

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

**Mecanismos de Regulación del  
Intercambio de Gases en dos Especies  
de Coníferas Tropicales de Selva Nublada**

**Marisol Jaimes**

**MERIDA, DICIEMBRE 1984**



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
ECOLOGIA VEGETAL  
MERIDA - VENEZUELA  
ZONA POSTAL 5101

No. \_\_\_\_\_ INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES. PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DE LA BACHILLER:

MARISOL JAIMES

EN MERIDA A LOS SIETE DIAS DEL MES DE DICIEMBRE DE MIL NOVECIENTOS OCHENTA Y CUATRO. SE REUNIERON LOS PROFESORES: GUILLERMO GOLDSTEIN, AURA AZOCAR Y CARLOS ESTRADA, DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ASIGNADOS AL GRUPO DE ECOLOGIA VEGETAL. QUIENES FORMAN EL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE FACULTAD PARA REVISAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO QUE SOBRE EL TEMA:

MECANISMOS DE REGULACION DEL INTERCAMBIO DE GASES EN DOS ESPECIES  
DE CONIFERAS TROPICALES DE SELVA NUBLADA

PRESENTO LA Br. MARISOL JAIMES, PARA OPTAR AL TITULO DE

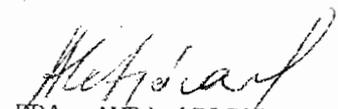
LICENCIADA EN BIOLOGIA

EN LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES ACTA SEGUIDA SE PROCEDIO A OIR LA EXPOSICION QUE SOBRE EL TEMA ARRIBA MENCIONADO HIZO LA Br. MARISOL JAIMES, DESPUES DEL CORRESPONDIENTE INTERROGATORIO, EL JURADO PROCEDIO A DELIBERAR SOBRE LA CALIFICACION DEL TRABAJO SOMETIDO A SU CONSIDERACION.

FINALMENTE EL JURADO LO DECLARO APROBADO Y RECOMENDADO PARA SU PUBLICACION.

EN FE DE LO CUAL FIRMAN:

  
DR. GUILLERMO GOLDSTEIN

  
DRA. AURA AZOCAR

  
M.Sc. CARLOS ESTRADA

El presente trabajo ha sido realizado en el Laboratorio de Ecología Vegetal del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias bajo la dirección del Doctor Guillermo Goldstein.

Marisol Jaimes

Trabajo presentado ante la ilustre  
Universidad de los Andes como re-  
quisito parcial para optar al Grado  
de Licenciado en Biología .

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr Guillermo Goldstein por el asesoramiento , ideas y sugerencias aportadas y por el apoyo brindado .

Al Dr Frederick Meinzer por sugerirme algunas ideas y por su asesoramiento en el trabajo de laboratorio.

A mis amigas Iraida y Josune por su invaluable ayuda .

Y a todas aquellas personas que de una u otra forma contribuyeron en la realización de este trabajo.

## AGRADECIMIENTOS

## INDICE

INTRODUCCION .....	1
AREAS DE ESTUDIO .....	5
AREA 1 .....	5
Ubicación .....	5
Geomorfología y Suelos .....	5
Clima .....	6
Vegetación .....	6
AREA 2 .....	7
Ubicación .....	7
Geomorfología y Suelos .....	7
Clima .....	8
Vegetación .....	8
DESCRIPCION DE LAS ESPECIES .....	9
<u>Decussocarpus rospigliosii</u> .....	9
<u>Podocarpus oleifolius</u> .....	9
MATERIALES Y METODOS .....	11
Mediciones de Campo .....	11
Variables microclimáticas .....	11
-Temperatura del aire .....	11
-Humedad relativa .....	11
-Radiación solar global .....	12
Variables fisiológicas .....	12
-Conductancia foliar .....	12
-Temperatura foliar .....	14
-Densidad de flujo transpiratorio .....	15
-Déficit de presión de vapor .....	15
-Potencial hídrico foliar .....	16
Mediciones de Laboratorio .....	16

	Pag
Curvas de presión-volumen .....	16
Sistema de intercambio de gases .....	18
Material vegetal .....	20
Procedimientos experimentales .....	21
-Intensidad de luz .....	22
-Temperatura foliar .....	22
-Déficit de presión de vapor entre la hoja y el aire .....	23
-Ecuaciones utilizadas en los cálculos .....	23
RESULTADOS .....	26
Mediciones de Campo .....	26
Mediciones de Laboratorio .....	27
Efecto de la intensidad de luz sobre la fotosíntesis neta .....	27
Efecto de la temperatura foliar sobre la fotosíntesis neta y respiración en oscuridad .....	28
Efecto del déficit de presión de vapor entre la hoja y el aire ( DPV ) so bre la conductancia foliar y fotosíntesis neta .....	29
Control estomático y resitencia en fase líquida o del mesófilo a la difu- sión del CO <sub>2</sub> .....	30
Curvas de presión-volumen .....	31
DISCUSION .....	33
Efecto de la intensidad de luz sobre la fotosíntesis neta .....	33
Efecto de la temperatura foliar sobre la fotosíntesis neta y respiración	35
Efecto del déficit de presión de vapor sobre la fotosíntesis neta y con- ductancia estomática .....	38
Control estomático y resistencia del mesófilo a la difusión de CO <sub>2</sub> ...	40
Cursos diurnos de variables ambientales y fisiológicas y algunos para metros obtenidos de las curvas de presión-volumen .....	41
IMPLICACIONES ECOLOGICAS .....	44
RESUMEN .....	46
BIBLIOGRAFIA .....	48
APENDICE	

## INTRODUCCION

En general se ha encontrado que existe una estrecha relación entre las características morfo-funcionales de las especies y las condiciones ambientales del lugar donde crecen. Esta conformidad de los organismos con su ambiente ha sido definida como adaptación ( Pianka., 1974 ).

La adaptación puede ser expresada en terminos de la supervivencia ( N<sup>o</sup> de descendientes ) y el funcionamiento. En las plantas estos dos atributos se fijan conjuntamente , permitiendoles mantenerse en diferentes comunidades bajo los cambios ambientales que se suceden por largos perío-dos de tiempo ( Osmond y col., 1980 ).

El significado adaptativo de las respuestas fisiológicas, depende del grado de flexibilidad o tolerancia fisiológica de las especies para adaptarse a las fluctuaciones temporales de los factores ambientales que influyen en los procesos fisiológicos.

Un proceso fisiológico aislado, no determina la adaptabilidad total o la distribución de una especie, sin embargo permitiría conocer un as-pecto de su funcionamiento.

Un proceso fisiológico importante en las plantas, es la fotosíntesis, ya que las ganancias de carbono por la planta determinan en conjunto con otros procesos ( balance hídrico y nutrición mineral ) el crecimiento y éxito reproductivo de la especie.

La respuesta fotosintética depende directamente de dos factores ambiales: La luz (intensidad y calidad) la cual influye tanto en el proceso fotoactivo de la fotosíntesis como en el grado de apertura estomática y la temperatura que afecta las reacciones oscuras de fijación y reducción de

CO<sub>2</sub>. Además depende indirectamente de la humedad ambiental, la cual influye en el gradiente hídrico que se establece entre la hoja y el aire. A su vez este gradiente actúa directamente en los mecanismos de control estomático, los cuales determinan la difusión de CO<sub>2</sub>. Tomando en cuenta esta consideración, es necesario determinar las respuestas del intercambio de gases total ( CO<sub>2</sub> y vapor de agua ) simultáneamente.

Se ha demostrado que el nivel de radiación solar bajo el cual crecen las plantas determina adaptaciones a nivel fisiológico, anatómico y morfológico. Así las plantas que crecen en stands densamente sombreados ( plantas de sombra ) presentan una serie de características que las diferencian de las plantas que crecen bajo altas densidades de flujo de radiación ( plantas de sol ). Las plantas de sombra, presentan mucho más bajas tasas de fotosíntesis bajo altas intensidades de luz, su respuesta fotosintética se satura a más bajas intensidades, tienen tasas de fotosíntesis mayores a menores intensidades de luz y sus puntos de compensación son más bajos que las plantas de sol ( Boardman, 1977; Böhning y Burnside, 1956 ; Gauhl, 1976 ).

