésta puede ser amortiguada por la entrada extra de agua proveniente de la neblina (precipitación horizontal) que ayuda a mantener un ambiente frío y húmedo durante todo el año en el ecosistema en general.

Aunque ambas especies no muestran cambios estacionales significativos en cuanto a los potenciales hídricos foliares y componentes del mismo, se encontraron diferentes patrones tanto a nivel estomático (conductancia estomática) y mecanismos de regulación de las pérdidas de agua por transpiración, como a nivel de los potenciales hídricos que experimentan las dos especies en sus nichos respectivos (claro y sombra), que reflejan distintas estrategias de control del balance hídrico.

En *A. triplinervia* el potencial hídrico foliar mínimo presenta valores máximos de  $-0.38$  MPa para los meses de noviembre y mayo (estación lluviosa) con valores mínimos de  $-0.68$  MPa en febrero (estación seca), siendo consistentemente superiores (menos negativos) en la mayor parte del año que los experimentados por *D. rospigliosii*, el cual presenta valores máximos de  $-0.26$  MPa en abril (estación lluviosa) y valores mínimos de  $-1.013$  MPa en febrero (estación seca). En promedio la diferencia en el potencial hídrico foliar mínimo entre ambas especies es de  $-0.2$  MPa para los meses en que se realizaron las

mediciones (tablas 2 y 3).

Potenciales hídricos mayores y un aparente menor control estomático encontrado en la especie colonizadora de claros (*A. triplinervia*) comparado con la especie tolerante a la sombra (*D. rospigliosii*) contradice lo sugerido inicialmente en las hipótesis de éste trabajo, acerca de que las especies de las etapas tempranas de la sucesión debían presentar menores potenciales hídricos foliares y un mayor control estomático que las especies primarias (tolerantes a la sombra). Menor conductancia estomática y tasas de transpiración en *A. triplinervia* seguramente contribuyen al mantenimiento de potenciales hídricos foliares máximos y mínimos mayores que en *D. rospigliosii*.

En general los valores de potencial hídrico foliar que experimentan ambas especies, se encuentran dentro del rango reportado para especies arbóreas de bosques lluviosos tropicales montanos. Para diferentes especies arborescentes del género *Euphorbia* que crecen en el sotobosque de bosques mésicos tropicales en Hawaii se reportan valores de potencial hídrico entre -0.2 y -1.2 MPa (Robichaux y Pearcy, 1980). Igualmente en especies arbóreas de bosques nublados enanos en el páramo del Zumbador (Estado Mérida, Venezuela) y en bosques montanos altos en Jamaica se reportan valores de potencial hídrico foliar entre -0.15 a -0.70 MPa y entre -0.28 a -1.70 MPa respectivamente (Cavalier, 1986; Kapos y Tanner, 1985). En un gradiente sucesional de un bosque nublado en los Altos de Pipe (Venezuela), se reportan valores de potencial hídrico foliar

máximo entre  $-0.1$  y  $-0.7$  MPa para la estación seca y valores tan bajos como  $-1.4$  MPa de potencial hídrico foliar mínimo, encontrándose que las especies *Heliocarpus americanus* y *Hieronima moritziana* de la sucesión temprana y tardía respectivamente presentan los valores más negativos a lo largo del año (Añez, 1987).

En cambio para especies arbóreas de bosques lluviosos tropicales de tierras bajas, los valores de potencial hídrico foliar por lo general son menores (más negativos). Por ejemplo Fetcher (1979), midió los potenciales hídricos de cinco especies arbóreas en la isla de Barro Colorado (Panama), encontrando que al final de una estación seca prolongada los potenciales hídricos variaban entre  $-0.5$  y  $-2.5$  MPa para la mayoría de las especies, alcanzando valores tan bajos como  $-3.9$  MPa en *Trichillia tuberculata*. Rundel y Becker (1987), para esta misma localidad, en individuos juveniles de dos especies del dosel y dos arbustos del sotobosque, reportan potenciales hídricos foliares mínimos entre  $-1.0$  y  $-2.8$  MPa en la estación seca. Oberbauer (1985), en especies arbóreas de la sucesión temprana y tardía de bosques húmedos premontanos y bosques secos de tierras bajas en Costa Rica, reportan valores de potencial hídrico foliar mínimo tan bajos como  $-1.59$  MPa y  $-3.5$  MPa respectivamente, encontrándose amplias diferencias en los patrones del potencial hídrico foliar y conductancia estomática entre especies de un mismo estatus sucesional bajo las mismas condiciones.

Con el fin de determinar la importancia de las diferencias observadas en los patrones del potencial hídrico foliar entre A.

*triplinervia* y *D. rospigliosii*, se midieron los componentes del mismo a través de curvas presión - volumen (Tyree y Hammel, 1972).

El potencial hídrico de una planta es la suma de tres componentes principales: el potencial osmótico, el potencial de turgencia y el potencial matriz. Este último es generalmente de valores muy pequeños y por lo tanto se ignora. En el punto de turgencia total, el potencial osmótico negativo compensa exactamente el turgor potencial positivo de tal manera que se produce un potencial hídrico de cero. En el punto de potencial de turgor cero, el potencial osmótico es igual al potencial hídrico. Cuando la turgencia es igual a cero el crecimiento de la planta es nulo (Tyree y Jarvis, 1982).

Las diferencias en los potenciales hídricos foliares experimentados tanto por *A. triplinervia* como por *D. rospigliosii* fueron acompañadas por diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en las propiedades osmóticas de sus tejidos (tablas 4 y 5; figuras 9 y 10).

Los menores valores promedio del potencial osmótico de saturación (POs) y en el punto de pérdida de turgor (POpt) en *D. rospigliosii* (POs= -1.30 MPa; POpt= -1.66 MPa) comparado con *A. triplinervia* (POs= -1.05 MPa; POpt= -1.32 MPa), demuestran que la primera es una especie más tolerante a déficits hídricos eventuales, pudiendo mantener mayores presiones de turgor a medida que el potencial hídrico disminuye.

Probablemente éstas diferencias en los potenciales osmóticos entre ambas especies se deban a una mayor concentración de

solutos osmóticamente activos en *D. rospigliosii*, o a diferencias en el tamaño promedio de las células y por consiguiente en el volumen de agua simplásmica por célula, pudiendo resultar un menor potencial osmótico en la especie que tenga un volumen de agua simplásmica menor, aunque el número de moles de soluto por célula pueda permanecer constante. A pesar de que no se midió el tamaño de las células del mesófilo en ninguna de las dos especies, es probable que las diferencias en los potenciales osmóticos entre ambas especies se deban parcialmente a las diferencias en el volumen simplásmico, ya que en *D. rospigliosii* se observa que el volumen total ( $V_t$ ) y simplásmico ( $V_o$ ) es menor en promedio ( $V_t = 0.60$  g;  $V_o = 0.42$  g) que en *A. triplinervia* ( $V_t = 0.68$  g;  $V_o = 0.52$  g) para las diferentes curvas de presión - volumen realizadas tanto en la época lluviosa como de sequía.

Por otra parte una mayor capacidad de ajuste osmótico pasivo ( $PO_s - PO_{pt}$ ) en *D. rospigliosii* (0.36 MPa) refleja una mayor habilidad en ésta especie de seguir extrayendo agua en un suelo con déficit hídrico, manteniendo el turgor (Meinzer et al, 1983), lo cual confirma las características antes señaladas de especie más tolerante a estreses hídricos comparado con *A. triplinervia* (0.27 MPa). Estos valores de ajuste osmótico pasivo son similares a los reportados para las especies arbóreas estudiadas por Añez (1987) en un bosque nublado, encontrándose un rango de valores entre 0.21 y 0.86 MPa, y a su vez similares a los presentados por especies esclerófilas de sabana (0.30 MPa en promedio), las cuales presentan un sistema radicular profundo que les permite tener una buena disponibilidad de agua a lo

largo del año (Meinzer et al, 1983).

En cuanto al contenido relativo de humedad a turgor cero (CRH<sup>o</sup>), el cual es un indicativo de cuanta agua puede perder una planta antes de llegar al punto de pérdida de turgor, los promedios anuales de ambas especies son muy similares, e incluso menores en *A. triplinervia* (CRH<sup>o</sup>= 82.70%) en comparación con *D. rospiglosii* (CRH<sup>o</sup>= 84.10%), teniendo una tendencia similar el porcentaje de agua osmótica retenida en el punto de pérdida turgor (%Agua<sup>o</sup>), el cual presentó valores promedio de 22.07% y 21.51% en *A. triplinervia* y *D. rospiglosii* respectivamente. Los valores de CRH<sup>o</sup> presentado por *A. triplinervia* y *D. rospiglosii* se encuentran en general dentro del promedio de valores reportados para la mayoría de las plantas, el cual está entre 75% y 85% de contenido relativo de humedad (Bradfor y Hsiao, 1982).

En general en la presente tesis la hipótesis de una mayor tolerancia a deficiencias hídricas en la especie sucesional temprana (*A. triplinervia*) no se cumple, presentando la especie del bosque primario (*D. rospiglosii*) características en sus relaciones hídricas que le permitirían sobrepasar mejor un eventual estrés de sequía.

En este sentido, en el gradiente sucesional estudiado por Añez (1987), tampoco se encontró una buena correlación con respecto a la mencionada hipótesis de que las especies sucesionales tempranas fueran más tolerantes a deficiencias hídricas, comparado con las especies de la sucesión tardía y del bosque primario.

Para diferentes especies arbóreas del dosel y estratos intermedios, especies arbustivas del sotobosque y especies colonizadoras de claros de un bosque lluvioso tropical en la isla de Barro Colorado (Panama), se encontró que las especies del dosel y estratos intermedios son inherentemente más tolerantes a estreses hídricos ( $PO_s = -2.3$  MPa;  $PO_{pt} = -3.2$  MPa) que las especies arbustivas del sotobosque ( $PO_s = -1.5$  MPa;  $PO_{pt} = -1.9$  MPa) y las colonizadoras de claros ( $PO_s = -2.0$  MPa;  $PO_{pt} = -2.4$  MPa), manteniendo estas últimas presiones positivas de turgor con conductancia estomática relativamente alta, durante un periodo de sequía extremadamente severo registrado en 1983 para esta zona, no mostrando diferencias significativas con mediciones realizadas en 1981 el cual tuvo una de las estaciones secas más lluviosas de los registros. El mantenimiento de un mejor estatus hídrico en las especies colonizadoras de claros en comparación con las especies del bosque, se interpretó en base a que un menor índice de área foliar en los claros es un factor que contribuye a mantener un mejor estatus hídrico del suelo amortiguándose las pérdidas de agua por transpiración (Robichaux et al, 1984).

En el caso de las especies estudiadas en la presente tesis aunque no existen deficiencias hídricas aparentes en el suelo a lo largo del año en el piso del bosque, una mayor tolerancia al estrés hídrico como la que presenta la especie emergente (*D. rospigliosii*), probablemente se deba a una adaptación genética a la sequía relacionada al mayor estrés transpiracional y a mayores resistencias hidráulicas al flujo de agua inherente de las coníferas, experimentadas por las hojas de ésta especie que

alcanzan el dosel (alturas hasta de 40 m), además del componente gravitacional que tienen que vencer.

Con respecto a la especie colonizadora de claros (*A. triplinervia*) que muestra un mejor estatus hídrico de sus tejidos y menor tolerancia a la sequía reflejado en los componentes osmóticos del potencial hídrico foliar, seguramente el mantenimiento de bajas tasas de transpiración y menor conductancia estomática en comparación con *D. rospigliosii*, sean mecanismos suficientes para evadir eventuales déficits hídricos que se puedan presentar en individuos adultos de esta especie. La hipótesis planteada en el estudio mencionado anteriormente acerca de que un menor índice de área foliar en los claros ayuda a amortiguar las pérdidas de agua del suelo por transpiración, seguramente no tenga mucha validez para explicar el mejor estatus hídrico y menor resistencia a la sequía encontrado en *A. triplinervia*, debido a la buena disponibilidad hídrica a lo largo del año que presenta un ambiente tan húmedo como la selva nublada.

#### 4.3 Anatomía foliar.

Los resultados evidencian que efectivamente el régimen de luz al que están expuestas las plantas durante el crecimiento afecta efectivamente la estructura de la hoja, observándose una respuesta de aclimatación en ambas especies, en el sentido de una disminución global en el espesor de lámina, peso foliar específico y frecuencia estomática en la especie colonizadora de claros (*A. triplinervia*), cuando crece en la sombra, y al contrario un incremento en estos parámetros, en la especie tolerante a la sombra (*D. rospigliosii*) cuando crece en el claro (tabla 7; figura 26).

Con respecto a la relación entre los parámetros estructurales de la hoja antes mencionados y la capacidad fotosintética existen dos consideraciones principales: Una concierne con la cantidad de aparato fotosintético por unidad de área foliar y la otra con el área interna de las células del mesófilo expuestas por unidad de área foliar. El grado de aumento en el espesor foliar o del peso foliar específico, refleja un incremento en el contenido potencial de enzimas (como RuBP carboxilasa y transportadores de electrones) por unidad de área foliar, pudiéndose esperar que la capacidad fotosintética a luz saturante aumente también. La tasa de fotosíntesis  $\text{CO}_2$  limitada y  $\text{CO}_2$  saturada pueden ser afectadas por tales cambios (Björkman, 1981).

En efecto se encontró que la tasa fotosintética muestra una relación lineal con el peso foliar específico en el rango de disponibilidad de luz (claro y sombra) al que fueron expuestas

tanto *A. triplinervia* como *D. rospigliosii* (fig. 19).

Respuestas similares en cuanto a la relación fotosíntesis - peso foliar específico o espesor de lámina, ha sido encontrada en hojas de una misma especie desarrollada bajo diferentes regímenes lumínicos (Chabot et al, 1979; Jurik et al, 1979; Fetcher et al, 1987; Sims y Pearcy, 1989).

Por el contrario, para algunas especies, se ha encontrado que la tasa fotosintética no aumenta en paralelo con el peso foliar específico al incrementarse los niveles de luz durante el crecimiento e incluso disminuye a altos niveles de luz. Se reportan resultados en este sentido para tres especies de palmas del sotobosque de un bosque lluvioso tropical en Costa Rica (Chazdon, 1986), y para *Streptochaeta sodiroana*, una especie herbácea de bambú del sotobosque en la isla de Barro Colorado, Panama (Mulkey, 1986).

Este tipo de respuesta es más bien característica de plantas de sombra, como resultado de su incapacidad de incrementar el contenido de enzimas potencialmente limitantes de la fotosíntesis en respuesta a un incremento en los niveles de luz y posiblemente por daños en el sistema fotosintético a altas intensidades de luz, además de que distintas especies pueden exhibir grandes diferencias en el desarrollo de estructuras no fotosintéticas tales como células epidérmicas, cutícula, paredes celulares, tejido vascular y también pueden diferir en el contenido de almidón, azúcares y solutos inorgánicos (Björkman, 1981).

En cuanto a lo concerniente a la segunda hipótesis, acerca de que un incremento en la relación  $a_{mes}/a$  podría aumentar la

superficie disponible para la transferencia difusiva del  $\text{CO}_2$  desde los espacios intercelulares, a los sitios aceptores del  $\text{CO}_2$  en las células del mesófilo. Asumiendo que la conductancia a tal transferencia es potencialmente limitante a la fotosíntesis, un incremento en la relación  $a_{\text{mes}}/a$  tendería a incrementar la tasa de fotosíntesis bajo condiciones limitantes de presiones de  $\text{CO}_2$ , no afectándola obviamente a presiones saturantes (Björkman, 1981).

Nobel et al (1975), en estudios acerca de los efectos de la intensidad de luz durante el desarrollo de la hoja sobre la relación  $a_{\text{mes}}/a$ , resistencias a la difusión de  $\text{CO}_2$  y la tasa fotosintética en *Plectranthus parviflorus*, encontraron que cuando los niveles de iluminación se incrementaron de 0.8 a 3.5  $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ , las hojas triplican el espesor foliar y la relación  $a_{\text{mes}}/a$  aumentó cinco veces, debido al incremento en el número y tamaño de las células del mesófilo, mostrando una relación casi lineal entre  $a_{\text{mes}}/a$  y el espesor foliar. Paralelamente la tasa de fotosíntesis se incrementa por un factor de 3.5 cuando el nivel de luz se aumentó en el rango antes señalado mostrando una alta correlación con la relación  $a_{\text{mes}}/a$ . Estos autores atribuyen las mayores tasas de fotosíntesis a luz saturante en las hojas de *P. parviflorus* crecidas con mayor iluminación a los incrementos en la relación  $a_{\text{mes}}/a$ , ya que no encontraron ningún cambio aparente en las resistencias internas para la difusión de  $\text{CO}_2$  (compuesta por resistencias de las paredes celulares, plasmalemas, citoplasma, membranas de los cloroplastos y la resistencia asociada con reacción de carboxilación). Turrell,

1936 y Holmgren, 1969 citados en Boardman (1977), reportan también una correlación positiva entre el espesor foliar y la relación  $a_{mes}/a$  y entre el peso foliar específico y la conductancia del mesófilo.

Sin embargo para algunas especies como *Fragaria virginiana*, *Fragaria vesca* y *Glycine max*, incrementos en el nivel de luz durante el crecimiento producen un aumento considerable en la relación  $a_{mes}/a$ , habiendo solo pequeños efectos sobre la tasa de fotosíntesis, lo cual puede ser atribuible al carácter de plantas de sombra de estas especies (Chabot y Chabot, 1977 citados en Björkman, 1981). Esto sugiere que los incrementos en la tasa fotosintética con aumentos en los niveles de luz durante el crecimiento, solo pueden ocurrir si los incrementos en la relación volumen del mesófilo/área foliar y  $a_{mes}/a$ , son acompañados por incrementos en la cantidad de RuBP carboxilasa, transportadores de electrones y otros constituyentes que determinan la tasa fotosintética a nivel de los cloroplastos. A este respecto Björkman (1981), concluye que hay pocas evidencias a cerca de que las diferencias en las tasas de fotosíntesis a luz saturante entre las diferentes especies pueda ser atribuida a diferencias en la relación  $a_{mes}/a$ , o que la transferencia difusiva del  $CO_2$  entre los espacios intercelulares y los cloroplastos impongan limitaciones importantes para la fotosíntesis en las plantas  $C_3$  que crecen en sus hábitats nativos o bajo regímenes de luz que simulen aquel prevaleciente en sus respectivos hábitats.

Aunque en la presente tesis no se midió la relación  $a_{mes}/a$ , se podría inferir en base al incremento encontrado en el espesor

foliar tanto en *A. triplinervia* como en *D. rospigliosii*, en el rango de disponibilidad de luz al que fueron expuestas (claro y sombra), de que exista también una correlación positiva entre la relación  $a_{mes}/a$  y el espesor de lámina tal como lo reportan los trabajos anteriormente mencionados y que este incremento podría afectar favorablemente la tasa fotosintética a luz saturante en las plantas crecidas en el claro, especulación que quedaría como una hipótesis por ser sometida a comprobación.

Se encontró que un mayor espesor de lámina de ambas especies en el claro, es producto de un mayor espesor del parénquima esponjoso mostrando una correlación positiva y significativa al graficar el espesor de lámina como variable dependiente y el espesor del parénquima en empalizada, esponjoso y epidermis superior como variables independientes (fig. 26). Estudios antómicos realizados con especies arbóreas de bosques nublados enanos, muestran que el aumento del espesor foliar de las hojas paquifilas, parece estar determinado por el engrosamiento del parénquima esponjoso más que de otros de los componentes de lámina foliar (Cavalier, 1986). Es probable que por tratarse de éste parénquima, sea el aire y no el agua el responsable último de éste aumento del espesor. Kapos (1982) citado en Cavalier (1986), concluye que la diferencia en el espesor de las hojas esclerófilas y paquifilas es la densidad del mesófilo; mientras en los esclerófilos (bosque seco tropical) se presenta una empalizada denso y el cociente empalizada/esponjoso de 0.72, en los paquifilos el mesófilo es esponjoso y la relación empalizada/esponjoso es de solo 0.47.

La densidad estomática en *A. triplinervia* y *D. rospigliosii* es baja (tabla 7), comparable a la encontrada en especies de sombra del sotobosque de la selva nublada de Rancho Grande, donde se reporta una densidad estomática promedio entre 73 y 257 estomas/mm<sup>2</sup> y una longitud de las células estomáticas entre 23 y 32  $\mu\text{m}$ , en los estratos inferiores (de 0 a 1.30 m) (Roth et al, 1986).

Una mayor densidad de estomas en las plántulas tanto de *A. triplinervia* y *D. rospigliosii* en el claro está en concordancia con lo reportado en numerosos estudios sobre la influencia de los niveles de luz en la estructura de la hoja, donde se encuentra que se diferencian mayor número de células estomáticas en las hojas expuestas a mayores intensidades de luz (Boardman, 1977), lo cual en términos de ganancia de carbono sería favorable ya que incrementaría a su vez la conductancia estomática al haber un mayor número de estomas por unidad de área foliar (Roth et al, 1986; Oberbauer y Strain, 1986; Fetcher et al, 1983).

#### 4.4 Respuesta fotosintética.

En este trabajo se enfatizó en gran medida, la influencia que tiene el ambiente de luz sobre la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  tanto en las condiciones naturales en las cuales se desarrollan ambas especies, como también en el laboratorio, con el fin de determinar la tasa de asimilación máxima. Dado que el ambiente de luz donde se realizaron las mediciones no es homogéneo debido a la variabilidad de micrositios que se pueden encontrar tanto en el claro (100 m<sup>2</sup>) como en el piso del bosque, y tomando en cuenta que en el experimento de aclimatación no se utilizaron casas de sombreado para homogeneizar y controlar los niveles de RFA, los resultados obtenidos reflejan esa heterogeneidad, por lo que al discutir estos valores es mejor hablar de tendencias, las cuales en muchos de los parámetros analizados son claras y consistentes, detectándose diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) tanto entre tratamientos como entre especies al aplicar los tests estadísticos correspondientes.

Uno de los aspectos en que se hace más énfasis en este tipo de investigación, es la caracterización, hasta donde se pueda, detallada del ambiente de luz donde se desarrollan las plantas. La tecnología actual ha desarrollado instrumentos y técnicas sofisticadas que permiten conocer con buena aproximación la cantidad y calidad de luz que se recibe en un sitio determinado del bosque o incluso a nivel de la planta, además de los patrones espacio - temporales de los flecos de luz, utilizando instrumentos fotométricos (sensores cuánticos ; fotodiodos que se colocan directamente sobre las hojas de las plantas),

conectados a microcomputadoras que pueden almacenar la información y tomar promedios a intervalos muy cortos de tiempo, así como también el uso de fotografías hemisféricas con procesamiento digital (Chazdon y Fetcher, 1984 a,b; Chazdon y Field, 1987; Walters y Field, 1987; Oberbauer et al, 1988,1989).

Aunque en el presente trabajo no se contaba con una instrumentación tan sofisticada, se realizaron cursos diarios y estacionales haciendo mediciones puntuales cada hora de la RFA, tanto en el claro como en la sombra del piso de bosque, encontrándose resultados bastante aproximados a los reportados en investigaciones realizadas en bosques lluviosos tropicales utilizando la tecnología antes mencionada. Sin embargo los promedios de RFA encontrados para la Carbonera tanto en la sombra del piso del bosque ( $26 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  - 1.12% de la radiación total medida a campo abierto) y en el claro ( $93 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  - 6% de la radiación total medida a campo abierto), son superiores a los reportados para condiciones similares (claro y sombra) por Chazdon y Fetcher (1984 a,b), para La Selva en Costa Rica, donde los promedios de RFA en el piso del bosque están entre  $4.12$  y  $12.7 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , y para un claro de  $200 \text{ m}^2$ ,  $35.2 \text{ umol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  lo cual corresponde de 1 - 2% y 9% respectivamente del total diario de RFA recibido a campo abierto. Las razones de estas diferencias pueden ser muy variadas debido a la distinta instrumentación utilizada en estos estudios, el muestreo, etc. Además de las características estructurales del bosque, orientación de los claros, topografía, latitud, ángulo solar, condiciones atmosféricas, etc, por lo que no vale la pena ahondar en ello, lo que si es cierto, es que en la Carbonera el

grado de cobertura de las copas no es muy denso ni continuo y además la ubicación en ladera y la acción del viento podría permitir una mayor entrada de luz lateral. Huber (1986), en un estudio sobre puntos de compensación de luz en plantas vasculares del sotobosque de la selva nublada de Rancho Grande, llega a conclusiones similares, argumentando que este tipo de bosque es relativamente claro y bien iluminado debido a que cubre laderas muy pendientes.

Las hipótesis planteadas en esta tesis acerca de que las características fotosintéticas de las especies y su estatus sucesional fueron basadas en buena parte en las predicciones de Bazzaz y Pickett (1980) y Bazzaz y Carlson (1982), quienes al idealizar las curvas de saturación de luz para las especies tempranas, proponen que estas deben mostrar altas tasas de fotosíntesis y altos puntos de saturación de luz, las sucesionales intermedias valores intermedios, las tardías y primarias valores bajos y por otra parte que la capacidad de aclimatación a cambios en los niveles de luz durante el desarrollo de la planta es mayor en las especies de la sucesión temprana.

De acuerdo a estas hipótesis, las tasas de fotosíntesis medidas en el campo, encontradas en este trabajo y la asignación inicial del estatus sucesional de las especies coincide con los resultados reportados por otros investigadores, de que las especies sucesionales tempranas poseen tasas fotosintéticas mayores que las especies tolerantes a la sombra (Stephens y Waggoner, 1970; Bazzaz y Pickett, 1980; Oberbauer y Strain;

1984).

Sin embargo, algunos patrones de respuesta como son la tasa fotosintética máxima por unidad de área foliar y la capacidad de aclimatación fotosintética a cambios en el ambiente de luz, no coincidieron con el supuesto estatus sucesional de las especies y su grado de tolerancia a la sombra. Hallazgos similares han sido reportados por otros investigadores en estudios sobre la capacidad de aclimatación fotosintética a la luz en especies arbóreas de bosques lluviosos tropicales (Langenheim et al, 1984; Walters y Field, 1987; Fetcher et al, 1987; Denslow, 1990).

*Alchornea triplinervia* no parece capaz de ajustar su tasa fotosintética máxima al ambiente de luz prevaleciente (fig. 18), y sin embargo al observar su ocurrencia en el bosque parece ser una especie muy flexible que se establece en sitios con radiaciones intensas como son los claros grandes, claros pequeños, teniendo también la capacidad de sobrevivir en la sombra del piso del bosque (2% de la insolación total a campo abierto), con un balance positivo de asimilación neta durante la mayor parte del día. Resultados parecidos a este, son reportados en *Palicourea riparia*, la cual es una especie que coloniza claros y también tiene la capacidad de germinar y persistir en las condiciones del bosque no perturbado (Lebrón, 1979). Algunas especies arbustivas de bosques lluviosos tropicales como *Piper hispidum*, se comportan también como generalistas encontrándose en sitios que van, desde claros recientes hasta la sombra del piso del bosque (Walters y Field, 1987).

El hecho de no encontrar diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en la tasa fotosintética máxima por unidad de área foliar medida bajo condiciones óptimas en el laboratorio, entre *A. triplinervia* y *D. rospigliosii*, ambas desarrolladas en el claro, puede ser un reflejo del ambiente lumínico donde se realizó el experimento (claro de  $100 \text{ m}^2$ , se recibe el 6% de la insolación total medida a campo abierto), por lo que probablemente la cantidad de radiación que recibían las plantas de *A. triplinervia* no eran las óptimas para expresar su máxima capacidad fotosintética. Sería necesario comprobar esta hipótesis, midiendo las tasas de fotosíntesis en individuos de esta especie desarrollados en ambientes completamente expuestos.

En el caso de *D. rospigliosii* que posee un banco de plántulas tolerantes a la sombra, los resultados del experimento de aclimatación demuestran que esta especie tiene la capacidad de ajustar su respuesta fotosintética, respondiendo a aumentos en los niveles de radiación, no mostrando señales de fotoinhibición como lo indican los resultados del rendimiento cuántico que inclusive es mayor en las plantas que crecieron en el claro comparado con las que crecieron en la sombra. Esto sugiere que esta especie se beneficiaría por la apertura de claros pequeños, aumentando así su tasa de crecimiento. Ensayos realizados en el bosque de San Eusebio (La Carbonera), sobre la influencia del factor luz en el desarrollo de *D. rospigliosii*, demuestran que esta especie aunque soporta plena sombra en el piso del bosque desarrollándose con un mínimo de luz, puede crecer incomparablemente mejor en condiciones de luz media o aún más

intensa (Lamprecht y Liscano, 1957). Resultados similares a este son reportados en diferentes estudios acerca de los efectos del ambiente de luz sobre el crecimiento y morfología de plántulas de diferentes especies arbóreas tanto primarias como secundarias de bosques lluviosos tropicales de México y Costa Rica, encontrándose un aumento significativo en el crecimiento con incrementos en los niveles de radiación y además para algunas especies la respuesta de aclimatación es mayor y más rápida, cuando plantas crecidas en la sombra son trasladadas a condiciones de sol, mientras que en caso contrario (sombreo), la aclimatación es más lenta o incluso ausente (Fetcher et al, 1983; Del Amo R, 1985; Popma y Bongers, 1988 a,b; Sanchez - Coronado et al, 1990).

Tanto *A. triplinervia* como *D. rospigliosii* mostraron puntos de compensación bajos y muy parecidos cuando crecieron en sombra total (tabla 8; figura 18) y por lo tanto en base a este parámetro es difícil clasificar a estas especies en categorías de tolerancia a la sombra, ya que al parecer el punto de compensación de luz fue afectado más por los tratamientos que por las especies. La pequeña diferencia (no significativa,  $P < 0.05$ ) con respecto al rendimiento cuántico entre los tratamientos de luz para ambas especies, posiblemente se deba a que la cantidad de radiación (RFA) que recibe el claro (6% de la irradiación solar) comparado con la sombra del piso del bosque (2% de la irradiación solar) es baja, no produciéndose daños en el aparato fotosintético de estas especies al trasladar las plantas de la sombra a el claro.

En cuanto a las tasas de respiración en la oscuridad, los

menores valores encontrados para *D. rospigliosii* en la sombra, es posible que le confieran una ventaja adaptativa para mantener un balance positivo de carbono a lo largo de un período de 24 horas, en comparación con *A. triplinervia* creciendo en la oscuridad. Loach (1967), en un estudio sobre la tolerancia a la sombra de cinco especies de bosque templado, plantea que las diferencias en las tasas de respiración puede ser el factor más importante, para el éxito o fracaso de las plántulas que crecen en el piso del bosque, donde la planta puede pasar muchas horas por debajo del punto de compensación de luz.

El contenido de nitrógeno total en las hojas, es otro aspecto en que difieren ambas especies y que refleja hasta cierto punto su estatus sucesional.

Un mayor contenido de nitrógeno por unidad de peso seco (23.57 - 21.25 mg/g) de la especie colonizadora de claros (*A. triplinervia*), es una característica que indica un mejor estatus nutricional inherente a especies de rápido crecimiento de la sucesión temprana.

En el caso de *D. rospigliosii*, su menor contenido de nitrógeno (12.96 - 11.31 mg/g) y hojas más escleromorfas (mayor PFE), son características propias de las especies de la sucesión tardía y/o primarias (tolerantes a la sombra) de crecimiento lento.

La relación entre la morfología de la hoja y el contenido de nitrógeno (fig. 24), es un aspecto que está bien documentado encontrándose que en condiciones de baja disponibilidad de nitrógeno, las plantas tienden a producir hojas más gruesas

(mayor PFE), con una mayor acumulación de carbohidratos estructurales y con menores contenidos de nitrógeno por gramo de peso seco (Medina, 1984).

Un factor que hay que tomar en cuenta, es la diferencia filogenética entre *A. triplinervia* (Angiospermae) y *D. rospigliosii* (Gimnospermae), y por lo tanto hay que ser cauteloso al establecer comparaciones con respecto a atributos fisiológicos y/o morfológicos y su relación con el estatus sucesional de las especies.

Los contenidos de nitrógeno foliar se encuentran dentro del rango de valores publicados para especies de bosques lluviosos tropicales, siendo en el caso de *A. triplinervia* más aproximados a los encontrados en especies en condiciones eutróficas (alrededor de 20.8 mg/g), mientras que en *D. rospigliosii* tienden a tener un valor intermedio entre condiciones eutróficas y oligotróficas (alrededor de 8.4 mg/g) (Mooney et al, 1984).

Para diferentes especies arbóreas en un gradiente sucesional de un bosque nublado tropical, se reportan valores de nitrógeno total que van desde 36.65 mg/g para *Heliocarpus americanus* (especie de la sucesión temprana), 17.58 mg/g en *Hyeronima moritziana* (especie de la sucesión tardía), hasta 15.57 mg/g en *Aspidosperma fendleri* (especie del bosque primario) (Añez, 1987).

En cuanto a los contenidos de nitrógeno y la tasa fotosintética por unidad de nitrógeno (eficiencia instantánea de uso de nitrógeno) y su relación con el ambiente de luz, un mayor valor en estos dos parámetros para las plantas desarrolladas en el claro de ambas especies, indica un mayor contenido de

proteínas solubles (en especial Rubisco), habiendo menor alocaCIÓN hacia las membranas tilacoides de los cloroplastos o clorofila.