Las hojas de sombra son frecuentemente más delgadas y más grandes que las hojas de sol; el grosor de las hojas de sol se debe a que ellas forman células más grandes del parénquima en empalizada o una capa adicional de células. Además las hojas de sombra tienen mayor cantidad de clorofila por volumen de cloroplasto, lo que sirve para contrabalancear los efectos de la disminución en el número de capas celulares y mantener una alta absorbancia foliar ( Osmond y col., 1980 ).

Los cloroplastos de hojas de sombra tienen menos proteína total por estroma, incluyendo ribulosa difosfato carboxilasa y menos transporte lamelar de proteína que las hojas de sol ( Anderson y col., 1973 ; Berry, 1975 ; citado en Salisbury y Ross , 1978 ). Además, los cloroplastos de ho

jas de sombra se arreglan por fototaxis dentro de las células en patrones que maximizan la absorción de luz ( Salisbury y Ross., 1978 ).

Esta diferenciación a nivel del mecanismo fotosintético ha sido encontrada a nivel inter e intra específico.

El rango de temperaturas óptimas para fotosíntesis se ha determinado en diferentes especies de zona templada y tiende a coincidir con la distribución de las especies. Así, por ejemplo, Oxyria dyginia, tiene un amplio rango de distribución latitudinal ( Artica-Alpina ) y de temperaturas óptimas ( 7-18 °C ) ( Pisek y col., 1973 ). Además existe una presión selectiva hacia temperaturas óptimas menores en poblaciones árticas ( Mooney y Billings., 1961; citado en Mooney , 1976 ) y un alto grado de plasticidad fisiológica en poblaciones alpinas donde la variabilidad térmica es mayor ( Billings y col. , 1971; citado en Mooney , 1976 ).

En zonas montañosas, el gradiente altitudinal determina una disminución en la temperatura del aire. Esto ha sugerido, que las especies podrían haber desarrollado mecanismos adaptativos de respuesta fotosintética en cuanto al óptimo de temperatura. Fryer y Ledig ( 1972 ), en un gradiente altitudinal en las montañas de New Hampshire, determinaron una disminución de 2.7 °C en el óptimo fotosintético de temperatura por cada 305 m de incremento en altura, en poblaciones de Abies balsamea. También Slatyer y Morrow , 1977; citado en Slatyer , 1977 ), en poblaciones de Eucalyptus pauciflora en las montañas del este de Australia, encontraron que el óptimo de temperatura para fotosíntesis estaba relacionado con las temperaturas medias máximas del gradiente altitudinal.

El ecosistema de Selva Nublada, está caracterizado por una alta humedad y una variabilidad diurna en las condiciones de luz, determinadas por el aumento de nubosidad y neblinas en las horas de la tarde, lo cual

influye en la densidad de flujo de radiación interceptada. Además se encuentra a lo largo de un gradiente altitudinal, lo que determina una disminución en la temperatura, precipitación y humedad con el incremento en altura. Estos factores a su vez influyen en la densidad y estructura del estrato arbóreo, características que afectan las condiciones microclimáticas.

Sarmiento y col ( 1971 ) observaron una menor densidad y diversidad específica a lo largo del gradiente altitudinal en la Selva Nublada. En esta Selva, crecen dos especies de coníferas tropicales entre 1700 y 3200 m de altura, Decussocarpus rospigliosii y Podocarpus oleifolius. D. rospigliosii se encuentra entre 1700 y 2500 m, mientras P. oleifolius se encuentra desde 2200 m hasta el límite de crecimiento arbóreo a 3200 m.

El objetivo de este trabajo es estudiar las características fotosintéticas y algunos mecanismos de regulación del intercambio de gases ( CO<sub>2</sub> y vapor de agua ) en las dos especies de coníferas. Con esta información se espera explicar algunos de los aspectos que posiblemente influyen en los patrones de distribución altitudinal de las dos especies en la Selva Nublada.

## AREAS DE ESTUDIO

Este trabajo se realizó en dos áreas en los alrededores de Mérida :  
En la Carbonera bosque San Eusebio ( área 1 ) y en la cuenca media del  
del valle del Mucujún ( área 2 ) .

### AREA 1

#### Ubicación

El bosque San Eusebio , se encuentra ubicado entre  $8^{\circ} 39' N$  y  $71^{\circ} 24' O$  . Ocupa una faja altitudinal de 2250 a 2550 m.

#### Geomorfología y Suelos

El bosque San Eusebio se encuentra en el valle transversal de la Carbonera , formada por una depresión geológica de la cordillera del norte ( Lamprecht y Veillón ., 1957 ) .

La parte baja del bosque se encuentra sobre pizarras arcillosas de la formación Colón ( Cretáceo ) , la meteorización de éstas da origen a un material arcillo-limoso . Más arriba continúa primero una delgada capa de la formación Mito Juan ( Cretáceo ) formada principalmente por rocas limosas . Luego continúa la formación Mirador ( Terciario ) , ésta muestra un cambio frecuente de estratos puramente arcillosos con estratos arenosos ( Martínez ., 1963 ) .

El relieve es irregular , con cambios de pendientes , desde fuertes (  $25^{\circ}$  ) a zonas planas . Estos cambios de pendiente influyen en la pedogénesis .

Los suelos alcanzan mucha profundidad en sustratos favorables

y el perfil un alto grado de diferenciación. En general se presentan perfiles ABC, con un horizonte A profundo y humífero, muy ácido, pero sin humus bruto, son predominantemente arcillosos ( Sarmiento y col., 1971 ). En los suelos desarrollados en zonas planas, los procesos que predominan son de Pseudogleyización, mientras en las pendientes ocurren escurrimientos moderados o concentrados. La conductividad hidráulica y la cantidad de macroporos disminuye con la profundidad ( Hetsch y Folster., 1982 ).

### Clima

Como puede verse en el climadiagrama de Gaussen ( Fig 1 ), el clima del área de estudio, se caracteriza por un régimen biestacional con una estación seca ( Dic - Mar ) y una estación húmeda ( Mar - Nov ), aunque el único mes que puede considerarse seco corresponde al mes de Enero.

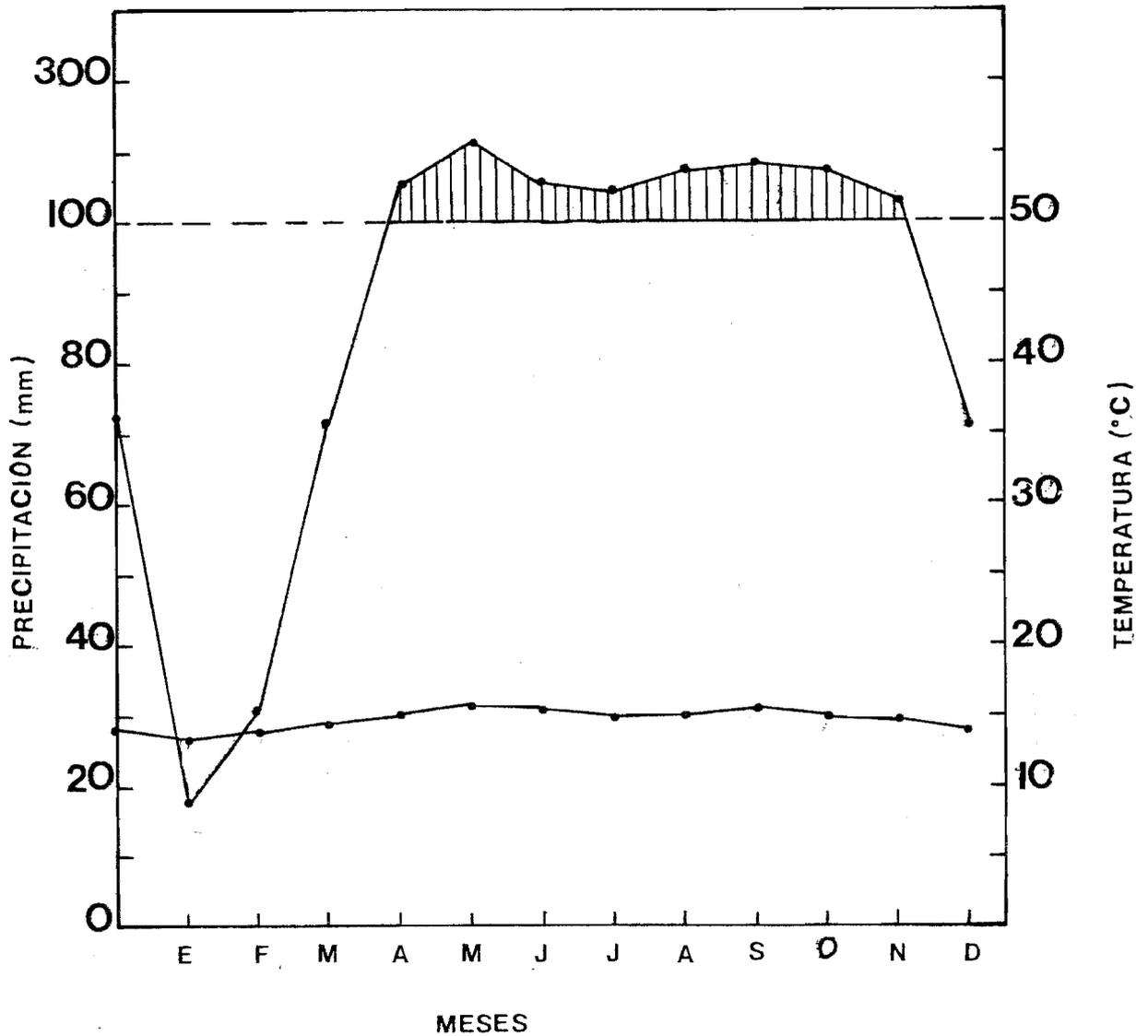
El régimen térmico anual no presenta grandes variaciones. La temperatura media anual es de  $14.9^{\circ}\text{C}$ , las máximas medias no sobrepasan los  $20^{\circ}\text{C}$  y las mínimas no descienden de  $8.5^{\circ}\text{C}$  ( Tabla N<sup>o</sup> 1 ). El clima del área se puede resumir como un clima húmedo estacional de montaña, mesotermico, con isotermia anual, alta humedad y neblinas durante todo el año.