Por el contrario la aclimataCIÓN a la sombra produce una proliferaciÓN de las membranas tilacoides, siendo esto consistente con la reducciÓN del costo de nitrógeno para la captaciÓN de luz. Sin tomar en cuenta los costos de síntesis y mantenimiento de la hoja, la aclimataCIÓN a la sombra parece incrementar los costos de nitrógeno de las tasas máximas de fotosíntesis a intensidades saturantes de luz. Sin embargo, si las hojas son comparadas a baja irradiaciÓN, la aclimataCIÓN puede ser vista como beneficiosa debido a que se reduce la tasa de respiraciÓN para un contenido dado de nitrógeno (fig. 22) (Evans, 1989).

En estudios sobre aclimataCIÓN fotosintética a la luz en especies del género *Piper*, que van desde especies colonizadoras de claros, tolerantes a la sombra y generalistas que pueden encontrarse tanto en claros como en la sombra, se encontró que para todas las especies  $A_{max}$  es fuertemente dependiente del contenido de nitrógeno foliar y que ambos parámetros ( $A_{max}$ ;  $N_{\text{foliar}}$ ) mostraban altas correlaciones con diferentes descriptores del ambiente de luz. Las tasas máximas de fotosíntesis presentaron valores entre 3.4 y 8.5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , encontrándose altos contenidos de nitrógeno para todas las especies, con un rango de valores desde 46.9 mg/g hasta 27.8 mg/g, siendo la eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno dos veces mayor en las especies de claros en comparaciÓN con las

del sotobosque, reportándose tasas tan altas como  $106 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ , para *P. hispidum* (especie generalista) y las más bajas ( $47 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) en *P. auritum* (árbol pionero restringido a sitios abiertos). En vista de que se presentan tasas bajas de fotosíntesis en hojas con alto contenido de nitrógeno, al discutir estos resultados, ellos atribuyen que esta baja eficiencia es debida a que una alta proporción del nitrógeno foliar es invertido en compuestos para la defensa contra patógenos y herbívoros en vez de a la maquinaria fotosintética (Mooney et al, 1984; Walters y Field, 1987; Chazdon y Field, 1987).

En este mismo sentido, en las especies arbóreas estudiadas por Añez (1987) en bosque nublado, se reportan valores más altos de tasa fotosintética máxima por unidad de área y nitrógeno foliar respectivamente, en la especie de la sucesión temprana *Heliocarpus americanus* ( $7.1 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ;  $70.9 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ), intermedios en la especie de la sucesión tardía *Tetrorchidium rubrivenium* ( $5.9 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ;  $31.0 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) y los más bajos en la especie del bosque primario *Aspidosperma fendleri* ( $3.8 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ;  $13.6 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ).

Reich et al (1991), para 23 especies de la Amazonia, reportan tasas de fotosíntesis por unidad de área y nitrógeno foliar respectivamente que van desde 9.3 a  $16.0 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y de 85 a  $150 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ .

Comparativamente las tasas máximas de fotosíntesis por unidad de área y nitrógeno foliar respectivamente encontradas en *A. triplinervia* en el claro ( $4.40 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ;  $59.30 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) como en *D. rospigliosii* en el claro ( $4.01 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ;

56.74  $\mu\text{mol mol N}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) son bajas con respecto a los valores mencionados anteriormente en las diferentes especies del género *Piper* y de la Amazonia, siendo parecidas a las encontradas por Añez (1987) para diferentes especies arbóreas de bosque nublado y en diversas especies de bosques lluviosos tropicales de estratos bajos (tipo de sombra), que muestran valores alrededor de 4.4 - 5.0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (tabla 9), según datos publicados por Koyama (1981) citado en Mooney (1984), lo cual corrobora las predicciones de Grubb (1977), a cerca de las bajas tasas fotosintéticas en las selvas de montaña.

Con respecto a las diferencias entre ambas especies al desarrollarse en los dos ambientes de luz respectivos (claro y sombra), se observa que *A. triplinervia* es tan eficiente fotosintéticamente en el uso del nitrógeno tanto en el claro como en la sombra (diferencias no significativas,  $P < 0.05$ ), por lo que la respuesta de aclimatación en este aspecto es baja, reteniendo las plantas desarrolladas en el claro sus características fotosintéticas al ser trasladadas a la sombra. En el caso de *D. rospigliosii* se observa un incremento significativo ( $P < 0.05$ ) en la EIUN en las plantas colocadas en el claro, lo cual confirma la mayor respuesta de aclimatación de esta especie encontrada en otros aspectos de sus características fotosintéticas y a su vez permite hacer la inferencia de que esta sea una especie dependiente de claros para poder alcanzar los estratos superiores del bosque y reproducirse.

Un factor importante que hay que tomar en cuenta al analizar la respuesta fotosintética en plantas que se encuentran en el

Tabla 9. Características diferenciales en la capacidad fotosintética de hojas de diversas plantas de Bosques Lluviosos Tropicales (Tomado de Koyama 1981 citado en Mooney et al. 1984)

Forma de Crecimiento	Tasa fotosintética máxima ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pto. de saturación de luz ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pto. de compensación luz ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )
Dosel superior			
Tipo sol	12.6 - 18.9	250 - 370	12
Tipo sombra	6.3 - 9.5	125 - 185	6 - 12
Dosel inferior			
Tipo sombra	4.4 - 5.0	125	6 - 12
Bosque secundario	12.6 - 15.8	125 - 245	6 - 12
Lianas	12.6 - 18.9	125 - 245	6 - 12
Hierbas	1.3 - 1.9	25 - 37	2.6 - 6

Determinaciones realizadas a una temperatura de la cámara entre 26 - 30 °C.

piso del bosque, es el comportamiento transiente del aparato estomático y de la maquinaria fotosintética ante la variabilidad de los patrones de RFA, debido a los flecos de luz, ya que como se señaló anteriormente estos contribuyen de manera sustancial (aproximadamente en un 58%) en el total diario de RFA en la sombra del piso del bosque. En los cursos de medición de fotosíntesis (figs. 2, 3, 16 y 17), se puede evidenciar que en las dos especies, la tasa de fotosíntesis aumenta rápida y considerablemente al ser expuesta la hoja a un rayo de luz en el momento de hacer la medición. Trabajos realizados sobre la respuesta fotosintética de especies  $C_3$  (*Claoxylon sandwicense*) y  $C_4$  (*Euphorbia forbesii*), que ocupan hábitats sombreados y fríos en un bosque subtropical en Hawaii, se estimó que un 60% de la ganancia de carbono en *Claoxylon* y 40% en *Euphorbia*, se atribuye a los flecos de luz (Robichaux y Pearcy, 1980 a,b ; Pearcy y Calkin, 1983). Resultados similares, han sido reportados para *Adenocaulon bicolor*, una hierba del sotobosque, encontrándose que cerca del 30 al 65% de la ganancia total de carbono es atribuible a la abundancia de flecos de luz, aún cuando la luz difusa está muy por encima del punto de compensación de ésta especie (Pfitsch y Pearcy, 1989 a,b).

Cuando se incrementa la cantidad de luz que recibe una planta, la cual estuvo anteriormente expuesta a un periodo largo con poca luz o en la oscuridad, se requiere un periodo de inducción antes de que se alcancen las máximas tasas de fotosíntesis. En las plantas superiores a menudo es difícil determinar la magnitud por la cual esta inducción es dependiente de factores metabólicos o de la respuesta estomática. Aunque el

periodo de tiempo para la inducción puede variar entre las especies, este es un requerimiento para alcanzar las máximas tasas de fotosíntesis en todas las plantas (Chazdon, 1988).

Estudios recientes sobre la inducción fotosintética en especies del sotobosque, *Alocasia macrorrhiza*, indican que durante los primeros 5 - 10 min. después de incrementar la luz, el aumento en la asimilación de  $\text{CO}_2$  es principalmente limitado por factores bioquímicos, tales como la actividad de la enzima carboxiladora, ribulosa 1,5 bifosfato carboxilasa (Rubisco). Generalmente las limitaciones fotosintéticas para la difusión del  $\text{CO}_2$  dentro del mesófilo, se hacen más importantes durante las fases tardías de la inducción (Chazdon y Pearcy, 1986a). Estudios de inducción en otras especies del piso del bosque confirman la importancia de las limitaciones bioquímicas durante las fases tempranas (Pearcy et al, 1985; Chazdon y Pearcy, 1986a).

En cuanto a las limitaciones estomáticas para la asimilación de  $\text{CO}_2$ , estas pueden variar de acuerdo a la conductancia estomática inicial, inmediatamente después del aumento de los niveles de luz (Pearcy, 1990). En plantas de *A. macrorrhiza* crecidas con bajos niveles de luz, cuando la conductancia inicial es baja (concentraciones internas de  $\text{CO}_2$  por debajo de 100  $\mu\text{bar}$ ), los incrementos en la tasa de asimilación en las fases tempranas de la inducción son predominantemente determinados por incrementos en la conductancia. En cambio cuando la conductancia estomática inicial es alta, la inducción bioquímica asume una mayor importancia en los primeros 10 a 15

minutos de inducción (Kirschbaum y Pearcy, 1988).

Con respecto a la eficiencia para la utilización de los flecos de luz y el estado de inducción de la hoja, estudios en *A. macrorrhiza* (hierba del sotobosque) y *Toona australis* (un árbol del dosel), muestran que las hojas de *A. macrorrhiza* consistentemente exhiben una tasa inicial de inducción más rápida que las hojas de *T. australis* ya sea bajo condiciones constantes o fluctuantes de luz y que además la pérdida del estado de inducción en *A. macrorrhiza* es más lenta, lo cual sugiere que esta especie es capaz de mantener Rubisco (y otras enzimas del ciclo de reducción del carbono) en un mayor estado de activación y/o mantiene un mayor pool de intermediarios del ciclo reductor del carbono en niveles bajos de luz. Estas diferencias en la respuesta de inducción resultan en una eficiencia mayor de utilización de los flecos de luz en la especie de sombra (*A. macrorrhiza*) en comparación con la especie de ambientes expuestos (*T. australis*) (Chazdon y Pearcy, 1986 a,b).

Por lo tanto, un aspecto importante de estudiar en las especies con las que se realizó la presente tesis, sería la respuesta de inducción y la eficiencia en la utilización de los flecos de luz. Hipotéticamente se esperaría que la especie cuyo hábitat natural en las etapas juveniles es la sombra del piso del bosque (*D. rospigliosii*) sea más eficiente en la utilización de la luz tanto difusa como de los flecos, en comparación con la especie colonizadora de claros (*A. triplinervia*). Al parecer en base a las características fotosintéticas encontradas en este trabajo en ambas especies, aunque *A. triplinervia* se caracteriza

por encontrarse normalmente en hábitats expuestos, su comportamiento en la sombra es incluso más eficiente que *D. rospigliosii* en su ambiente natural de luz, ya que la primera presenta mayor: tasa fotosintética máxima, eficiencia instantánea de uso de nitrógeno y rendimiento cuántico que *D. rospigliosii*; por lo tanto no se podría concluir que *A. triplinervia* presente desventajas en base a estos parámetros en ocupar sitios sombreados.

Sin embargo es probable que algunas características de *D. rospigliosii* como son menor: tasa de respiración en la oscuridad, punto de compensación de luz, relación clorofila a/b y mayor: relación clorofila/nitrógeno y conductancia estomática, le confieran algunas ventajas competitivas a largo plazo que aseguren su sobrevivencia como banco de plántulas en la sombra del piso del bosque.

Otro aspecto importante de investigar, que contribuiría al éxito de *D. rospigliosii* en la sombra, es la inversión energética en la fabricación de compuestos que le confieran resistencia al ataque de insectos y patógenos.

Evidencias en este sentido son reportadas en estudios realizados en plántulas de especies arbóreas tropicales en la isla de Barro Colorado (Panama), con el fin de identificar la importancia relativa de la distancia de dispersión, densidad de plántulas y las condiciones de luz sobre las causas de mortalidad por patógenos, indican que en las condiciones de claro se reduce significativamente la actividad de patógenos y que además las especies colonizadoras de rápido crecimiento

carecen de la fuerte resistencia al ataque de patógenos en comparación con las especies de crecimiento lento capaces de tolerar la sombra. También se encontró que las plántulas que se establecen alrededor de su árbol progenitor y además con alta densidad de individuos, incrementa los niveles de enfermedades especialmente bajo condiciones de sombra (Augsburger y Colleen, 1984). Coley (1987), para ésta misma localidad en un estudio sobre patrones de defensa de las plántulas al herbivorismo en 47 especies arbóreas, reporta también la tendencia de una mayor asignación de recursos en la fabricación de compuestos para defensa en las especies tolerantes a la sombra. En especies de la sucesión temprana de bosques lluviosos tropicales como son *Heliocarpus americanus* y *Ochroma lagopus* en condiciones de sombra, con frecuencia sus plántulas se ven etioladas y susceptibles al ataque de patógenos (Fetcher et al, 1983; Fletcher et al, 1987).

En general, los resultados sugieren que ambas especies tienen la capacidad de responder a cambios en su ambiente natural de luz, manteniendo un balance de carbono favorable durante el día, aunque con tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> muy bajas. Grubb (1977) citado en Añez (1987), señala que la productividad no es el factor primordial en la selección de especies en el bosque nublado, considerando la alta nubosidad y humedad predominante en el ecosistema que disminuyen la intensidad de luz y facilitan la invasión de hongos y bacterias en las hojas más que en cualquier bosque tropical de menor humedad. La baja disponibilidad de nutrientes y los mecanismos de defensa contra los patógenos son factores importantes que determinan otro tipo

de respuestas que no son precisamente las de maximizar las tasas fotosintéticas.

## 5. CONCLUSIONES.

1.- Las condiciones microclimáticas del claro (100 m<sup>2</sup>), se caracterizan por una mayor penetración y por más tiempo de radiación global y fotosintéticamente activa, así como también una mayor diferencia de presión de vapor hoja - aire, en ambas especies, en comparación con los valores registrados en el piso del bosque.

2.- La especie colonizadora de claros *A. triplinervia* se caracteriza por mantener tasas de transpiración y conductancia estomática baja, con pocas oscilaciones durante el día en comparación con la especie tolerante a la sombra *D. rospigliosii*, la cual presentó valores de transpiración y conductancia más elevados y con cierre estomático parcial controlado principalmente por la demanda evaporativa del ambiente, más que por la disminución del potencial hídrico foliar.

3.- Las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>, son mayores en la especie colonizadora de claros *A. triplinervia*, que en la especie tolerante a la sombra *D. rospigliosii*.

4.- Ambas especies son capaces de mantener un balance de carbono positivo en la sombra del piso del bosque durante la mayor parte del día, con tasas de fotosíntesis muy bajas, cercanas al punto de compensación.

5.- La capacidad de aclimatación fotosintética a la luz fue mayor en la especie tolerante a la sombra (*D. rospigliosii*) que en la especie colonizadora de claros (*A. triplinervia*).

6.- Los resultados sugieren que la aclimatación fotosintética en las plantas de la especie tolerante a la sombra (*D. rospigliosii*), hacen que ésta sea más competitiva cuando ocurre un claro. La sobrevivencia de las plantas después de la formación de un claro, puede depender más de la competencia con especies sucesionales con alta capacidad fotosintética que de la sobrevivencia o aclimatación del aparato fotosintético de las plántulas que han sido desarrolladas en la sombra. Por otro lado limitaciones estomáticas para la fotosíntesis podrían ocurrir en claros grandes debido a la sensibilidad a la demanda evaporativa del ambiente que muestra el aparato estomático de ésta especie. En el caso de la especie colonizadora de claros (*A. triplinervia*), aunque es capaz de sobrevivir en la sombra del piso del bosque y ser tan eficiente fotosintéticamente como la especie tolerante a la sombra (*D. rospigliosii*), es probable que a largo plazo el ataque de patógenos e insectos, sea un factor importante que determine su sobrevivencia en éste ambiente.

7.- La eficiencia de uso de agua es muy baja tanto en *A. triplinervia* como en *D. rospigliosii*, lo cual está relacionado con la buena disponibilidad hídrica y las bajas tasas de asimilación que se registraron en ambas especies.

8.- Un mayor contenido de nitrógeno foliar por unidad de peso y mayor eficiencia instantánea de uso de nitrógeno (tasa de fotosíntesis por unidad de nitrógeno) en la especie colonizadora de claros (*A. triplinervia*), indica un mejor estatus nutricional inherente a especies de rápido crecimiento de la sucesión temprana, en comparación con la especie tolerante a la sombra (*D. rospigliosii*).

9.- La relación clorofila/nitrógeno es significativamente mayor en las hojas de la especie tolerante a la sombra (*D. rospigliosii*), lo cual está relacionado con una mayor eficiencia para el aprovechamiento de las bajas intensidades de luz que se registran en el piso del bosque.