### Vegetación

El área se corresponde con el tipo de vegetación de selva nublada montano alta ( 2250-2550 m ), es una selva alta, perennifolia, mixta y de dosel irregular ( Sarmiento y col., 1971 ).

Esta selva tiene entre 40 y 60 especies diferentes de árboles, pe-

FIGURA 1



Climadiagrama de Gausсен ( 1974-1982 )

Estación : La Cuchilla

Latitud : 08° 38' 00" N

Longitud: 71° 21' 10" O

Altura: 2270 m

Temperatura media anual : 14.9°

Precipitación anual : 1640.9 mm

ro los dominantes son : Podocarpus rospigliosii , Weinmania jahnii , Eschweilera monosperma , Clusia y varias Lauráceas de los géneros Ocothea , Nectandra y Beilshmeidia . Las epífitas vasculares son abundantes y variadas , también las epífitas celulares y epífilas ( Sarmiento y col., 1971 ).

El bosque presenta tres estratos; en el estrato superior que comprende las copas de los individuos más altos se encuentra predominantemente la especie P. rospigliosii y raras veces la especie Laplacea fruticosa . 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 tercer estrato con una altura de 20 a 30 m es heterogéneo en su composición florística y el sotobosque compuesto de arbustos y árboles jóvenes y del helecho arborescente Cyathea sp ( Lamprecht y Veillón ., 1957 ).

## AREA 2

### Ubicación

Esta área se encuentra ubicada en la cuenca media del río Mucujún , entre  $8^{\circ} 43' N$  y  $71^{\circ} 9' O$  , a aproximadamente 2600- 2700 m de altura .

### Geomorfología y suelos

Este cono de deyección , se encuentra sobre depósitos del cuaternario ( Pleistoceno ) , constituido por fragmentos de rocas ígneas y metamórficas con predominio de la fase gneílica y granítica , provenientes de afloramientos rocosos del grupo Iglesias y Mucuchachí ( Cabello Lara ., 1967 ).

Los suelos son predominantemente franco-arenosos , ácidos , con humus y materia orgánica en el horizonte A , de estructura migajosa y consistencia porosa ( Hetsch y Folster ., 1982 ).

## Clima

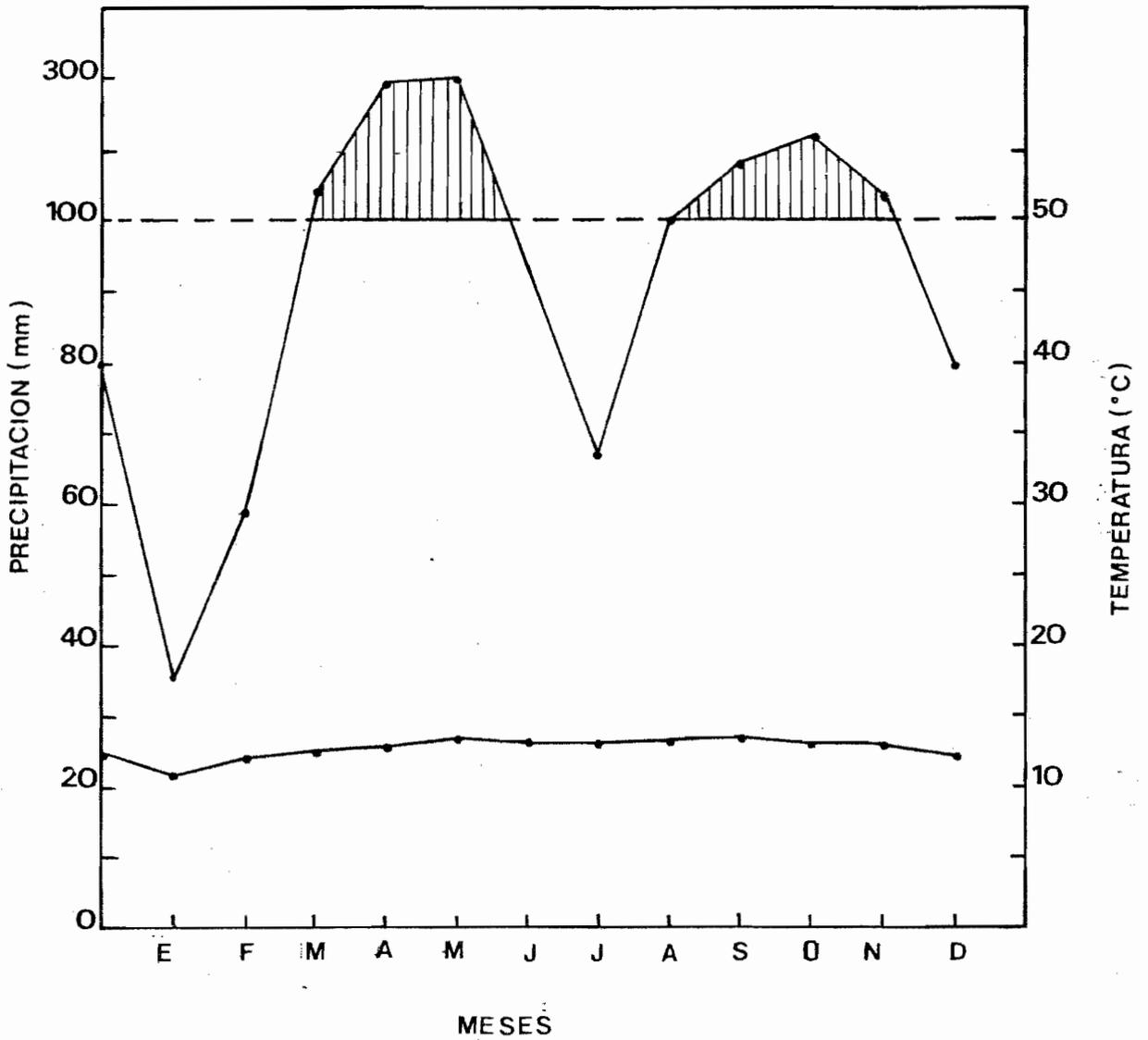
El clima del área de estudio se caracteriza por un régimen bimodal de precipitaciones ( Fig 2 ) , con dos máximos ( Abril-Mayo y Octubre ) y dos mínimos ( Enero y Julio ) , según el climadiagrama no existe mes seco , sin embargo el mes de menores precipitaciones es Enero. Posiblemente un análisis del balance hídrico ( Thornthwaite ) podría establecer si este mes corresponde con un mes de sequía.

La temperatura media anual es de aproximadamente  $12.9^{\circ}\text{C}$  , las máximas medias nosobrepasan los  $18^{\circ}\text{C}$  y las mínimas medias no descienden de  $6.0^{\circ}\text{C}$  ( Tabla N<sup>o</sup> 2 ). El clima del área se puede resumir como un clima de montaña , mesotérmico , con isothermia anual , alta humedad y neblinas diarias durante todo el año.

## Vegetación

La vegetación del área se corresponde con la de la selva nublada montano alta , es un bosque más bajo que el de San Eusebio , de dosel discontinuo, puede tener hasta 20 especies de árboles , de los cuales son dominantes: Podocarpus oleifolius, Ocothea calophyllum, Oreopanax morittzii, Brunellia integrifolia, Weinmania jahnii y Clusia . Además se encuentran algunos elementos del bosque achaparrado , tal como Espeletia nerifolia ( Sarmiento y col., 1971 ).

FIGURA 2



Climadiagrama de Gausen ( 1974-1982 )

Estación: Valle Grande

Altura: 2560, m

Latitud:  $08^{\circ} 42' 25''$  N

Temperatura media anual: 12.

Longitud:  $71^{\circ} 05' 13''$  O

Precipitación anual: 1718.1 mm

## DESCRIPCION DE LAS ESPECIES

Decussocarpus rospigliosii

Descrita por Pilger ( Podocarpus rospigliosii ) en 1923 ( Notizd . Bot. Gard. Berlin 8 : 273 ), posteriormente De Laubenfels crea el genero Decussocarpus e incluye a la especie dentro del mismo ( Journ. Arnol. Arb. 50: 347., 1969 ).

Es un árbol siempre verde , de hasta 45 metros de altura , hojas oval lanceoladas , opuestas , sésiles , su tamaño foliar varía de 7-22 mm de ancho a 2.5 - 7.0 mm de largo. Hojas anfiestomáticas ( 46 estomas / mm<sup>2</sup> en la cara adaxial y 86 estomas / mm<sup>2</sup> en la abaxial ), uninervias, con fibras alrededor del xilema de la vena media, tejido de tranfusión y 5 conductos resiníferos ( Quintero., 1981 ).

Esta especie no se encuentra en bosques secundarios. Crece favorablemente en terrenos poco inclinados, en las vegas de los ríos y pequeñas depresiones , sobre suelos húmedos arcillosos y relativamente fértiles. En las etapas de crecimiento de plántula y juvenil, su desarrollo es óptimo en los claros del bosque ( Lamprecht y Liscano., 1957 ).

Podocarpus oleifolius

Podocarpus oleifolius , var. macrostachyus ( Parl. ) Buchholz y Gray , Journ. Arn . Arb. 29 : 140. 1948.

Es un árbol siempre verde, de hasta 20 metros de altura , hojas linear lanceoladas , espiraladas , de 15 cm de largo y de 6-14 mm de ancho, uninervias , hipostomáticas ( 93 estomas / mm<sup>2</sup> ) con hipodermis , tejido de transfusión accesorio , un sólo conducto resinífero debajo del

floema de la vena media ( Quintero., 1981 ).

## MATERIALES Y METODOS

Con la finalidad de lograr los objetivos planteados en este trabajo se realizaron mediciones bajo condiciones naturales y experimentos de laboratorio .

### Mediciones de Campo

Las mediciones de campo se realizaron en bosques poco disturbados , dentro de las áreas de estudio anteriormente descritas . Se tomaron datos microclimáticos y se midieron variables fisiológicas durante un día de la época seca ( Marzo ) en 1982 . Las mediciones se tomaron cada dos horas desde las 8:30 a. m. hasta las 2:00 p. m. No fué posible tomar más datos , ya que a partir de las 2:00 empezó a llover o la neblina cubrió con rocío la superficie de las hojas , fenómeno muy frecuente aún durante la época seca en las selvas nubladas .

### VARIABLES MICROCLIMÁTICAS

#### - Temperatura del aire

Para su medición se utilizó la temperatura del bulbo seco registrada en el psicrómetro ventilado .

#### - Humedad relativa

El contenido de vapor de agua del aire ( saturación parcial ) se midió con un psicrómetro ventilado tipo Assman . Con las lecturas obtenidas de la temperatura del bulbo seco y húmedo respectivamente , se obtuvo la humedad relativa por medio de tablas ( Bulletin of the U. S. Weather Bureau N° 1071 ) .

### -Radiación solar global

La radiación solar se midió con un piranómetro LI-COR modelo LI 200S y un integrador Li-500 . Las mediciones se realizaron durante un lapso de 5 minutos (Nº de impulsos en el integrador ) . Para calcular la radiación solar en unidades de flujo de energía se utilizó la siguiente ecuación :

$$R.S = \frac{N^{\circ} \text{ de impulsos}}{0.1896 \text{ Imp / watt. hr. m}^2} \times \frac{60 \text{ min} \times \text{hr}^{-1}}{t \text{ (min)}}$$

### Variables Fisiológicas

Las variables fisiológicas medidas fueron las siguientes:

#### -Conductancia foliar ( $g_s$ )

El flujo de vapor de agua desde el interior de la hoja hasta el aire que le rodea es esencialmente un proceso de difusión.

La ecuación que describe este proceso fué derivada por P. Gastra de la ley de difusión de Fick ( Larcher., 1977 ) .

$$F = \frac{\Delta C}{R}$$

Donde ( F ) el flujo de vapor de agua , es proporcional al gradiente de concentración de vapor de agua entre la hoja y el aire (  $\Delta C$  ) dividido por la resistencia ( R ) al flujo. El flujo es la transpiración y los factores que la afectan son : El gradiente de concentración de vapor y las resistencias foliares.

Las resistencias al flujo de vapor de agua entre la hoja y el aire in

cluyen : La resistencia de la capa límite que rodea la hoja , la resistencia cuticular y la resistencia estomática.

Los terminos más adecuados para explicar los procesos de difusión de gases entre las plantas y la atmósfera generalmente aceptados son : La resistencia foliar difusiva o su recíproco , la conductancia foliar difusiva ( Korner y col., 1979 ) . En este trabajo se utilizó el termino conductancia. Esta se midió en las hojas de individuos adultos , tomando dos individuos y dos hojas por individuo, situadas a un metro de altura.

Las mediciones se realizaron con un porómetro de difusión no ventilado. Este porómetro consta de un medidor de resistencia foliar LI-COR 60 , un sensor de resistencia foliar ( dentro de la cámara ) LI-COR 20 S y un termistor para medir temperatura foliar. Además está equipado de un tubo de desecante y un cronómetro manual.

Para realizar las mediciones, la hoja se introduce en la cámara que contiene el sensor de humedad relativa ( que funciona en un rango fijo y estrecho de humedad ) y el termistor. El aumento de humedad relativa dentro de la cámara ( después que se ha disminuído la humedad a valores de aproximadamente 15-20 % mediante aire seco, el cual se hace pasar por el desecante y luego por la cámara ) es detectado por un micro amperímetro que va de 0 a 100 . Al mismo tiempo se registra la temperatura en microamperes .

Para calcular la conductancia foliar con el porómetro se realizaron los siguientes pasos :

1. - Se transformaron los datos de temperatura en microamperes a grados centígrados . Para esta transformación se utilizó la siguiente ecua-

ción :

$$T ( ^\circ\text{C} ) = \frac{uA - 18.5}{1.25}$$

2. - Con el factor de corrección obtenido por previa calibración del porómetro a  $25^\circ\text{C}$  , se normalizaron los datos de tiempo de tránsito a temperatura de  $25^\circ\text{C}$  :

$$F. C = \frac{T - 28.2}{1.25}$$

3. - Este factor de corrección calculado , se multiplica por el tiempo de tránsito obtenido en el campo y se obtiene el tiempo de tránsito corregido (  $\Delta T 25^\circ\text{C}$  ), el cual se introduce en la ecuación de calibración obtenida a  $25^\circ\text{C}$  :

$$R = 0.525 ( \Delta T 25^\circ\text{C} - 7.58 )$$

obteniéndose así el valor de resistencia foliar.