10.- La mayor cantidad de radiación solar que penetra en el claro, afecta algunas características de la anatomía foliar en ambas especies, produciéndose un incremento global del espesor de lámina, peso foliar específico y densidad estomática en comparación con las plantas crecidas en el piso del bosque.

11.- A pesar de la estacionalidad en el patrón de precipitación que existe en el ecosistema estudiado, no se detectaron diferencias estacionales significativas en los potenciales hídricos y componentes del mismo para ninguna de las dos especies, lo cual debe estar relacionado con la entrada extra de agua a través de la neblina, que ayuda a mantener un ambiente

frío y húmedo durante todo el año en el ecosistema en general.

12.- La especie colonizadora de claros (*A. triplinervia*) presentó características en sus relaciones hídricas (potenciales hídricos foliares y componentes del mismo) que indican una menor tolerancia a deficiencias hídricas que la especie tolerante a la sombra (*D. rospigliosii*).

13.- El enfoque ecofisiológico utilizado en el presente trabajo, basado en el estudio de algunas características del intercambio gaseoso con el fin de verificar varias hipótesis que relacionan patrones de regeneración (estatus sucesional) con la capacidad de aclimatación fotosintética a la luz en especies arbóreas, confirman en algunos aspectos y difieren en otros, de las predicciones derivadas de estudios realizados tanto en ambientes templados como tropicales acerca de que las especies sucesionales tempranas poseen tasas mayores de asimilación de  $CO_2$ , menor capacidad de aclimatación fotosintética a cambios en el régimen de luz, mayor conductancia estomática y tasas de transpiración y mayor resistencia para superar deficiencias hídricas en comparación con las especies del bosque primario (Bazzaz, 1979; Bazzaz y Pickett, 1980; Oberbauer y Strain, 1984).

Las divergencias entre las respuestas fisiológicas encontradas y el estatus sucesional de las especies estudiadas pueden ser causadas por factores intrínsecos debido a las diferencias filogenéticas entre *A. triplinervia* (Angiospermae) y *D. rospigliosii* (Gimnospermae). Otras pueden ser debidas a una

incorrecta asignación de las especies a los supuestos grupos de estrategias de regeneración, o bien a causa de la posible existencia de una gran diversidad de respuestas fisiológicas presentes entre los miembros de un mismo grupo, por lo que un análisis de las estrategias de regeneración de una especie no podrá hacerse en base a un solo término, es decir, como "tolerante a la sombra" ó "dependiente de claros".

Fetcher et al (1987), proponen que para evitar confusiones entre una clasificación que se base en características fisiológicas, con otras clasificaciones basadas en el supuesto estatus sucesional, es deseable que se adopte una terminología totalmente desligada de las categorías sucesionales tradicionales y que el uso de técnicas estadísticas de análisis multivariados pueden ser útiles para intentar tal clasificación.

6. REFERENCIAS.-

- Añez, M.A. (1987). Relaciones hídricas y nutricionales en especies arbóreas de un bosque nublado a lo largo de un gradiente sucesional. Tesis Magister Scientiarum. IVIC. pp. 205.
- Araus, J.L., Alegre, L., Tapia, L., Calafell, R. y Serret, M.D. (1986). Relationships between photosynthetic capacity and leaf structure in several shade plants. *Amer. J. Bot.* 73(12): 1760-1770.
- Arnon, D.I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant. Physiol.* 24: 1-15.
- Augsburger, C.K. y Collen, K.K. (1984). Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia.* 61: 211-217.
- Aylett, G.P. (1985). Irradiance interception, leaf conductance and photosynthesis in Jamaican upper montane rain forest trees. *Photosynthetica.* 19(3): 323-337.
- Bazzaz, F.A. (1979). The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351-371.
- Bazzaz, F.A. (1984). Dynamics of wet tropical forest and their species strategies. En: Medina, E.; Mooney, H.A.; Vazquez-Yanes, C. (Eds.) *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics.* The Hague. Boston. Lancaster. pp.233-243.
- Bazzaz, F.A. y Carlson, R.W. (1982). Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional species. *Oecologia.* 54: 313-316.
- Bazzaz, F.A. & Pickett, S.T.A. (1980). *Physiological Ecology of Tropical Succession: A Comparative Review.* *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:287-310.
- Björkman, O. (1981). Response to different quantum flux densities. In O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (Eds.). *Physiological Plant Ecology* 1. *Encyclopedia of plant physiology.* Vol.12A, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York. pp.57-107
- Boardman, N.K. (1977). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 28: 355-377.
- Bradford, K.J. y Hsiao, T.C. (1982). Physiological responses to moderate water stress. En: Lange, O.L.; Nobel, P.S.;

- Osmond, C.B. y Ziegler, H. (Eds.). *Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation*. Springer Verlag. Berlin. pp. 263-324.
- Canham, C.D. (1989). Different responses to gaps among shade tolerant tree species. *Ecology (supl.)*. 70(13): 548-550.
- Canham, C.D., Denslow, J.S., Platt, W.J., Runkle, J.R., Spies, T.A. y White, P.S. (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree - falls gaps in temperate and tropical forests. *Can. J. For. Res.* 20: 620-631.
- Cavalier, J. (1986). Relaciones hídricas y de nutrientes en bosques enanos nublados. Tesis de Magister Scientiarum. Facultad de Ciencias U.L.A. pp. 273.
- Chabot, B.F., Jurik, T.W. y Chabot, J.F. (1979). Influence of instantaneous and integrated light - flux density on leaf anatomy and photosynthesis. *Amer. J. Bot.* 66(8): 940-945.
- Chazdon, R.L. (1986). Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *Journal of Ecology*. 74:995-1012.
- Chazdon, R.L. (1988). Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv. Ecol. Res.* 18: 1-63.
- Chazdon, R.L. y Fetcher, N. (1984a). Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*. 72:553-564.
- Chazdon, R.L. y Fetcher, N. (1984b). Light environments of tropical forest. En: Medina, E.; Mooney, H.A. y Vazquez - Yanes, C. (Eds.) *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. The Hague. Boston. Lancaster. pp. 27-36.
- Chazdon, R.L. y Field, C.B. (1987). Determinants of the photosynthetic capacity in six rainforest Piper species. *Oecologia*. 73:222-230.
- Chazdon, R.L. y Pearcy, R.W. (1986a). Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecologia*. 69: 517-523.
- Chazdon, R.L. y Pearcy, R.W. (1986b). Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during lightflecks. *Oecologia*. 69: 524-531.
- Chiarello, N. (1984). Leaf energy balance in the wet lowland tropics. En: Medina, E.; Mooney, H.A. y Vazquez - Yanes, C. (Eds.) *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. The Hague. Boston. Lancaster. pp. 85-98.

- Clark, D.A. y Clark, D.B. (1987). Análisis de la regeneración de árboles del dosel en un bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Rev.Biol.Trop.*, 35 (supl.1):41-54.
- Coley, P.D. (1987). Patrones en las defensas de las plantas: por qué los herbívoros prefieren ciertas especies?. *Rev. Biol. Trop.* 35 (supl.): 151-164.
- Del Amo, R.S. (1985). Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. En: Gomez - Pompa, A. y del Amo, R.S. (Eds.) Investigaciones sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México. Volumen II. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Editorial Alhambra Mexicana S.A.
- Denslow, J.S. (1980). Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica*. 12 (supl.): 47-55.
- Denslow, J.S. (1987). Tropical rainforest gaps and the tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431-451.
- Denslow, J.S., Schultz, J.T., Vitousek, P.M. y Strain, B.R. (1990). Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*. 71(1): 165-179.
- Doley, D., Yates, D.J. y Unwin, G.L. (1987). Photosynthesis in Australian rainforest tree, *Argyrodendron peralatum*, during the rapid development and relief of water deficits in the dry season. *Oecologia*. 74: 441-449.
- Evans, J.R. (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia*. 78: 9-19.
- Farquhar, G.D. Y Sharkey, T.D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 33: 317-345.
- Fernández, D. y Fetcher, N. (1991). Fluorescencia de la clorofila y rendimiento cuántico en plántulas y arbolitos de bosques tropicales. *Actas del I Congreso Venezolano de Ecología*. Caracas. Venezuela. p.13.
- Fetcher, N. (1979). Water relations of five tropical tree species on Barro Colorado island, Panama. *Oecologia*. 40: 229-233.
- Fetcher, N. (1991). Ecofisiología y Dasonomía Tropical. *Actas del I Congreso Venezolano de Ecología*. Caracas. Venezuela. p. 1.
- Fetcher, N., Strain, B.R. y Oberbauer, S.F. (1983). Effects of light regime on growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia*. 58: 314-319.

- Fetcher, N., Oberbauer, S.F., Rojas, G. y Strain, B.R. (1987). Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Rev.Biol.Trop.*, (supl.1):97-110.
- Field, C.B., Ball, J.T y Berry, J.A. (1989). Photosynthesis: principles and field techniques. En: Pearcy, R.W., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A. y Rundel. (Eds.) *Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation.* Chapman and Hall. London. New York. pp.209-253.
- Field, C., Merino, J. y Mooney, H.A. (1983). Compromises between water - use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia.* 60: 384-389.
- Field, C. y Mooney, H.A. (1984). Measuring gas exchange of plants in the wet tropics. En: Medina, E.; Mooney, H.A. y Vazquez - Yanes, C. (Eds.) *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics.* The Hague. Boston. Lancaster. pp. 113-128.
- Field, C. y Mooney, H.A. (1986). The photosynthesis - nitrogen relationship in wild plants. En: Givnish, T.J. (Ed.) *On the Economy of Plant Form and Function.* Cambridge University Press. pp. 25-55.
- Glazer, A.N. y Melis, A. (1987). Photochemical reaction centers: structure, organization, and function. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 38: 11-45.
- Goldstein, G., Rada, F., Orozco, A., Montilla, M., Zabala, O., Cavelier, J. y Azocar, A. (1989 a). Mantenimiento de turgor en especies leñosas tropicales: Un modelo basado en cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad. *Annals of the Missouri Botanical Garden. Medellín Simposio.* pp. 37-49.
- Goldstein, G., Rada, F., Sternberg, L., Burguera, J.L., Orozco, A., Montilla, M., Zabala, O., Azocar, A., Canales, M.J. y Celis, A. (1989 b). Gas exchange and water balance of a mistletoe species and its mangrove hosts. *Oecologia.* 78: 176-183.
- Grubb, P.J. (1977). Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 83-107.
- Gulmon, S.L. y Mooney, H.A. Cost of defense and their effects on plant productivity. En: Givnish, T.J. (Ed.) *On the Economy of Plant Form and Function.* Cambridge University Press. pp. 681-698.
- Hartshorn, G.S. (1978). Tree falls and tropical forest dynamics. En: Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (Eds.)

Tropical Trees as Living Systems. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 617-638.

- Hartshorn, G.S. (1980). Neotropical forest dynamics. *Biotropica*. 12 (supl.): 23-30.
- Hartshorn, G.S. (1989). Application of gap theory to tropical forest management: natural regeneration on strip clear - cuts in the peruvian Amazon. *Ecology* (supl.). 70(3): 567-569.
- Hetsch, W. y Folster, H. (1982). Estudio de la relación clima pedogénesis en la Cordillera de Los Andes de Venezuela. En: Franco, W. (Ed.) VII Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo. Facultad de Ciencias Forestales. U.L.A. Mérida. Venezuela.
- Huber, O. (1986). Las selvas nubladas de Rancho Grande: observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. En: Huber, O. (Ed.). La Selva Nublada de Rancho Grande. Parque Nacional "Henri Pittier". Fondo Editorial Acta Científica. Caracas. pp. 131-170.
- Jaimes, M. (1984). Mecanismos de regulación del intercambio de gases en dos especies de coníferas tropicales de Selva Nublada. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. U.L.A. pp. 53.
- Jurik, T.W., Chabot, J.F. y Chabot, B.F. (1979). Ontogeny of photosynthetic performance in *Fragaria virginiana* under changing light regimes. *Plant. Physiol.* 63: 542-547.
- Kapos, V. y Tanner, E.V.J. (1985). Water relations of jamaican upper montane rainforest trees. *Ecology*. 66(1): 241-250.
- Kaufmann, M.R. (1976). Stomatal response of *Engelmann spruce* to humidity, light, and water stress. *Plant. Physiol.* 57: 898-801.
- Kirschbaum, M.U.F. y Pearcy, R.W. (1988). Gas exchange analysis of the relative importance of stomatal and biochemical factors in photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant. Physiol.* 86: 782-785.
- Kwesiga, F.R., Grace, J. y Sandford, A.P. (1986). Some photosynthetic characteristics of tropical timber trees as affected by the light regime during growth. *Annals of Botany*. 58: 23-32.
- Lamprecht, H. y Liscano, C. (1957). Estudios sobre la regeneración del *Podocarpus rospigliosii* Pilger y su desarrollo en la juventud. Instituto Forestal Latinoamericano de Investigación y Capacitación Forestal. Separata del Boletín No2.

- Lamprecht, H. y Veillón, J.P. (1957). La Carbonera. El Farol. 18(158): 17-24.
- Langenheim, J.H., Osmond, C.B., Brooks, A. y Ferrar, P.J. (1984). Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species. *Oecologia*. 63:215-224.
- Lebron, M.L. (1979). An autoecological study of *Palicourea riparia* Bentham as related to rain forest disturbance in Puerto Rico. *Oecologia*. 42:31-46.
- Lebron, M.L. (1980). Physiological plant ecology: some contributions to the understanding of secondary succession in tropical lowland rainforest. *Biotropica*. 12(supl.): 23-30.
- Loach, K. (1967). Shade tolerance in tree seedlings. I. Leaf photosynthesis and respiration in plants raised under artificial shade. *New Phytol.* 66:607-621.
- Long, S.P. (1985). Leaf gas exchange. En: Barber, J. y Baker, N.R. *Photosynthetic Mechanisms and the Enviroments*. Elsevier Science Publishers B.V. (Biomedical Division).
- Long, S.P. y Hällgren, J.E. (1987). Measurement of CO<sub>2</sub> assimilation by plants in the field and the laboratory. En: Coombs, J., Hall, D.O., Long, S.P. y Scurlock, J.M.O. (Eds.) *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. Second edition. Pergamon Press. Oxford. England.
- Medina, E. (1984). Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. En: Medina, E.; Mooney, H.A. y Vazquez - Yanes, C. (Eds.) *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. The Hague. Boston. Lancaster. pp. 139-155.
- Medina, E. (1986 a). Aspectos ecofisiológicos de plantas de bosques nublados tropicales: el bosque nublado de Rancho Grande. En: Huber, O. (Ed.) *La Selva Nublada de Rancho Grande*. Parque Nacional "Henri Pittier". Fondo Editorial. Acta Científica Venezolana. Caracas. pp. 189-196.
- Medina, E. (1986 b). Forest, Savannas and Montane Tropical Enviroments. En: Baker, N.R., Long, S.P. (Eds.) *Photosynthesis in Contrasting Enviroments*. Elsevier Science Publishers B.V. (Biomedical Division).
- Meinzer, F., Goldstein, G. y Jaimes, M. (1984). The effect of atmospheric humidity on stomatal control of gas exchange in two tropical coniferous species. *Can.J.Bot.* 62:591-595.
- Montilla, M., Azocar, A. y Goldstein, G. (1989). Efectos de la hemiparásita *Phthirusa pyrifolia* sobre el balance hídrico

de dos hospedantes. *Acta Decologica/Oecologia Plantarum*. 10(4):379-396.

- Mooney, H.A., Björkman, A.E., Hall, A.E., Medina, E. y Tomlinson, P.B. (1980). The study of physiological ecology of tropical plants - current status and needs. *BioScience*. 30(1): 22-26.
- Mooney, H.A., Field, C. y Vazquez-Yanes, C. (1984). Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. En: Medina, E., Mooney, H.A. y Vazquez-Yanes, C. (Eds.). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. The Hague. Boston. Lancaster. pp.113-128.
- Mott, K.A., Gibson, A.C. y O'Leary, J.W. (1982). The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant Cell and Environment*. 5:455-460.
- Mulkey, S.S. (1986). Photosynthetic acclimation and water-use efficiency of three species of understory herbaceous bamboo (Gramineae) in Panama. *Oecologia*. 70: 514-519.
- Müller, L. (1961). Un aparato de microKjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. *Turrialba*. 11(1): 17-25.
- Myers, B.J., Robichaux, R.H., Unwin, G.L. y Craig, I.E. (1987). Leaf water relations and anatomy of tropical rainforest tree species vary with crown position. *Oecologia*. 74: 81-85.
- Nobel, P.S., Zaragoza, L.J. y Smith, W.K. (1975). Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. *Plant. Physiol.* 55: 1067-1070.
- Oberbauer, S.F. (1985). Plant water relations of selected species in wet and dry tropical lowland forest in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33(2): 137-142.
- Oberbauer, S.F. y Strain, B.R. (1984). Photosynthesis and successional status of Costa Rican rain forest trees. *Photosynthesis Research*. 5:227-232.
- Oberbauer, S.F. y Strain, B.R. (1986). Effects of canopy position and irradiance on leaf physiology and morphology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae). *Amer. J. Bot.* 73(3): 409-416.
- Oberbauer, S.F., Strain, B.R. y Riechers, G.H. (1987). Field water relations of a wet - tropical tree species, *Pentaclethra macroloba*, (Mimosaceae). *Oecologia*. 71: 369-374.

- Oberbauer, S.F., Clark, D.B., Clark, D.A. y Quesada, M. (1988). Crown lights environments of saplings of two species of rain forest emergent trees. *Oecologia*. 75: 207-212.
- Oberbauer, S.F., Clark, D.A., Clark, D.B. y Quesada, M. (1989). Comparative analysis of photosynthetic light environments within the crowns of juvenile rain forest trees. *Tree Physiology*. 5: 13-23.
- Orians, G.H. (1982). The influence of tree-falls in tropical forest in tree species richness. *Tropical Ecology*. 23(2): 255-279.
- Osmond, C.B., Björkman, O. y Anderson, D.J. (1980). *Physiological processes in plant ecology: toward a synthesis with Atriplex*. Springer. Berlin. Heidelberg. New York.
- Osonubi, O. y Davies, W.J. (1980). The influence of plant water stress on stomatal control of gas exchange at different levels of atmospheric humidity. *Oecologia*. 46:1-6.
- Pallardy, S.G. y Kozlowski, T.T. (1979). Stomatal response of *Populus* clones to light intensity and vapor pressure deficit. *Plant. Physiol.* 64: 112-114.
- Pearcy, R.W. y Calkin, H.W. (1983). Carbon dioxide exchange of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> tree species in the understory of Hawaiian forest. *Oecologia*. 58:26-32.
- Pearcy, R.W., Osteryoung, K. y Calkin, H.W. (1985). Photosynthetic responses to dynamic light environments by Hawaiian trees. Time course of CO<sub>2</sub> uptake and carbon gain during sunflecks. *Plant. Physiol.* 79: 896-902.
- Pearcy, R.W., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A. y Rundel, P.W. (1989). *Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall. London. New York. pp. 430-431.
- Pearcy, R.W. (1990). Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 41: 421-453.
- Pfitsch, W.A. y Pearcy, R.W. (1989 a). Daily carbon gain by *Adenocaulon bicolor* (Asteraceae) a redwood forest understory herb, in relation to its light environment. *Oecologia*. 80: 465-470.
- Pfitsch, W.A. y Pearcy, R.W. (1989 b). Steady - state and dynamic photosynthetic response of *Adenocaulon bicolor* (Asteraceae) in its redwood forest habitat. *Oecologia*. 80: 471-476.
- Pickett, S.T.A. (1983). Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community

- dynamics. *Tropical Ecology*. 24(1):68-84.
- Popma, P. y Bongers, F. (1988 a). The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*. 75: 625-632.
- Popma, P. y Bongers, F. (1988 b). Acclimation of seedlings of three tropical rain forest species to changing light availability. Tesis Phd. Universidad de Utrecht. Holanda. pp. 151-162.
- Quintero, R.D. (1981). Morfología de hojas y yemas en: *Decuscarpus rospigliosii*, *Podocarpus oleifolius* y *Prumnopitys montana*. U.L.A. Facultad de Ciencias Forestales. Mérida. Venezuela.
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B. y Ellsworth, D.S. (1991). Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*. 86: 16-24.
- Ricardi, M., Hernandez, C. y Torres, F. (1987). Morfología de plántulas de árboles de los bosques del Estado Mérida. Facultad de Ciencias. U.L.A.
- Robichaux, R.H. y Pearcy, R.W. (1980 a). Environmental characteristics, field water relations, and photosynthetic responses of  $C_4$  Hawaiian *Euphorbia* species from contrasting habitats. *Oecologia*. 47: 99-105.
- Robichaux, R.H. y Pearcy, R.W. (1980 b). Photosynthetic responses of  $C_3$  and  $C_4$  species from cool shaded habitats in Hawaii. *Oecologia*. 47:106-109.
- Robichaux, R.H., Rundel, P.W., Steemmerman, L., Canfield, J.E., Morse, S.R. y Friedman, W.E. (1984). Tissue water deficits and plant growth in wet tropical environments. En: Medina, E., Mooney, H.A. y Vazquez - Yanes, C. (Eds.) *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. The Hague. Boston. Lancaster. pp. 99-112.
- Roth, I., Mérida, T. y Lindorf, H. (1986). Morfología y anatomía de plantas de la selva nublada. En: Huber, O. (Ed.) *La Selva Nublada de Rancho Grande. Parque Nacional "Henri Pittier"*. Fondo Editorial. Acta Científica. Caracas. pp. 205-288.
- Rundel, P.W. y Becker, P.F. (1987). Cambios estacionales en las relaciones hídricas y en la fenología vegetativa de plantas de estrato bajo de bosque tropical de la isla de Barro Colorado, Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 35(supl. 1): 41-54.
- Sanchez - Coronado, M.E., Rincon, E. y Vazquez - Yanes, C. (1990). Growth responses of three contrasting *Piper*

- species growing under different light conditions. *Can. J. Bot.* 68: 1182-1186.
- Sarmiento, G., Monasterio, M., Azocar, A., Castellano, E. y Silva, J. (1971). Estudio integral de la cuenca de los ríos Chama y Capazón. Subproyecto No III. Vegetación Natural. U.L.A. Facultad de Ciencias. Mérida. Venezuela.
- Schulze, E.D. (1986). Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 37: 247-274.
- Schulze, E.D., Lange, O., Buschbom, B., Kappen, L. y Evenary, M. (1972). Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta.* 108:259-270.
- Schulze, E.D. y Hall, A.E. (1982). Stomatal responses, water loss and CO<sub>2</sub> assimilation rates of plants in contrasting environments. En: Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. y Ziegler, H. (Eds.) *Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation. Encyclopedia of Plant Physiology.* Vol 12B. Springer - Verlag. Berlin. Heiderberg - New York. pp. 181-230.
- Sims, D.A. y Pearcy, R.W. (1989). Photosynthetic characteristics of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, and a related crop species, *Colocasia esculenta* grown in contrasting light environments. *Oecologia.* 79:53-59.
- Stadtmüller, T. (1987). Los Bosques Nublados del Trópico Húmedo. Universidad de las Naciones Unidas.
- Stephens, G.R. y Waggoner, P.E. (1970). Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. Part I. *BioScience.* 20(19):1050-1053.
- Steyermark, J. y Huber, O. (1978). Flora del Avila. Publicación Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas.
- Swaine, M.D. y Whitmore, T.C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio.* 75:81-86.
- Tyree, M.T. y Hammel, H.T. (1972). The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure - bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282.
- Tyree, M.T. y Jarvis, P.G. (1982). Water in tissues and Cells. En: Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. y Ziegler, H. (Eds.) *Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation.* Springer - Verlag. New York. pp. 35-78.

- von Caemmerer, S. y Farquhar, G.D. (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*. 153: 376-387.
- Veillón, J.P. (1962). *Coníferas Autóctonas de Venezuela*. Los Podocarpus. U.L.A. Facultad de Ciencias Forestales. Mérida. Venezuela.
- Walters, M.B. y Field, C.B. (1987). Photosynthetic light acclimation in two rainforest Piper species with different ecological amplitudes. *Oecologia*. 72:449-456.
- Webster & Huft (1988). Revised synopsis of Panamanian Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 75(3): 1100-1103.
- Whitehead, D., Okali, D.U.U. y Fasehun, F.E. (1981). Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *Journal of Applied Ecology*. 18: 571-587.
- Whitmore, T.C. (1978). Gaps in forest canopy. En: Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (Eds.) *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press. pp. 639-655.
- Whitmore, T.C. (1989). Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology (supl.)*. 70(3): 536-538.
- Wong, S.C., Cowan, I.R. y Farquhar, G.D. (1979). Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*. 282: 424-426.
- Zinck, A. (1986). Características y fragilidad de los suelos en ambiente de selva nublada: el ejemplo de Rancho Grande. En: Huber, O. (Ed.) *La Selva Nublada de Rancho Grande*. Parque Nacional "Henri Pittier". Fondo Editorial. Acta Científica Venezolana. Caracas. pp. 31-90.

**APENDICE A**



Tabla No 4. Curso diario en *A. triplinervia* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 06/09/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
11:36	20.10 $\pm$ 0.03	20.10 $\pm$ 0.03	0.24	32.00 $\pm$ 7.42	0.092 $\pm$ 0.00	0.18 $\pm$ 0.05	0.71 $\pm$ 0.22	
12:12	17.10 $\pm$ 0.09	17.60 $\pm$ 0.01	0.04	12.50 $\pm$ 2.89	0.124 $\pm$ 0.01	1.28 $\pm$ 0.13	-0.18 $\pm$ 0.09	
14:31	19.50 $\pm$ 0.12	19.70 $\pm$ 0.11	0.09	0.00 $\pm$ 0.00	0.059 $\pm$ 0.00	0.56 $\pm$ 0.03	-0.11 $\pm$ 0.10	

Tabla No 5. Curso diario en *D. rospigliosii* (claro) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 06/09/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
10:00	15.90 $\pm$ 0.11	16.80 $\pm$ 0.07	0.26	30.00 $\pm$ 0.00	0.204 $\pm$ 0.02	2.37 $\pm$ 0.21	0.41 $\pm$ 0.00	
10:40	16.90 $\pm$ 0.03	17.50 $\pm$ 0.06	0.02	30.00 $\pm$ 0.00	0.181 $\pm$ 0.01	1.31 $\pm$ 0.14	0.38 $\pm$ 0.12	
12:58	21.20 $\pm$ 0.10	21.80 $\pm$ 0.15	0.27	152.50 $\pm$ 78.08	0.125 $\pm$ 0.01	1.98 $\pm$ 0.24	1.17 $\pm$ 0.32	
13:44	19.40 $\pm$ 0.11	20.20 $\pm$ 0.05	0.41	45.00 $\pm$ 29.25	0.175 $\pm$ 0.02	2.12 $\pm$ 0.28	1.11 $\pm$ 0.45	

Tabla No 6. Curso diario en *D. rospigliosii* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 06/09/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
8:15								0.26 $\pm$ 0.01
11:11	19.80 $\pm$ 0.22	20.30 $\pm$ 0.13	0.17	192.00 $\pm$ 111.38	0.133 $\pm$ 0.03	1.89 $\pm$ 0.34	0.88 $\pm$ 0.21	
11:28	20.30 $\pm$ 0.09	20.30 $\pm$ 0.05	0.12	68.00 $\pm$ 29.66	0.227 $\pm$ 0.02	0.32 $\pm$ 0.16	0.69 $\pm$ 0.12	
11:48								0.33 $\pm$ 0.03
12:22	17.70 $\pm$ 0.08	18.10 $\pm$ 0.12	0.05	14.00 $\pm$ 2.74	0.208 $\pm$ 0.02	1.03 $\pm$ 0.19	-0.52 $\pm$ 0.04	
12:27	18.40 $\pm$ 0.15	19.20 $\pm$ 0.06	0.00	50.00 $\pm$ 9.35	0.179 $\pm$ 0.02	2.05 $\pm$ 0.18	0.60 $\pm$ 0.10	
14:07	19.60 $\pm$ 0.15	20.50 $\pm$ 0.05	0.00	20.00 $\pm$ 4.71	0.130 $\pm$ 0.02	2.21 $\pm$ 0.30	0.04 $\pm$ 0.38	
14:16	19.70 $\pm$ 0.04	20.10 $\pm$ 0.01	0.06	10.00 $\pm$ 0.00	0.095 $\pm$ 0.01	0.95 $\pm$ 0.05	0.46 $\pm$ 0.17	
15:05								0.20 $\pm$ 0.04

Tabla No 7. Curso diario en *A. triplinervia* (claro) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 13/09/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
8:33								0.20 ± 0.02
9:45	15.80 ± 0.08	15.60 ± 0.05	0.30	50.00 ± 0.00	0.108 ± 0.02	1.13 ± 0.21	1.17 ± 0.35	
11:41	19.00 ± 0.08	18.30 ± 0.06	0.40	97.50 ± 0.00	0.138 ± 0.01	1.70 ± 0.12	2.32 ± 0.10	
12:42								0.40 ± 0.05
13:09	18.10 ± 0.18	19.20 ± 0.01	0.20	77.50 ± 0.00	0.134 ± 0.02	0.96 ± 0.26	1.14 ± 0.61	
14:20	18.60 ± 0.20	19.40 ± 0.02	0.30	117.50 ± 0.00	0.148 ± 0.02	1.80 ± 0.16	2.05 ± 0.49	
14:57								0.40 ± 0.02
15:23	19.10 ± 0.45	20.90 ± 0.07	0.30	70.00 ± 0.00	0.099 ± 0.01	0.16 ± 0.10	1.31 ± 0.11	

Tabla No 8. Curso diario en *A. triplinervia* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 13/09/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
10:37	16.60 ± 0.12	17.10 ± 0.10	0.17	155.00 ± 81.99	0.112 ± 0.02	1.19 ± 0.22	1.09 ± 0.39	
11:15	16.30 ± 0.07	16.70 ± 0.05	0.14	35.00 ± 5.77	0.116 ± 0.01	1.02 ± 0.12	1.00 ± 0.28	
13:39	18.90 ± 0.04	19.20 ± 0.01	0.40	12.50 ± 2.89	0.087 ± 0.01	0.79 ± 0.13	0.94 ± 0.42	
14:00	18.10 ± 0.04	18.40 ± 0.07	0.17	15.00 ± 3.33	0.086 ± 0.01	0.73 ± 0.12	0.65 ± 0.10	
16:09	19.70 ± 0.04	20.00 ± 0.04	0.19	7.50 ± 2.99	0.071 ± 0.01	0.79 ± 0.10	-0.07 ± 0.12	

Tabla No 9. Curso diario en *D. rospigliosii* (claro) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 13/09/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
10:03	15.40 ± 0.13	16.10 ± 0.11	0.10	50.00 ± 0.00	0.308 ± 0.02	1.83 ± 0.14	1.48 ± 0.14	
11:51	17.80 ± 0.13	19.00 ± 0.20	0.13	62.50 ± 12.80	0.281 ± 0.03	3.17 ± 0.26	1.16 ± 0.00	
13:00	16.90 ± 0.26	17.70 ± 0.40	0.10	60.00 ± 18.71	0.397 ± 0.05	2.18 ± 0.33	1.14 ± 0.00	
14:40	22.81 ± 1.61	22.70 ± 0.50	0.40	225.00 ± 79.51	0.159 ± 0.01	0.63 ± 0.20	0.96 ± 0.02	
15:12	20.21 ± 0.37	20.70 ± 0.40	0.14	253.00 ± 107.30	0.129 ± 0.00	0.83 ± 0.06	1.22 ± 0.08	

Tabla No 10. Curso diario en *D. rospigliosii* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 13/09/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )		Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
8:26									0.20 $\pm$ 0.00
10:20	15.70 $\pm$ 0.00	17.50 $\pm$ 0.10	0.18	50.00 $\pm$	9.43	0.337 $\pm$ 0.03	3.07 $\pm$ 0.19	0.90 $\pm$ 0.04	
11:30	16.70 $\pm$ 0.00	17.30 $\pm$ 0.10	0.22	65.00 $\pm$	5.77	0.218 $\pm$ 0.02	1.56 $\pm$ 0.22	0.95 $\pm$ 0.14	
12:37									0.36 $\pm$ 0.07
13:23	18.10 $\pm$ 0.00	18.60 $\pm$ 0.20	0.44	18.00 $\pm$	2.24	0.177 $\pm$ 0.02	2.15 $\pm$ 0.18	0.46 $\pm$ 0.21	
14:09	17.20 $\pm$ 0.25	18.70 $\pm$ 0.27	0.21	392.50 $\pm$	7.26	0.173 $\pm$ 0.03	2.02 $\pm$ 0.34	0.96 $\pm$ 0.17	
14:53									0.46 $\pm$ 0.06
15:35	17.00 $\pm$ 0.18	18.90 $\pm$ 0.30	0.20	10.00 $\pm$	0.00	0.126 $\pm$ 0.01	1.16 $\pm$ 0.18	0.07 $\pm$ 0.66	