4. - El valor de conductancia foliar es el inverso de la resistencia obtenida (  $g_s = 1 / R$  ).

- Temperatura Foliar (  $T_f$  )

Para medir la temperatura foliar se utilizaron termocuplas de cobre - constantan calibre 36 , colocadas en la cara abaxial de la hoja.

En la unión de referencia se utilizó un compensador electrónico Omega MCJ . La diferencia de voltaje se registró con un microamperímetro digital Data Precision Modelo 258 . La corriente eléctrica generada es proporcional a la temperatura y la respuesta es aproximadamente lineal :  $0^\circ\text{C} = 0 \text{ v}$  y  $1^\circ\text{C} = 0.039 \text{ v}$  . La conversión de microvoltios a grados centígrados se realizó mediante tablas de conversión.

Las mediciones se realizaron en los mismos individuos y en las mismas hojas donde se midió la conductancia foliar.

- Densidad de Flujo Transpiratorio (DFT)

La densidad de flujo transpiratorio se calculó según la siguiente ecuación :

$$DFT = ( C_{vh} - C_{va} ) \times g_s$$

donde :

$C_{vh}$  : densidad de vapor de agua a saturación a la temperatura foliar.

$C_{va}$  : densidad de saturación del vapor de agua del aire a una dada temperatura.

La densidad de saturación del vapor de agua se calculó según la siguiente ecuación :

$$C_{va} = C'_{va} \times ( HR / 100 )$$

donde :

$C'_{va}$  es la densidad de vapor de agua a la temperatura del aire y HR es la humedad relativa en porcentaje.

La densidad de vapor de agua en  $\text{mg cm}^{-3}$ , se obtuvo mediante tablas de conversión . La densidad de flujo transpiratorio se expresa en este trabajo en  $\text{mg cm}^{-2} \text{s}^{-1}$  .

- Déficit de Presión de Vapor (DPV)

El déficit de presión de vapor entre la hoja y el aire , el cual es una medida de la demanda evaporativa , se calculó según la siguiente ecuación :

$$DPV = Ph - ( Pa \times HR / 100 )$$

donde :

Ph es la presión de vapor de saturación a la temperatura foliar ( KPa ) y Pa es la presión de vapor a la temperatura del aire ( KPa ).

- Potencial hídrico foliar (  $\Psi_h$  )

El agua dentro del sistema de conducción , está sometida a una presión negativa ( tensión ) . Si a una muestra ( rama u hoja ) se le aplica una presión positiva igual a la que tiene dentro del sistema de conducción, el agua saldrá a la superficie cortada y ésta presión ejercida corresponderá al potencial hídrico de la muestra . En este principio se basa la bomba de Schollander utilizada en la determinación del potencial hídrico.

La bomba de presión ( Modelo PMS ), consta de una cámara dentro de la cual se encierra la muestra ( rama ), la cual tiene una entrada de gas (  $N_2$  ) . La presión se suministra hasta que en la superficie cortada aparece una gota de agua , la cual es observada con una lupa binocular. En este momento se toma la lectura de presión en el manómetro .

Las determinaciones del potencial hídrico se realizaron en 4 ramas de individuos adultos . Estas ramas, inmediatamente después de cortadas, se encerraron en bolsas plásticas para evitar cambios en su potencial hídrico.

Mediciones de Laboratorio

Curvas de presión - volumen

Las muestras ( ramas cortadas ) fueron seleccionadas de indivi -

duos adultos de las dos especies estudiadas. Inmediatamente se colocaron en recipientes con agua , donde se recortó el extremo del tallo para evitar la entrada de burbujas de aire al xilema. Los recipientes con las ramas fueron encerrados en bolsas plásticas y trasladados al laboratorio de Ecología Vegetal, donde se mantuvieron por 12 horas en oscuridad para permitir la completa saturación de las ramas.

Las curvas de presión - volumen se realizaron siguiendo el procedimiento sugerido por Tyree y Hammel ( 1972 ). Cada rama se colocó dentro de la cámara de presión , quedando expuesta la superficie cortada. Por medio de una llave se suministró a la cámara la presión de un gas inerte (  $N_2$  ) hasta que alcanzó la condición de equilibrio. Es decir , cuando en la superficie de la muestra apareció una gota de agua. En este momento se interrumpió el flujo de gas y se tomó el valor de la presión en el manómetro. Luego se extrajo el gas lentamente para evitar daños en el tejido e inmediatamente se determinó el peso de la muestra ( peso fresco a un dado potencial hídrico ).

La muestra se colocó fuera de la cámara para que traspirara libremente . Las primeras mediciones se realizaron en un lapso de 10 a 15 minutos . Luego el tiempo se incrementó de 30 minutos a 1 hora, en un lapso de aproximadamente 6 a 7 horas , hasta que los cambios en el potencial hídrico se hicieron muy pequeños.

Al finalizar las determinaciones , se obtuvo el peso fresco de la muestra . Esta se colocó en la estufa por 24 horas a  $75^{\circ}C$  , para luego determinar su peso seco.

Con lo datos obtenidos , se graficó la curva de presión - volumen. Esta se obtuvo según el método de Tyree y Hammel ( 1972 ), donde el inverso del potencial hídrico se grafica en la ordenada y en la abscisa el

volumen correspondiente de agua extraída a un dado potencial hídrico ( $V_e$ ). El  $V_e$  se calculó sustrayendo al peso saturado, el valor del peso fresco a un dado potencial hídrico, asumiendo que un gramo corresponde a  $1 \text{ cm}^3$  de volumen de agua (Parker y col., 1983).

La relación  $1 / \psi_h$  versus  $V_e$ , presenta una porción no lineal correspondiente al componente de turgor del potencial hídrico y una porción lineal correspondiente al componente osmótico.

Con los puntos correspondientes a la parte lineal, se obtuvo una curva de regresión lineal del tipo:  $1 / \psi_{\pi} = -A (V_e) + B$ . El potencial osmótico de saturación ( $\psi_{\pi}^{100}$ ) se calculó haciendo  $V_e = 0$  en la ecuación obtenida y el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\psi_{\pi}^0$ ) se calculó introduciendo en la ecuación el valor correspondiente de  $V_e$  (volumen de agua celular en el punto de plasmólisis incipiente).

El volumen de agua intracelular o symplásmica se calculó haciendo  $1 / \psi_{\pi} = 0$ .

El potencial de turgor para cada valor de  $V_e$  a  $V_e < V_{e \text{ ppt}}$  (plasmólisis incipiente) se calculó como un término residual de la ecuación:

$$\psi_h = \psi_{\pi} + \psi_p + \psi_m \quad (\text{Kramer y col., 1966})$$

Se asumió que el componente mátrico ( $\psi_m$ ) es despreciable. En la ecuación el potencial hídrico total ( $\psi_h$ ) y el potencial osmótico ( $\psi_{\pi}$ ) son negativos y el potencial de turgor ( $\psi_p$ ) es positivo.

Sistema de intercambio de gases

Las determinaciones de fotosíntesis, conductancia y respiración

en oscuridad , se realizaron en un sistema de intercambio gaseoso de configuración abierta , el cual consta de los siguientes componentes :

1. - Una cámara de asimilación construida de plexiglass . Las paredes internas de la cámara se cubrieron con vidrio y cinta de teflón , para evitar la adsorción de vapor de agua por el plexiglass y minimizar los errores en la determinación de la tasa de transpiración .
2. - 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.
3. - Un analizador de gases infrarrojo ( IRGA ) Beckman Modelo 865 , el cual permite medir las diferencias de concentración de dióxido de carbono del aire que entra y sale de la cámara de asimilación .
4. - Un higrómetro de punto de rocío ( EG & G Modelo 880 ) que mide el punto de rocío del aire que entra y sale de la cámara de asimilación. Con la temperatura del punto de rocío del aire , se puede obtener la densidad de vapor del aire por medio de tablas .
5. - Control de temperatura foliar . La temperatura foliar se controló haciendo circular agua desde un baño María refrigerado , hasta un radiador colocado dentro de la cámara de asimilación .
6. - Aparatos para medir y registrar la temperatura . Se midió la temperatura foliar y del radiador con termocuplas de calibre 36 de cobre-constantan . Se tomó como punto de referencia  $0^{\circ}\text{C}$  con un compensador electrónico y las medidas se realizaron en forma continua con un registrador de carta ( Cole Parmer Modelo 8373-30 ) . Las lecturas en uV fueron transformadas a  $^{\circ}\text{C}$  por medio de tablas de conversión .