Tabla No 11. Curso diario en *A. triplinervia* (claro) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 09/11/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )		Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
9:34	15.60 $\pm$ 0.11	16.30 $\pm$ 0.03	0.30	10.00 $\pm$	0.00	0.167 $\pm$ 0.04	1.63 $\pm$ 0.29	-0.10 $\pm$ 0.12	
8:49									0.21 $\pm$ 0.01
11:55	20.60 $\pm$ 0.62	19.60 $\pm$ 0.34	0.41	922.00 $\pm$	362.80	0.090 $\pm$ 0.01	1.31 $\pm$ 0.13	1.26 $\pm$ 0.57	
12:53									0.48 $\pm$ 0.05
13:20	19.60 $\pm$ 0.03	20.10 $\pm$ 0.12	0.26	64.00 $\pm$	9.08	0.085 $\pm$ 0.01	1.41 $\pm$ 0.14	1.20 $\pm$ 0.28	
14:45	18.70 $\pm$ 0.09	19.40 $\pm$ 0.03	0.21	40.00 $\pm$	5.00	0.117 $\pm$ 0.02	1.90 $\pm$ 0.22	0.64 $\pm$ 0.23	
15:13									0.20 $\pm$ 0.02
15:47	18.90 $\pm$ 0.05	19.40 $\pm$ 0.06	0.12	24.00 $\pm$	4.47	0.104 $\pm$ 0.01	1.18 $\pm$ 0.14	0.46 $\pm$ 0.17	

Tabla No 12. Curso diario en *A. triplinervia* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 09/11/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )		Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
10:34	18.00 $\pm$ 0.19	18.30 $\pm$ 0.01	0.20	46.67 $\pm$	44.91	0.113 $\pm$ 0.02	0.95 $\pm$ 0.17	0.20 $\pm$ 0.00	
11:30	17.80 $\pm$ 0.02	18.40 $\pm$ 0.02	0.30	10.00 $\pm$	0.00	0.119 $\pm$ 0.02	1.34 $\pm$ 0.23	0.11 $\pm$ 0.00	
13:41	19.30 $\pm$ 0.13	19.90 $\pm$ 0.10	0.20	10.00 $\pm$	0.00	0.082 $\pm$ 0.01	1.40 $\pm$ 0.18	-0.07 $\pm$ 0.00	
14:26	18.70 $\pm$ 0.06	18.90 $\pm$ 0.09	0.10	56.00 $\pm$	28.42	0.086 $\pm$ 0.01	0.69 $\pm$ 0.10	0.71 $\pm$ 0.13	
16:30	18.50 $\pm$ 0.08	18.70 $\pm$ 0.20	0.10	2.00 $\pm$	2.24	0.090 $\pm$ 0.01	0.47 $\pm$ 0.10	-0.28 $\pm$ 0.13	



Tabla No 16. Curso diario en *A. triplinervia* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 22/11/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )		Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
9:45	17.60 ± 0.04	18.20 ± 0.00	0.00	10.00 ±	0.00	0.163 ± 0.01	1.46 ± 0.10	0.13 ± 0.01	
10:20	16.40 ± 0.06	16.90 ± 0.01	0.00	10.00 ±	0.00	0.142 ± 0.02	1.08 ± 0.18	0.09 ± 0.01	
11:55	16.30 ± 0.09	16.80 ± 0.02	0.04	18.00 ±	2.24	0.170 ± 0.03	1.30 ± 0.22	0.49 ± 0.12	
12:21	15.80 ± 0.10	16.30 ± 0.02	0.02	10.00 ±	0.00	0.163 ± 0.03	1.19 ± 0.23	0.17 ± 0.11	
14:40	16.80 ± 0.08	17.20 ± 0.10	0.15	6.00 ±	0.00	0.133 ± 0.01	0.96 ± 0.10	0.02 ± 0.10	

Tabla No 17. Curso diario en *D. rospigliosii* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 22/11/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )		Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
8:28									0.18 ± 0.02
9:25	15.90 ± 0.19	17.50 ± 0.20	0.00	10.00 ±	0.00	0.608 ± 0.12	3.94 ± 0.38	0.28 ± 0.00	
10:30	16.00 ± 0.28	17.30 ± 0.13	0.00	10.00 ±	0.00	0.364 ± 0.08	3.07 ± 0.44	0.29 ± 0.00	
11:42	14.60 ± 0.20	16.10 ± 0.17	0.00	10.00 ±	0.00	0.530 ± 0.13	3.06 ± 0.47	0.23 ± 0.00	
12:30	16.40 ± 0.11	17.40 ± 0.09	0.00	10.00 ±	0.00	0.334 ± 0.06	2.02 ± 0.35	0.28 ± 0.00	
13:43									0.29 ± 0.03
14:30	14.90 ± 0.06	16.40 ± 0.11	0.02	6.00 ±	0.00	0.434 ± 0.09	3.47 ± 0.37	-0.14 ± 0.00	
15:06									0.29 ± 0.01

Tabla No 18. Curso diario en *A. triplinervia* (claro) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 17/01/91

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )		Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
8:38									0.17 ± 0.01
9:53	15.30 ± 0.12	15.90 ± 0.09	0.31	28.00 ±	2.24	0.150 ± 0.03	1.64 ± 0.20	0.22 ± 0.16	
11:09	16.30 ± 0.06	16.80 ± 0.07	0.24	30.00 ±	12.25	0.174 ± 0.02	1.31 ± 0.12	0.27 ± 0.20	
11:51	16.60 ± 0.09	17.20 ± 0.14	0.35	126.00 ±	21.39	0.164 ± 0.02	1.82 ± 0.19	1.47 ± 0.26	
12:32									0.40 ± 0.13
14:00	18.30 ± 0.06	18.90 ± 0.05	0.23	92.00 ±	18.80	0.124 ± 0.02	1.67 ± 0.19	1.39 ± 0.30	
14:23									0.29 ± 0.06
14:40	16.80 ± 0.07	17.40 ± 0.12	0.18	36.00 ±	4.50	0.132 ± 0.01	1.49 ± 0.11	1.01 ± 0.30	

Tabla No 19. Curso diario en *A. triplinervia* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 17/01/91

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
10:30	15.30 $\pm$ 0.05	15.90 $\pm$ 0.08	0.02	10.00 $\pm$ 2.89	0.150 $\pm$ 0.02	1.26 $\pm$ 0.17	0.24 $\pm$ 0.16	
10:50	16.40 $\pm$ 0.08	16.80 $\pm$ 0.01	0.14	10.00 $\pm$ 0.00	0.122 $\pm$ 0.02	0.89 $\pm$ 0.19	0.13 $\pm$ 0.00	
12:15	17.80 $\pm$ 0.11	18.10 $\pm$ 0.15	0.36	20.00 $\pm$ 0.00	0.121 $\pm$ 0.02	0.81 $\pm$ 0.21	0.35 $\pm$ 0.17	
13:00	15.30 $\pm$ 0.10	15.70 $\pm$ 0.20	0.22	10.00 $\pm$ 0.00	0.159 $\pm$ 0.02	1.02 $\pm$ 0.19	0.16 $\pm$ 0.03	
13:50	17.70 $\pm$ 0.05	18.20 $\pm$ 0.09	0.04	10.00 $\pm$ 0.00	0.109 $\pm$ 0.01	1.02 $\pm$ 0.13	0.04 $\pm$ 0.08	

Tabla No 20. Curso diario en *D. rospigliosii* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), fotosíntesis (A) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).

Fecha: 17/01/91

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	A ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
8:38								0.23 $\pm$ 0.02
10:20	14.60 $\pm$ 0.23	15.80 $\pm$ 0.10	0.00	2.50 $\pm$ 2.89	0.353 $\pm$ 0.10	2.87 $\pm$ 0.50	-0.53 $\pm$ 0.08	
10:56	15.10 $\pm$ 0.12	16.00 $\pm$ 0.30	0.08	20.00 $\pm$ 7.07	0.293 $\pm$ 0.08	1.98 $\pm$ 0.48	0.01 $\pm$ 0.14	
12:00	17.40 $\pm$ 0.23	18.10 $\pm$ 0.20	0.30	264.00 $\pm$ 106.50	0.220 $\pm$ 0.02	2.78 $\pm$ 0.21	1.13 $\pm$ 0.22	
12:23								0.24 $\pm$ 0.04
13:11	15.20 $\pm$ 0.09	16.10 $\pm$ 0.30	0.20	10.00 $\pm$ 0.00	0.296 $\pm$ 0.06	2.02 $\pm$ 0.36	0.21 $\pm$ 0.00	
13:33	16.80 $\pm$ 0.15	17.60 $\pm$ 0.40	0.00	22.50 $\pm$ 10.90	0.200 $\pm$ 0.05	1.79 $\pm$ 0.50	0.40 $\pm$ 0.37	
14:53								0.60 $\pm$ 0.04

Tabla No 24. Curso diario en *A. triplinervia* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).  
Fecha: 28/04/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
10:34	18.30 $\pm$ 0.05	18.70 $\pm$ 0.06	0.08	10.00 $\pm$ 0.00	0.138 $\pm$ 0.02	0.90 $\pm$ 0.18	
11:42	19.50 $\pm$ 0.05	19.60 $\pm$ 0.01	0.10	10.00 $\pm$ 0.00	0.121 $\pm$ 0.01	0.39 $\pm$ 0.18	
13:35	19.80 $\pm$ 0.06	19.90 $\pm$ 0.06	0.10	2.00 $\pm$ 0.00	0.102 $\pm$ 0.00	0.16 $\pm$ 0.05	

Tabla No 25. Curso diario en *D. rospigliosii* (claro) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).  
Fecha: 28/04/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
9:30	17.20 $\pm$ 0.14	18.00 $\pm$ 0.20	0.12	20.00 $\pm$ 0.00	0.264 $\pm$ 0.05	1.84 $\pm$ 0.41	
11:00	18.30 $\pm$ 0.25	18.90 $\pm$ 0.40	0.55	88.00 $\pm$ 6.52	0.201 $\pm$ 0.02	1.63 $\pm$ 0.22	
12:50	19.30 $\pm$ 0.04	19.90 $\pm$ 0.50	0.38	52.00 $\pm$ 8.22	0.173 $\pm$ 0.01	1.55 $\pm$ 0.12	
13:00	19.30 $\pm$ 0.13	19.90 $\pm$ 0.09	0.38	30.00 $\pm$ 4.71	0.174 $\pm$ 0.03	1.61 $\pm$ 0.38	

Tabla No 26. Curso diario en *D. rospigliosii* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).  
Fecha: 28/04/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
10:10	16.00 $\pm$ 0.08	17.60 $\pm$ 0.09	0.00	4.00 $\pm$ 0.00	0.305 $\pm$ 0.07	3.54 $\pm$ 0.57	0.35 $\pm$ 0.00
11:23	18.10 $\pm$ 0.19	19.30 $\pm$ 0.40	0.00	14.00 $\pm$ 2.74	0.176 $\pm$ 0.04	2.74 $\pm$ 0.46	
13:12	18.60 $\pm$ 0.16	19.60 $\pm$ 0.50	0.00	10.00 $\pm$ 0.00	0.178 $\pm$ 0.03	2.47 $\pm$ 0.33	0.26 $\pm$ 0.09
13:26	19.40 $\pm$ 0.38	20.50 $\pm$ 0.40	0.00	8.00 $\pm$ 0.00	0.155 $\pm$ 0.03	2.60 $\pm$ 0.40	

Tabla No 27. Curso diario en *A. triplinervia* (claro) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).  
Fecha: 22/05/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
8:55	19.40 $\pm$ 0.40	19.70 $\pm$ 0.50	0.10	20.00 $\pm$ 0.00	0.113 $\pm$ 0.02	0.79 $\pm$ 0.21	
12:10	17.10 $\pm$ 0.12	17.40 $\pm$ 0.09	0.16	30.00 $\pm$ 0.00	0.174 $\pm$ 0.02	0.95 $\pm$ 0.19	0.53 $\pm$ 0.05
13:15	14.40 $\pm$ 0.10	14.90 $\pm$ 0.20	0.23	22.00 $\pm$ 2.24	0.129 $\pm$ 0.03	1.45 $\pm$ 0.30	0.45 $\pm$ 0.04
14:43	16.40 $\pm$ 0.11	17.20 $\pm$ 0.30	0.28	22.00 $\pm$ 2.24	0.112 $\pm$ 0.02	1.75 $\pm$ 0.20	0.53 $\pm$ 0.02

Tabla No 28. Curso diario en *A. triplinervia* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).  
Fecha: 22/05/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
9:21	19.00 $\pm$ 0.10	19.80 $\pm$ 0.00	0.12	10.00 $\pm$ 0.00	0.130 $\pm$ 0.06	1.97 $\pm$ 0.10	
11:20	15.10 $\pm$ 0.02	15.70 $\pm$ 0.06	0.20	14.00 $\pm$ 2.74	0.101 $\pm$ 0.02	1.71 $\pm$ 0.11	
13:54	16.90 $\pm$ 0.03	17.30 $\pm$ 0.01	0.38	4.00 $\pm$ 2.74	0.082 $\pm$ 0.01	0.81 $\pm$ 0.01	
14:20	14.80 $\pm$ 0.10	15.30 $\pm$ 0.20	0.31	4.00 $\pm$ 2.74	0.087 $\pm$ 0.02	1.13 $\pm$ 0.24	

Tabla No 29. Curso diario en *D. rospigliosii* (claro) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).  
Fecha: 22/05/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
8:50	18.50 $\pm$ 0.12	18.90 $\pm$ 0.20	0.16	30.00 $\pm$ 5.00	0.199 $\pm$ 0.03	1.17 $\pm$ 0.31	
12:05	16.60 $\pm$ 0.06	17.00 $\pm$ 0.40	0.14	34.00 $\pm$ 2.74	0.249 $\pm$ 0.03	1.13 $\pm$ 0.23	
13:20	16.10 $\pm$ 0.06	16.60 $\pm$ 0.09	0.26	16.00 $\pm$ 2.74	0.142 $\pm$ 0.02	1.17 $\pm$ 0.20	
14:30	17.60 $\pm$ 0.09	17.80 $\pm$ 0.10	0.36	28.00 $\pm$ 2.74	0.115 $\pm$ 0.01	0.73 $\pm$ 0.21	

Tabla No 30. Curso diario en *D. rospigliosii* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).  
Fecha: 22/05/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
9:11	18.90 $\pm$ 0.07	19.50 $\pm$ 0.10	0.14	10.00 $\pm$ 0.00	0.090 $\pm$ 0.01	1.59 $\pm$ 0.30	
10:56							0.52 $\pm$ 0.05
11:35	15.80 $\pm$ 0.17	16.60 $\pm$ 0.40	0.19	18.00 $\pm$ 2.24	0.201 $\pm$ 0.05	1.86 $\pm$ 0.42	
12:52							0.55 $\pm$ 0.12
13:45	16.10 $\pm$ 0.18	16.70 $\pm$ 0.30	0.35	6.00 $\pm$ 2.74	0.102 $\pm$ 0.03	1.52 $\pm$ 0.37	
14:00							0.50 $\pm$ 0.13
14:30	15.80 $\pm$ 0.01	16.60 $\pm$ 0.20	0.30	8.00 $\pm$ 2.24	0.117 $\pm$ 0.01	1.78 $\pm$ 0.20	

Tabla No 31. Curso diario en *A. triplinervia* (claro) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).  
Fecha: 29/05/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
8:17	18.40 $\pm$ 0.09	19.10 $\pm$ 0.11	0.02	10.00 $\pm$ 0.00	0.257 $\pm$ 0.04	1.85 $\pm$ 0.24	0.18 $\pm$ 0.02
10:27							0.17 $\pm$ 0.04
11:30	19.60 $\pm$ 0.15	19.90 $\pm$ 0.24	0.07	67.50 $\pm$ 11.90	0.132 $\pm$ 0.01	1.23 $\pm$ 0.16	
12:00							0.23 $\pm$ 0.02
12:17	17.30 $\pm$ 0.13	18.10 $\pm$ 0.32	0.00	50.00 $\pm$ 8.16	0.250 $\pm$ 0.03	2.00 $\pm$ 0.18	
12:27	18.40 $\pm$ 0.07	18.90 $\pm$ 0.40	0.04	50.00 $\pm$ 3.54	0.128 $\pm$ 0.01	1.45 $\pm$ 0.20	
14:00							0.17 $\pm$ 0.02

Tabla No 32. Curso diario en *A. triplinervia* (sombra) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).  
Fecha: 29/05/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (KPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
9:21	19.00 $\pm$ 0.11	19.80 $\pm$ 0.40	0.00	10.00 $\pm$ 0.00	0.128 $\pm$ 0.02	1.93 $\pm$ 0.23	
11:20	15.00 $\pm$ 0.02	15.70 $\pm$ 0.01	0.01	14.00 $\pm$ 2.74	0.135 $\pm$ 0.02	1.63 $\pm$ 0.17	
13:54	16.90 $\pm$ 0.03	17.30 $\pm$ 0.30	0.05	4.00 $\pm$ 2.74	0.082 $\pm$ 0.01	0.81 $\pm$ 0.01	
14:20	15.10 $\pm$ 0.00	15.30 $\pm$ 0.00	0.06	4.00 $\pm$ 2.74	0.069 $\pm$ 0.02	0.88 $\pm$ 0.11	

Tabla No 33. Curso diario en *D. rospigliosii* (claro) de temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y potencial hídrico foliar (Pot Hid).  
Fecha: 29/05/90

HORA	Tf (°C)	Ta (°C)	DPV (Kpa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Gs ( $\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	E ( $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Pot Hid (MPa)
8:55	17.50 $\pm$ 0.04	18.70 $\pm$ 0.40	0.00	17.50 $\pm$ 2.89	0.541 $\pm$ 0.08	2.85 $\pm$ 0.34	
11:18	17.80 $\pm$ 0.16	18.50 $\pm$ 0.30	0.01	62.50 $\pm$ 12.80	0.214 $\pm$ 0.05	1.96 $\pm$ 0.49	
12:35	19.10 $\pm$ 0.04	19.80 $\pm$ 0.10	0.02	40.00 $\pm$ 3.54	0.188 $\pm$ 0.02	2.03 $\pm$ 0.24	



**APENDICE B**

Datos experimentales de las curvas de saturación de luz realizadas bajo condiciones controladas en el laboratorio, con un sistema de intercambio gaseoso de configuración cerrada

Tabla No 1.