7. - Fuente de luz . La luz se suministró con una lámpara de 1.5 Kwatt y la radiación infrarroja se filtró con 10 cm de agua contenidos en una bandeja colocada encima de la cámara de asimilación.

8. - Instrumento para medir la radiación . La radiación fotosintéticamente activa (  $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ) se midió con un sensor cuántico LI-COR LI colocado dentro de la cámara , perpendicular a la fuente de luz .

9. - Control de humedad del aire . La humedad del aire se controló mediante una mezcla de aire seco y húmedo . El aire seco se suministró haciendo circular aire por un tubo desecante (  $\text{CaSO}_4$  ) . El aire húmedo se suministró haciendo circular aire por un humidificador de 1000 ml de capacidad , que contenía 500 ml de agua . Los flujos de aire seco y húmedo se regularon con válvulas micrométricas y la mezcla final se pasó por un envase de 2 lts de capacidad , antes de hacerlo circular por la cámara de asimilación .

10. - Reguladores y medidores de flujo . El flujo de aire se reguló con bombas de aire de membrana y válvulas micrométricas y la velocidad del flujo se midió con flujímetros.

#### Material vegetal

Las determinaciones del intercambio de gases , se realizaron en individuos juveniles de las dos especies , de 40 a 60 cm de altura y de aproximadamente 1 a 2 años de edad , colectados en las áreas de estudio .

Debido a que el trasplante ocasionaba daños en el sistema radical y por lo tanto se podían alterar las respuestas del intercambio de gases, también se utilizaron ramas cortadas de individuos juveniles y adultos ,

que se encontraban en la misma área . Las ramas de individuos adultos se seleccionaron a 1 m de altura .

Las ramas cortadas en el campo , fueron sometidas al mismo tratamiento seguido para las muestras utilizadas en la obtención de las curvas de presión - volumen . Las mediciones se realizaron en un lapso no mayor de tres días , aunque se observó que las ramas que tenían cuatro días de colectadas , no habían alterado su respuesta al intercambio de gases .

Las bases de los tallos fueron nuevamente recortadas bajo agua, antes de realizar los experimentos . Es de hacer notar que no se detectaron diferencias entre las ramas cortadas y las ramas de plántulas , por lo tanto ambos tipos de datos se incluyen en este trabajo .

### Procedimientos experimentales

En todos los experimentos se colocó una rama dentro de la cámara de asimilación , con las hojas orientadas en la posición en que se encuentra en la planta y con una cantidad de follaje que permitiera un mínimo de superposición.

Durante los experimentos se obtuvo un registro continuo de la temperatura foliar , temperatura del radiador , punto de rocío y concentración de dióxido de carbono del aire que sale de la cámara de asimilación, mediante un registrador de carta .

Las determinaciones se realizaron después de obtener una lectura estable de las diferencias de concentración de dióxido de carbono y vapor de agua del aire que sale de la cámara ( 1 - 2 horas ) .

Al finalizar cada experimento se midió el área de superficie foliar

expuesta , utilizando un planímetro LI-COR 3000 .

Se determinó el efecto de la intensidad de luz , temperatura y déficit de presión de vapor entre la hoja y el aire , sobre el intercambio de gases .

#### - Intensidad de luz

La radiación se disminuyó en pasos sucesivos , con mallas blancas de plástico colocadas encima de la cámara de asimilación .

Las mediciones se realizaron comenzando con niveles de radiación de  $1000 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  , luego se apagó la luz para determinar respiración. La temperatura foliar en todos los experimentos se mantuvo a  $19 \pm 2 \text{ }^{\circ}\text{C}$  , rango de temperatura que se supuso era cercana al óptimo de fotosíntesis de las especies . El gradiente de humedad entre la hoja y el aire o déficit de presión de vapor ( DPV ) se mantuvo alrededor de  $0.6 \pm 0.1 \text{ KPa}$ .

#### - Temperatura foliar

La temperatura foliar se varió desde  $10 \text{ }^{\circ}\text{C}$  hasta  $35 \text{ }^{\circ}\text{C}$  en pasos sucesivos , aproximadamente cada  $4 \text{ }^{\circ}\text{C}$  . La radiación fotosintéticamente activa se mantuvo constante y a saturación (  $1000 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ) .

En el rango de temperatura de  $5$  a  $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$  el déficit de presión de vapor se mantuvo alrededor de  $0.4 \pm 0.2 \text{ KPa}$  . A partir de  $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$  se aumentó el DPV para evitar la condensación en las líneas de aire .

En los experimentos realizados para determinar el efecto de la temperatura foliar sobre la respiración en oscuridad , la temperatura se varió en pasos sucesivos desde  $35 \text{ }^{\circ}\text{C}$  hasta  $4 \text{ }^{\circ}\text{C}$  . El DPV se mantuvo a

a bajos niveles .

- Déficit de presión de vapor entre la hoja y el aire ( DPV )

El DPV se varió en los experimentos desde 0.2 KPa , aumentando-  
ló en pasos sucesivos hasta alcanzar valores de 1.6 KPa . La temperatu-  
ra foliar se mantuvo cercana al óptimo de fotosíntesis ( 21 2 °C ) . La  
radiación se mantuvo a saturación ( 1000 uE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> ) .

- Ecuaciones utilizadas en los cálculos

El intercambio de dióxido de carbono , se calculó segun la siguiente  
ecuación :

$$F_n = F ( C_a - C_c ) \times \frac{44 \text{ mgco}_2 \text{ mmol}}{2.24 \times 10^{-4} \text{ ul/mmol}} \times \frac{P_a}{760} \times \frac{273}{T_a} \times \frac{60 \text{ min/hr}}{A_f}$$

donde :

$F_n$  = tasa de fotosíntesis neta ( mg dm<sup>-2</sup> hr<sup>-1</sup> )

$F$  = tasa de flujo ( lt min<sup>-1</sup> )

$C_a - C_c$  = diferencia de concentración de dióxido de carbono del aire que  
entra (  $C_a$  ) y el aire que sale de la cámara de asimilación (  $C_c$  ) , expre  
sado en ul.l<sup>-1</sup> o ppm .

$P_a$  = presión atmosférica a la altura de Mérida ( 640 mm Hg )

$A_f$  = área de superficie foliar expuesta en dm<sup>2</sup>

$T_a$  = temperatura ambiente ( 25 °C )

La tasa de transpiración ( mg cm<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> ) se calculó según la si -  
guiente ecuación :

$$DFT = \frac{F ( C_{vc} - C_{va} )}{A_f}$$

donde :

$F$  = tasa de flujo de aire en  $\text{cm}^{-3} \text{s}^{-1}$ , que pasa a través de la cámara  
 $C_{vc} - C_{va}$  = la diferencia de concentración de vapor de agua del aire que  
 entra ( $C_{va}$ ) y sale ( $C_{vc}$ ) de la cámara de asimilación, expresada en  
 $\text{mg cm}^{-3}$   
 $A_f$  = área de superficie foliar expuesta en  $\text{cm}^{-2}$

La conductancia estomática se calculó según la siguiente ecuación :

$$g_s = \frac{DFT}{C_{vh} - C_{vc}}$$

donde :

$DFT$  = tasa de transpiración expresada en  $\text{mg cm}^{-2} \text{s}^{-1}$   
 $C_{vh} - C_{vc}$  = diferencia de concentración de vapor de agua entre la hoja  
 y el aire que sale de la cámara de asimilación, expresada en  $\text{mg cm}^{-3}$

La diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire se calculó según la siguiente ecuación:

$$DPV = P_{vh} - P_{vc}$$

Donde:

$P_{vh}$  = Presión de vapor de agua dentro de la hoja ( KPa )

$P_{vc}$  = Presión de vapor de agua del aire que sale de la cámara ( KPa )

Con los resultados obtenidos de los experimentos sobre el efecto del DPV en la fotosíntesis neta y conductancia foliar, se calculó la resistencia del mesófilo según Farquar ( 1978 ). Esta se calcula con la parte lineal del gráfico de fotosíntesis neta vs concentración interna de dióxido de carbono.

La concentración interna de dióxido de carbono, se calculó según

la siguiente ecuación :

$$C_i = C_a - 1.6 \frac{F_n}{g_s}$$

Donde:

$C_a$  = Concentración ambiental de  $CO_2$  (  $\mu l l^{-1}$  )

$F_n$  = Fotosíntesis neta expresada en  $\mu l cm^{-2} s^{-1}$

$g_s$  = Conductancia foliar al vapor de agua expresada en  $l cm^{-2} s^{-1}$

1.6 = Coeficiente de difusividad del  $CO_2$  y vapor de agua en el aire

Con la regresión lineal de los puntos del gráfico de fotosíntesis neta vs concentración interna de  $CO_2$ , se obtuvo el valor de resistencia del mesófilo. La pendiente de la ecuación corresponde al valor de conductancia del mesófilo y su inverso es la resistencia.

Estos cálculos se realizaron para tener una primera aproximación de los mecanismos de control del intercambio de gases en las dos especies estudiadas.

## RESULTADOS

### Mediciones de Campo

En las figuras 3 y 4 , se muestran las variaciones de los factores ambientales y variables fisiológicas medidas en las dos especies.

La radiación solar máxima se registró a las 14:30 horas en el bosque San Eusebio y fué de  $189.88 \text{ W m}^{-2}$  ( Fig 3 ). En el valle del Mucujún se registró a las 13:00 horas con un valor de  $253.2 \text{ W m}^{-2}$  ( Fig 4 ). Además de las diferencias encontradas en los máximos de radiación , se puede notar que ésta permaneció casi constante en el bosque San Eusebio, alrededor de  $64 \text{ W m}^{-2}$  con excepción del valor máximo. Mientras que en el valle , la radiación aumentó progresivamente desde las 8:30 hasta las 13:00 horas , cuando se registró el máximo.

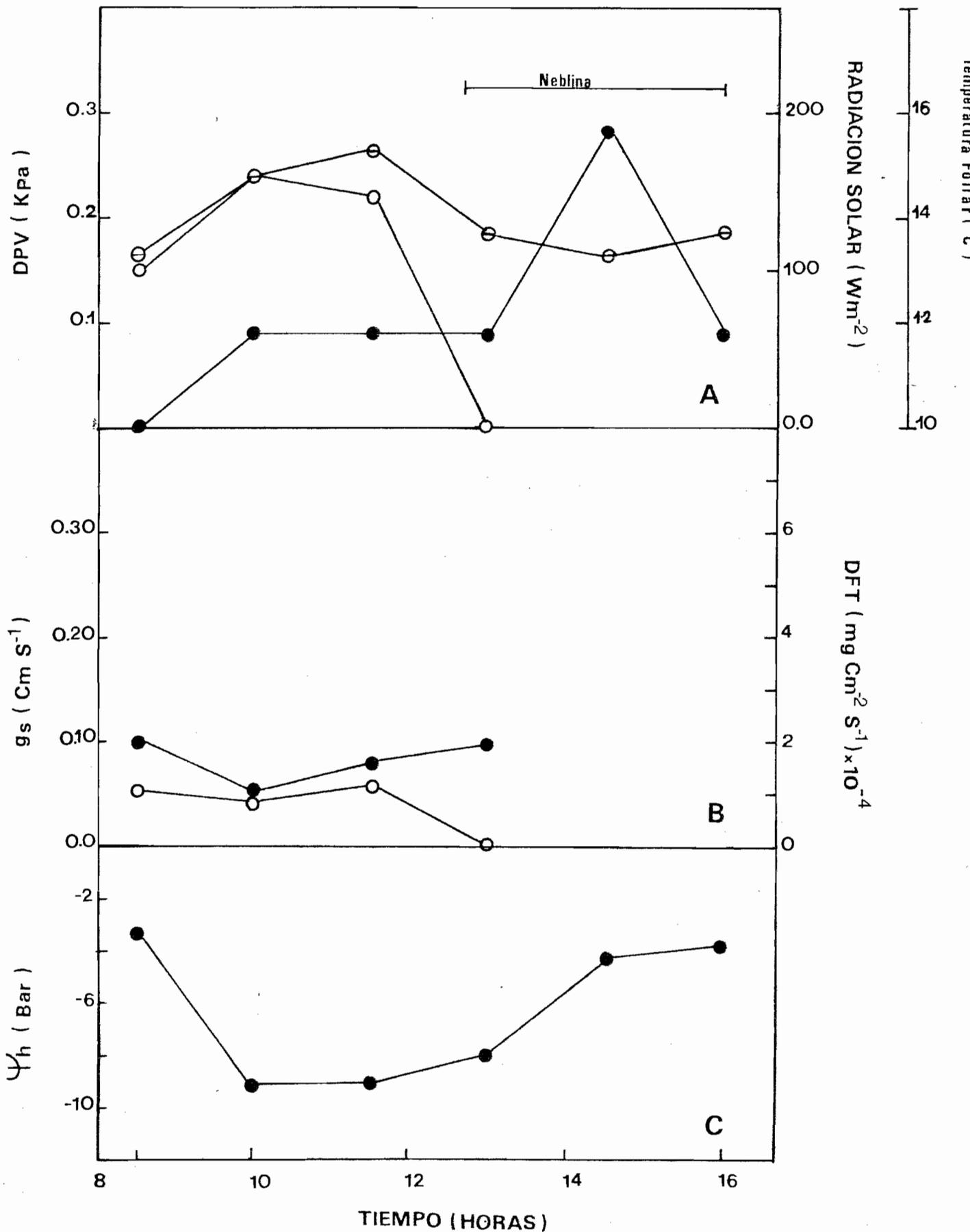
La máxima radiación y temperatura del aire se registraron a la misma hora en el valle , mientras que en el bosque San Eusebio no se observó esta correspondencia. Esto se debió posiblemente a la mayor nubosidad y neblina durante el día en que se realizaron las mediciones.

La mayor cantidad de radiación , más alta temperatura del aire y menor humedad relativa en el valle , están relacionadas con un mayor DPV con respecto al bosque San Eusebio ( ver Figs 3 y 4 ).

Las temperaturas foliares en las dos especies estuvieron muy cercanas a las temperaturas del aire ( ver tablas 3 y 4 ).