Especie: Alchornea triplinervia, (n = 4)

Tratamiento de luminosidad : claro

Temperatura foliar: 18.0 ± 1.0 °C

Asimilación de CO <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )
-0.3737 ± 0.070	0
0.4364 ± 0.240	10
0.8827 ± 0.280	20
1.4737 ± 0.410	40
1.9991 ± 0.320	70
2.6558 ± 0.340	100
3.4928 ± 0.850	200
3.7773 ± 0.610	300
4.0895 ± 0.520	400
4.6380 ± 0.770	500
4.4740 ± 0.640	650

Tabla No 2.

Especie: Alchornea triplinervia, (n = 4)

Tratamiento de luminosidad : sombra

Temperatura foliar: 18.0 ± 1.0 °C

Asimilación de CO <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )
-0.1820 ± 0.003	0
0.6854 ± 0.460	10
1.2695 ± 1.320	20
1.9158 ± 1.060	40
1.7321 ± 1.190	70
2.4870 ± 1.169	100
2.8926 ± 1.100	200
2.7755 ± 0.940	300
2.8535 ± 0.660	400
3.1462 ± 0.480	500
2.7947 ± 0.040	650

Tabla No 3.

Especie: *Decusucarpus rospigliosii*, (n = 4)

Tratamiento de luminosidad : claro

Temperatura foliar:  $18.0 \pm 1.0$  °C

Asimilación de CO <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )
-0.6583 $\pm$ 0.090	0
0.2904 $\pm$ 0.310	10
1.0620 $\pm$ 0.450	20
1.6817 $\pm$ 0.590	40
2.3081 $\pm$ 0.005	70
2.5641 $\pm$ 0.470	100
3.6690 $\pm$ 0.270	200
3.7334 $\pm$ 0.450	300
3.9066 $\pm$ 1.630	400
4.3385 $\pm$ 0.190	500
3.8950 $\pm$ 0.240	650

Tabla No 4.

Especie: *Decusucarpus rospigliosii*, (n = 4)

Tratamiento de luminosidad : sombra

Temperatura foliar:  $18.0 \pm 1.0$  °C

Asimilación de CO <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )
-0.0348 $\pm$ 0.030	0
0.2901 $\pm$ 0.120	10
0.4945 $\pm$ 0.170	20
0.6872 $\pm$ 0.130	40
0.8804 $\pm$ 0.080	70
1.1650 $\pm$ 0.180	100
1.3954 $\pm$ 0.090	200
1.5518 $\pm$ 0.200	300
1.5632 $\pm$ 0.060	400
1.6284 $\pm$ 0.090	500
1.7021 $\pm$ 0.060	650

Datos experimentales de las curvas de óptimos de temperatura para la fotosíntesis realizadas bajo condiciones controladas en el laboratorio con un sistema de intercambio gaseoso de configuración cerrada

Tabla No 5.

Especie: *Alchornea triplinervia*, (n = 4)

Tratamiento de luminosidad : claro

Radiación fotosintéticamente activa: 650  $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$

Asimilación de CO <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Temperatura foliar (°C)
4.1881 ± 0.090	31.0
6.7115 ± 2.440	24.0
8.0611 ± 2.990	17.0
3.2644 ± 0.850	11.0
3.0271 ± 0.840	8.0
1.9513 ± 0.040	4.0

Tabla No 6

Especie: *Decusucarpus rospligiosii*, (n = 4)

Tratamiento de luminosidad : sombra

Radiación fotosintéticamente activa: 650  $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$

Asimilación de CO <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	Temperatura foliar (°C)
2.1845 ± 0.700	30.0
3.0722 ± 0.710	26.0
4.0806 ± 0.460	23.0
3.6850 ± 1.170	16.0
2.9342 ± 0.340	13.0
2.7653 ± 0.004	9.5
2.1009 ± 0.170	6.5
1.5153 ± 0.180	3.0
1.1852 ± 0.340	1.0

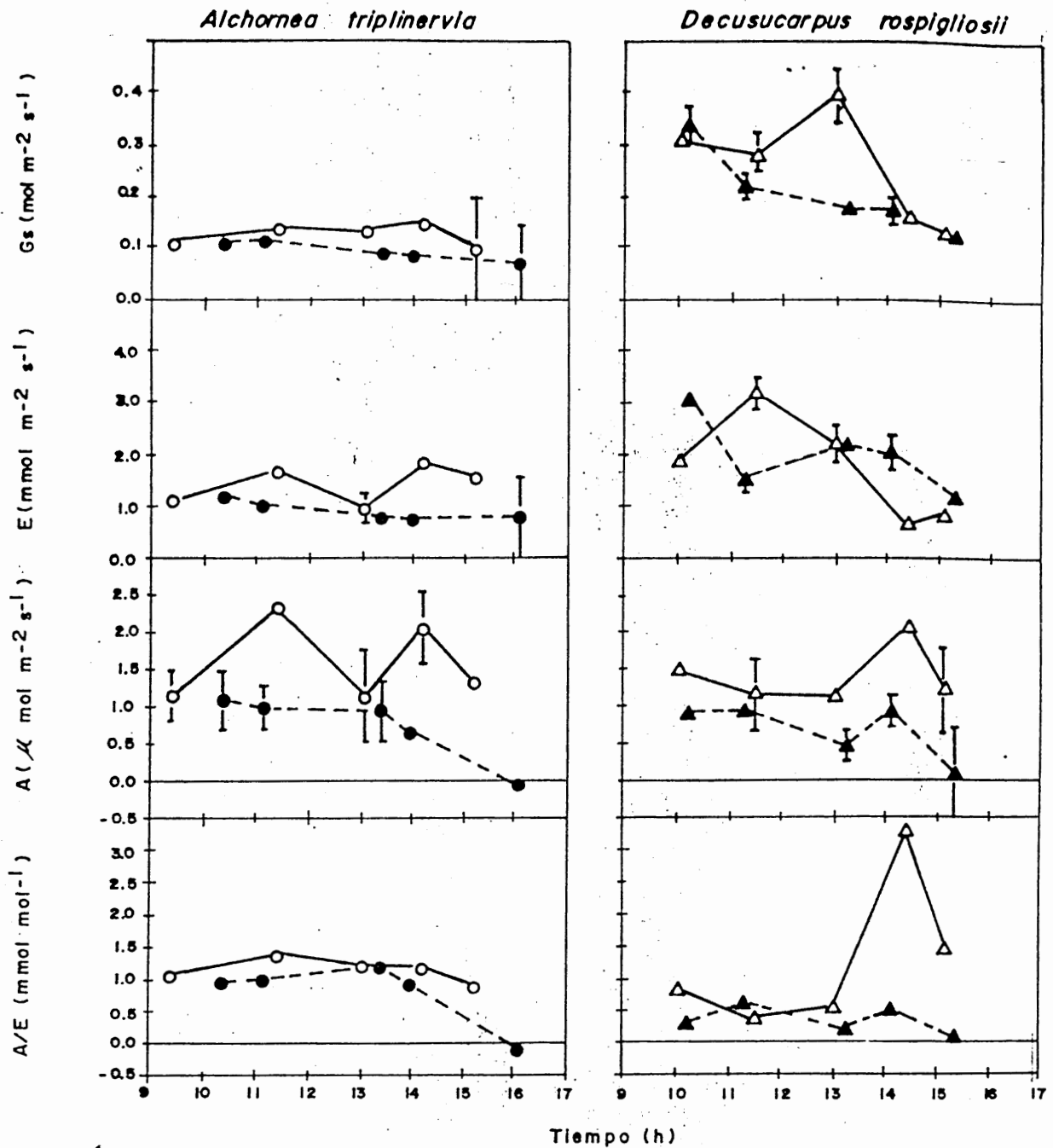


Figura 16.2 Curso diario de conductancia estomática ( $G_s$ ), tasa de transpiración ( $E$ ), asimilación de  $CO_2$  ( $A$ ) y eficiencia de uso de agua ( $A/E$ ), realizado durante un mes de la estación lluviosa (13 Septiembre 1990), para *A. triplinervia*: en un claro (○) y en la sombra (●); y *D. rospigliosii*: en un claro (Δ) y en la sombra (▲). Las barras verticales son los errores standard (n=4).

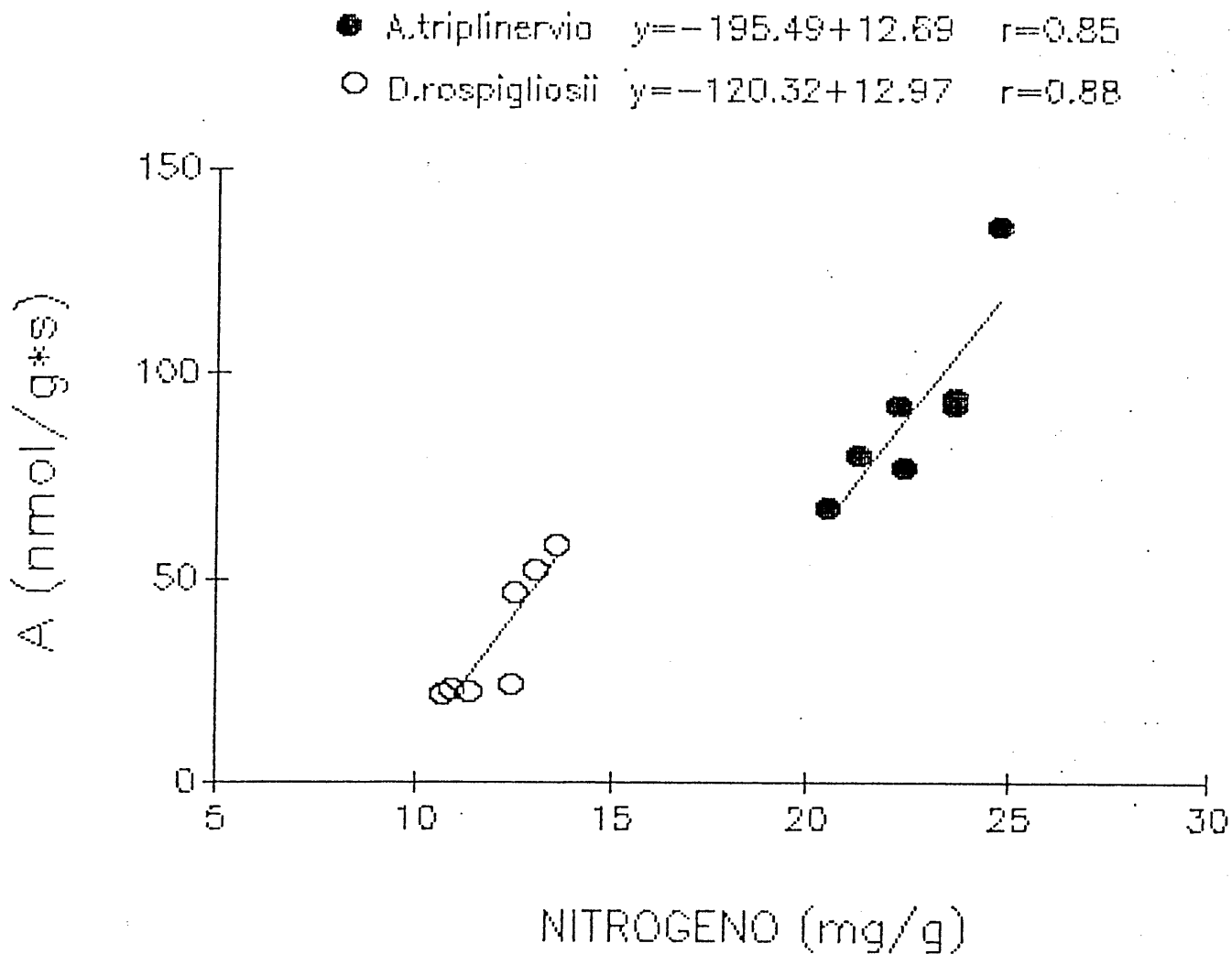


Figura 28. Relación entre la tasa fotosintética máxima (A) y el contenido de nitrógeno foliar para *A. triplinervia* y *D. rospigliosii*, en plantas crecidas en un rango de disponibilidad de luz (claro y sombra). Los valores de las ecuaciones de regresión y  $r$  son incluidos en la figura.

Fig 3

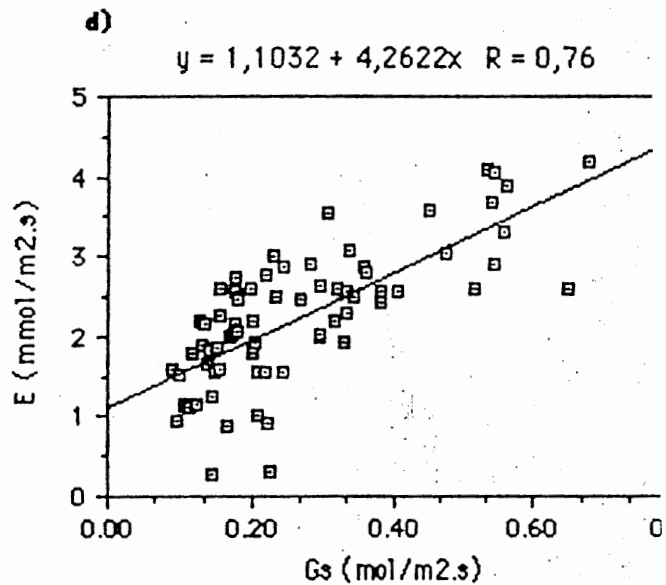
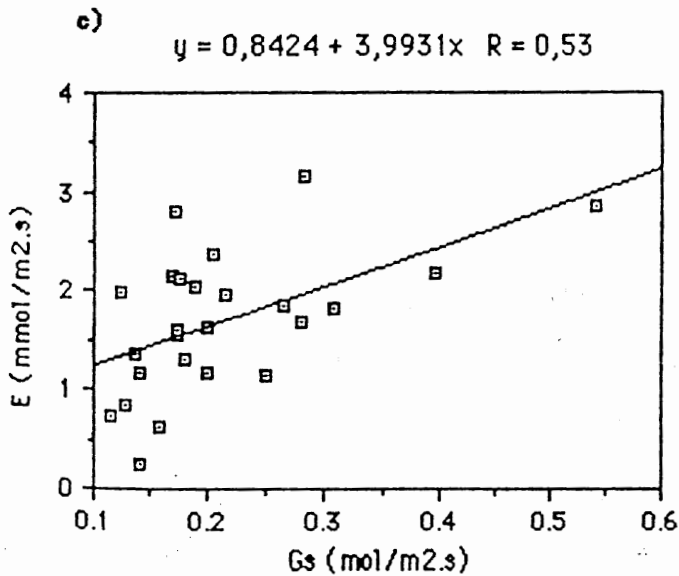
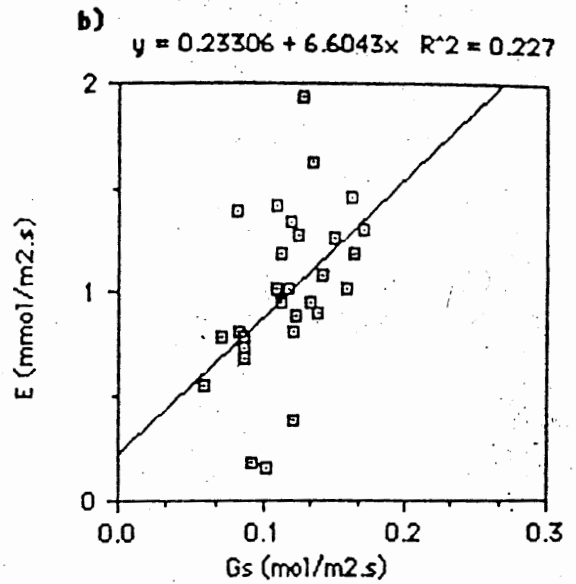
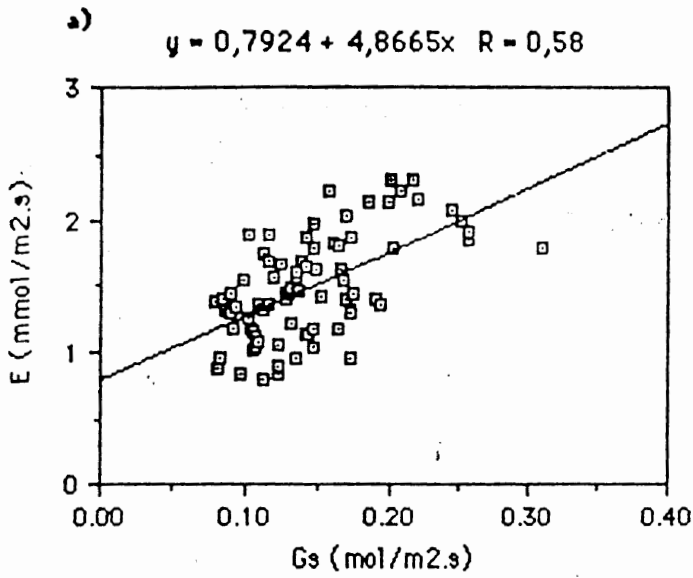


Figura 3. Relación entre la tasa de transpiración (E) y la conductancia estomática (Gs) para *A. triplinervia* en (a) claro y (b) sombra, y para *D. rospigliosii* en (c) claro y (d) sombra. Datos correspondientes a 10 cursos realizados tanto en la estación lluviosa como en la de sequía.

Tabla 1. Variables microambientales y de respuesta de las especies estudiadas en el bosque nublado de San Eusebio. Se presenta la temperatura foliar (Tf), diferencia de presión de vapor hoja - aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA) potencial, hídrico foliar mínimo (PHf min), conductancia estomática (Gs), tasa de transpiración (E), fotosíntesis (A) y eficiencia de uso de agua (EUA), valores medios (Med), máximos (Max) y mínimos (Min).

FECHA	ESPECIE	TRATAMIENTO	Tf (°C)	DPV (kPa)	RFA ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )	PHf min (MPa)	Gs			E			A			EUA ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ )
							Med	Max	Min	Med	Max	Min	Med	Max	Min	
29/09/89	A. triplinervia	Claro	17.4	0.46	181	-0.6	0.155	0.244	0.106	1.53	2.09	1.01	1.01	3.01	0.10	0.70
	D. rospigliosii	Sombra	16.0	0.22	14	-1.2	0.388	0.542	0.232	2.59	3.31	1.47	0.35	0.67	-0.15	0.10
17/01/91	A. triplinervia	Claro	16.7	0.26	62	-0.4	0.149	0.174	0.124	1.59	1.82	1.31	0.87	1.47	0.22	0.60
	D. rospigliosii	Sombra	15.8	0.19	64	-0.6	0.273	0.355	0.200	2.29	2.87	1.79	0.25	1.13	-0.53	0.10
13/09/90	A. triplinervia	Claro	18.1	0.30	83	-0.4	0.125	0.148	0.099	1.43	1.80	1.13	1.60	2.32	1.14	1.10
	A. triplinervia	Sombra	18.0	0.21	45	-	0.094	0.116	0.071	0.90	1.19	0.73	0.72	1.09	1.00	0.80
	D. rospigliosii	Claro	18.7	0.20	157	-	0.255	0.397	0.129	1.73	3.17	0.63	1.42	2.08	1.14	0.80
	D. rospigliosii	Sombra	16.9	0.25	107	0.5	0.206	0.337	0.125	1.99	3.07	1.16	0.67	0.95	0.07	0.30
09/11/90	A. triplinervia	Claro	18.7	0.26	212	-0.5	0.113	0.167	0.087	1.49	1.90	1.18	0.69	1.26	-0.10	0.50
	A. triplinervia	Sombra	18.5	0.18	25	-	0.098	0.119	0.082	0.97	1.40	0.47	0.13	0.71	-0.28	0.10
	D. rospigliosii	Claro	18.5	0.21	26	-	0.215	0.338	0.161	1.91	3.25	0.27	0.35	0.85	-0.42	0.20
	D. rospigliosii	Sombra	17.6	0.20	12	-0.8	0.256	0.344	0.213	2.91	3.41	2.55	0.04	0.43	-0.30	0.01

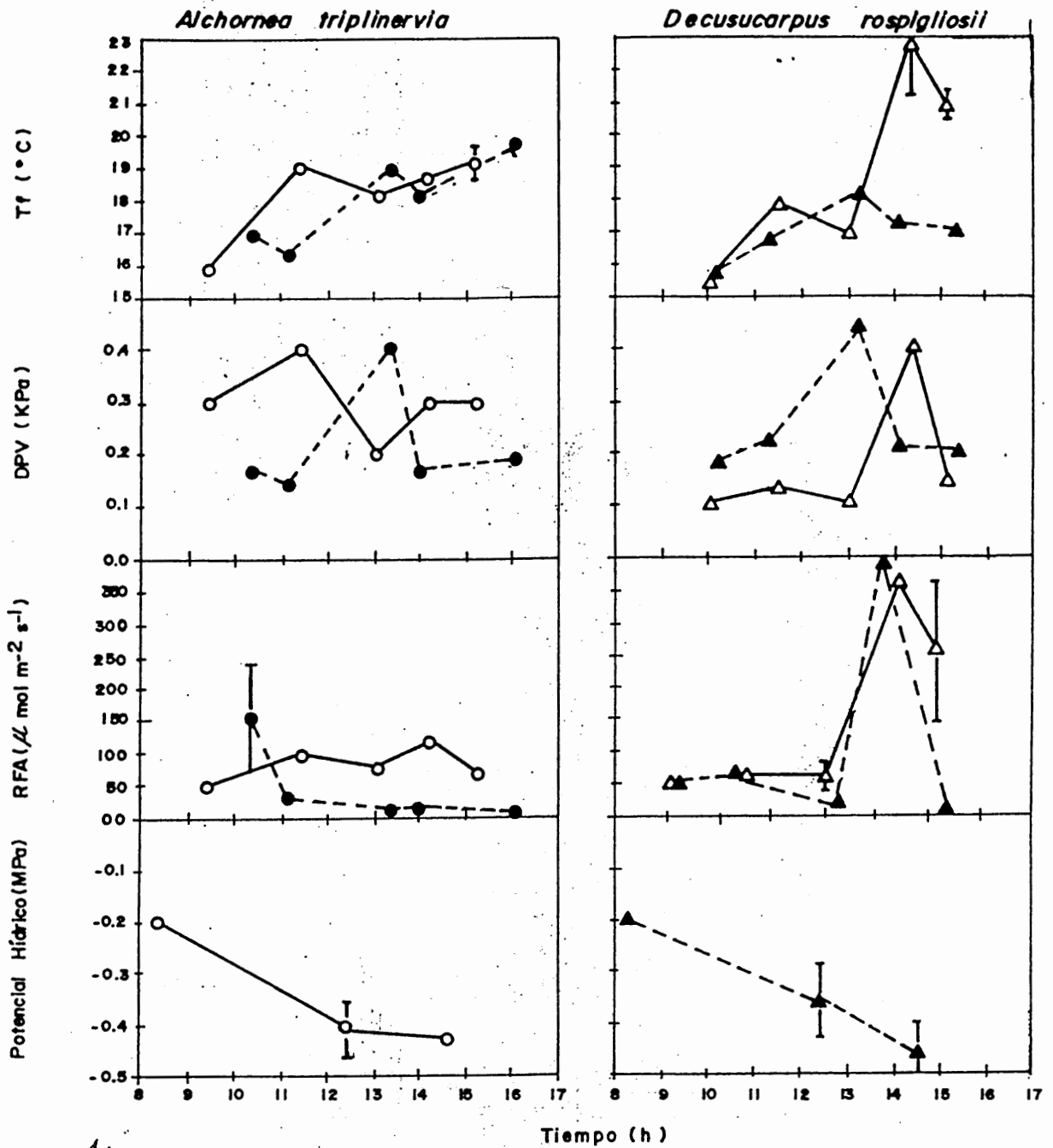


Figura 16.1 Curso diario de temperatura foliar (Tf), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), y potencial hídrico foliar realizado durante un mes de la estación lluviosa (13 Septiembre 1990), para *A. triplinervia*: en un claro (○) y en la sombra (●); y *D. rospigliosii*: en un claro (△) y en la sombra (▲). Las barras verticales son los errores standard (n=4).

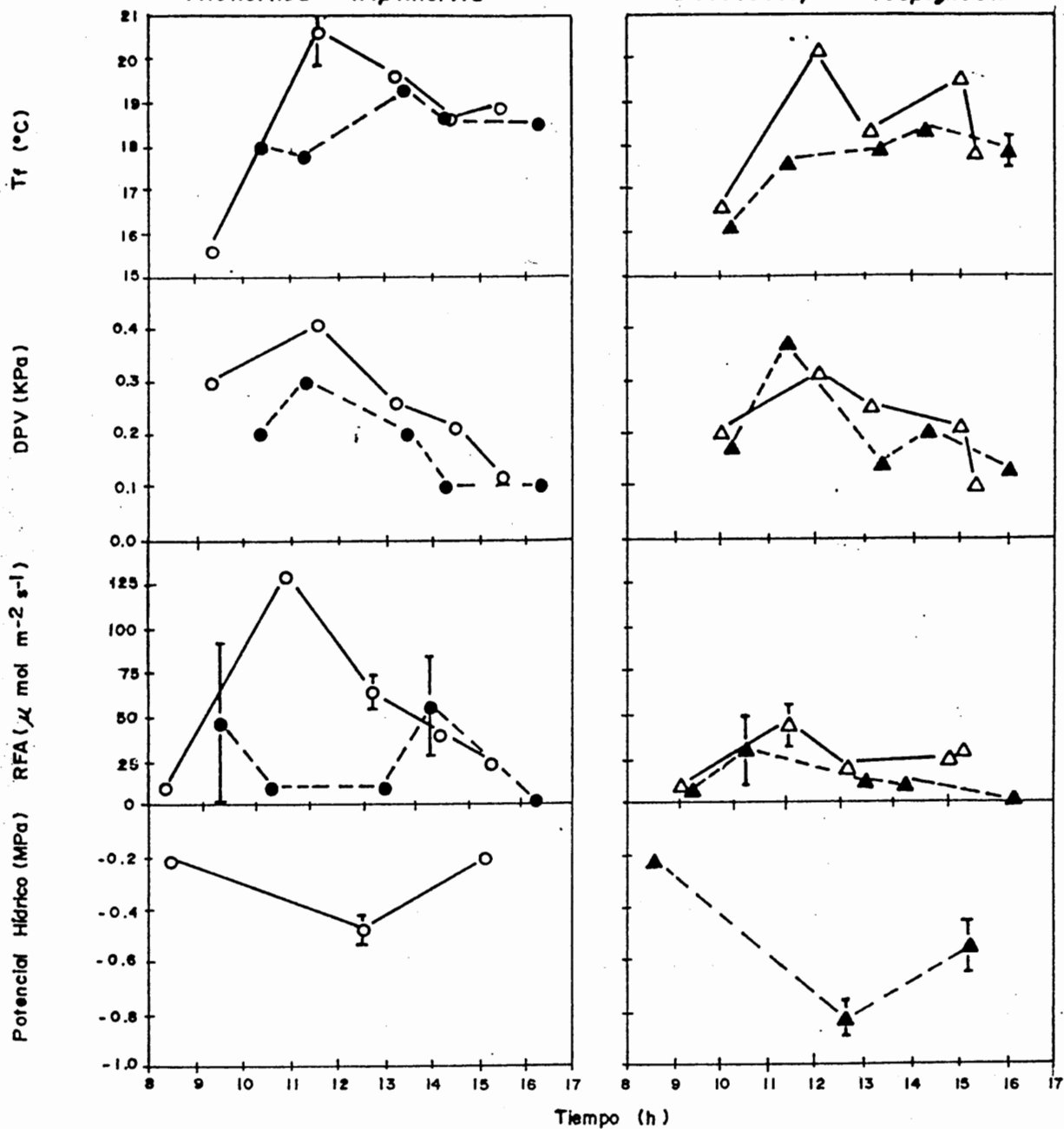
*Alchornea triplinervia**Decuscarpus rospigliosii*

Figura 17.1 Curso diario de temperatura foliar ( $T_f$ ), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA) y potencial hídrico foliar, realizado durante un mes de la estación lluviosa (09 Noviembre 1990), para *A. triplinervia*: en un claro (○) y en la sombra (●); y *D. rospigliosii*: en un claro (△) y en la sombra (▲). Las barras verticales son los errores standard (n=4).

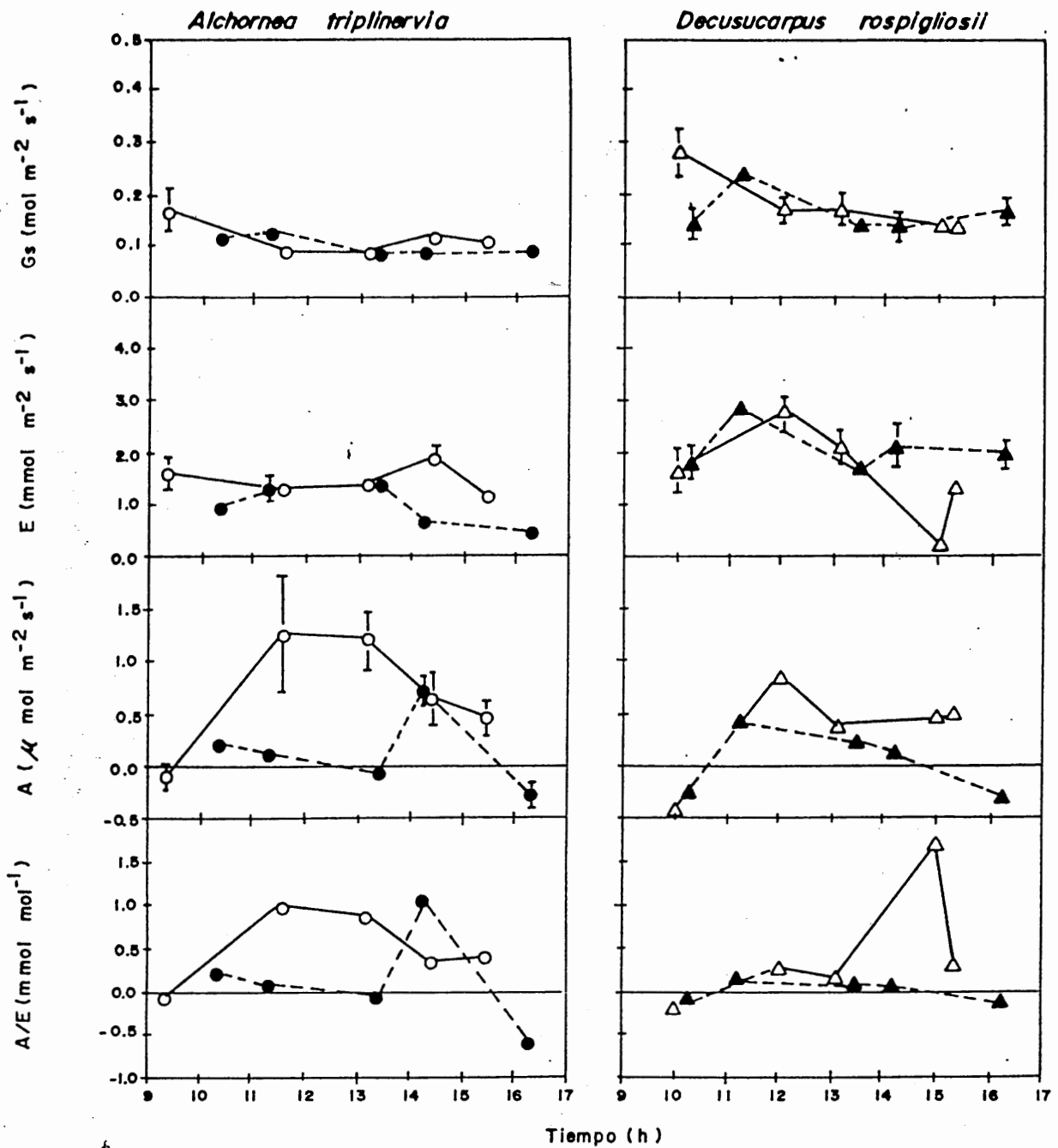


Figura 17.2 Curso diario de conductancia estomática (Gs), tasa de transpiración (E), asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y eficiencia de uso de agua (A/E), realizado durante un mes de la estación lluviosa (09 Noviembre 1990), para *A. triplinervia*: en un claro (○) y en la sombra (●); y *D. rospligiosii*: en un claro (△) y en la sombra (▲). Las barras verticales son los errores standard (n=4).