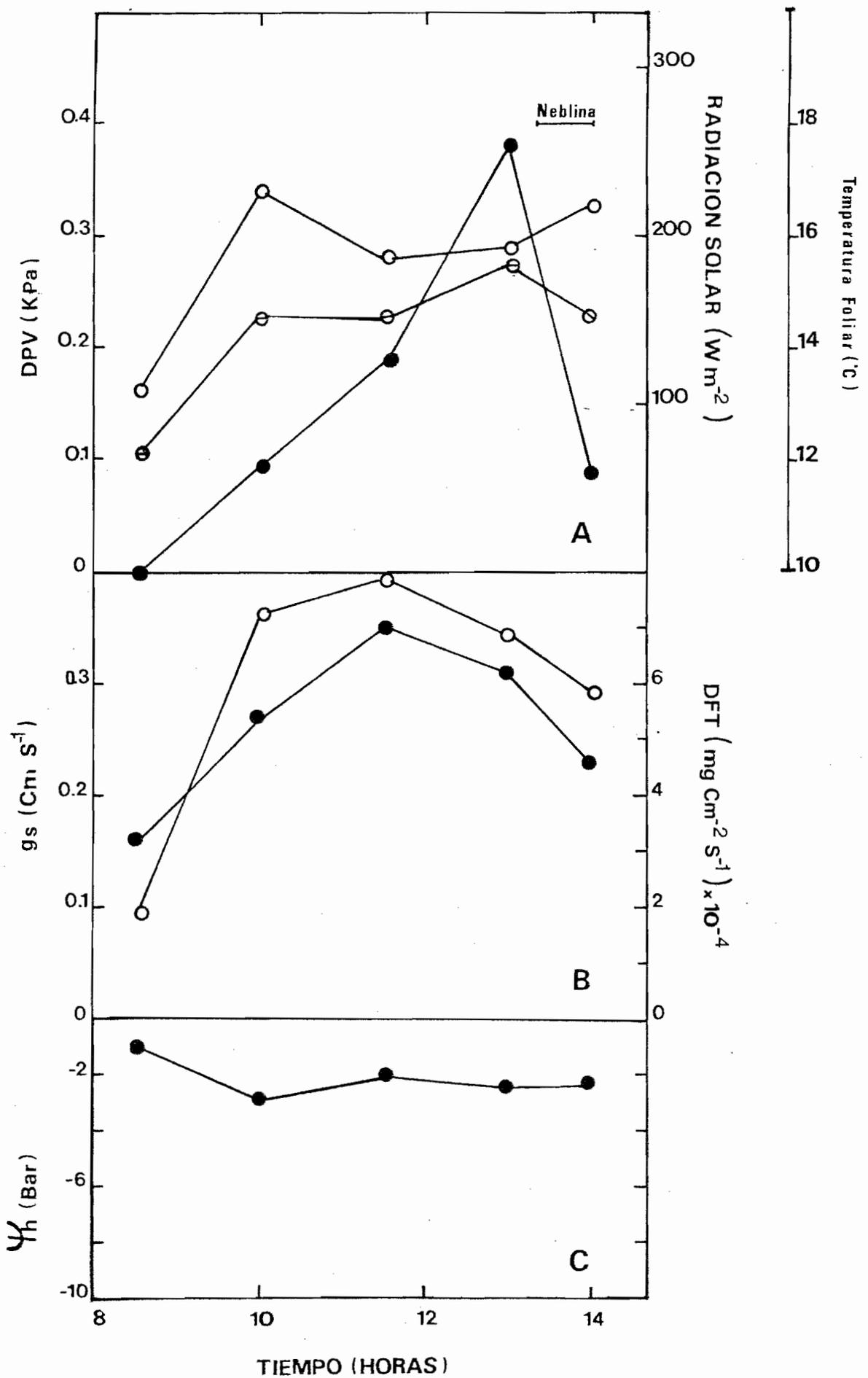
La conductancia estomática y densidad de flujo transpiratorio siguen un curso parecido al DPV en las dos especies . Sin embargo los patrones son un poco diferentes. D. rospigliosii aumenta la conductancia

FIGURA 3



Curso diario en *D. rospigliosii*, de Temperatura Foliar (○), Conductancia Foliar (●), Densidad de Flujo Transpiratorio (○), Potencial Hídrico Foliar (●), DPV (○) y Radiación Solar (●).

FIGURA 4



Curso diario en *P. oleifolius*, de Temperatura Foliar (◉), Conductancia Foliar (●), Densidad de Flujo Transpiratorio (○), Potencial Hídrico Foliar (●), Déficit de Presión de Vapor (○) y Radiación Solar (●).

solamente cuando el DPV es bajo , manteniendo una tasa de transpiración baja y constante ( Fig 3 ). Mientras que en P.oleifolius la conductancia y transpiración aumentan con aumentos en el DPV ( Fig 4 ).

La disminución en conductancia y transpiración en P.oleifolius , se produjo a las 13:00 horas , momento en que se registró el máximo de radiación , temperatura del aire y mínima humedad relativa.

Además de las diferencias encontradas en el control estomático de las dos especies a cambios en el DPV , éstas mostraron diferencias en el potencial hídrico foliar durante el período de mediciones. D. rospigliosii exhibe una disminución del potencial hídrico desde -3.25 bares medidos a las 8:30 , hasta -9.0 bares medidos entre las 11:00 y las 11:30 horas. A partir de este momento el potencial hídrico incrementa hasta alcanzar a las 16:00 horas , un valor aproximado a el de las 8:30 ( - 3.8 bares ). Mientras que en P.oleifolius , la máxima disminución del potencial hídrico fué de apenas 2 bares , registrada entre las 8:30 y 10:00 a. m. En las horas siguientes las variaciones fueron muy pequeñas , manteniéndose alrededor de -2.5 bares. Es interesante notar, que a pesar del aumento significativo de las tasas de transpiración en esta especie , las variaciones en el potencial hídrico fueron muy pequeñas.

#### Mediciones de Laboratorio

##### Efecto de la intensidad de luz sobre la fotosíntesis neta

En la figura 5 , se muestra el efecto de la intensidad de luz sobre la fotosíntesis neta en las dos especies estudiadas. La fotosíntesis neta, se expresa como un porcentaje del máximo valor obtenido. Esto se hizo con la finalidad de eliminar las diferencias en los valores absolutos de la fotosíntesis neta , que podrían enmascarar las diferencias en las respuestas a la intensidad de luz en las dos especies.

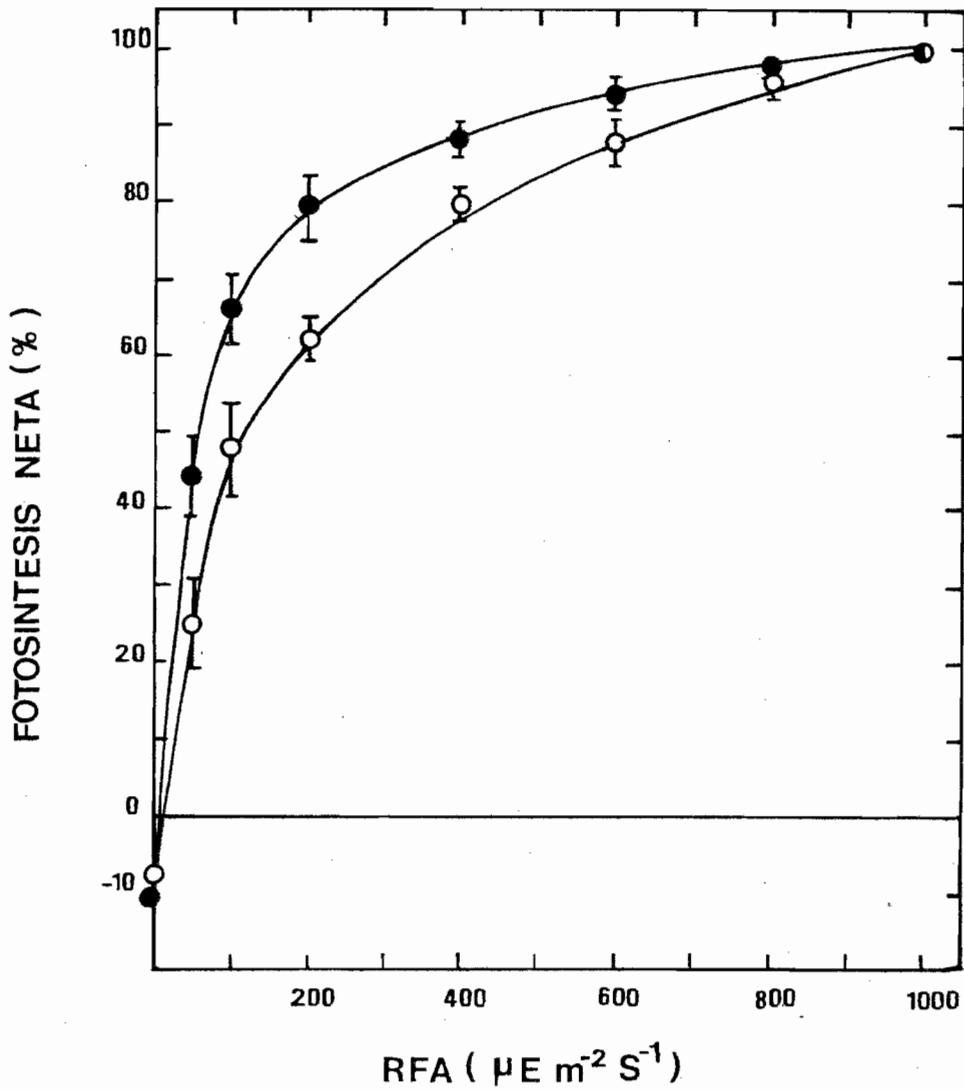


Figura 5 . Relación entre fotosíntesis neta y radiación fotosintéticamente activa (RFA) en *P.oleifolius* (O) y en *D.rospigliosii* (●), se mantuvo constante la temperatura foliar alrededor de  $19 \pm 2^{\circ}\text{C}$  y el DPV en  $0.6 \pm 0.1 \text{ KPa}$  .

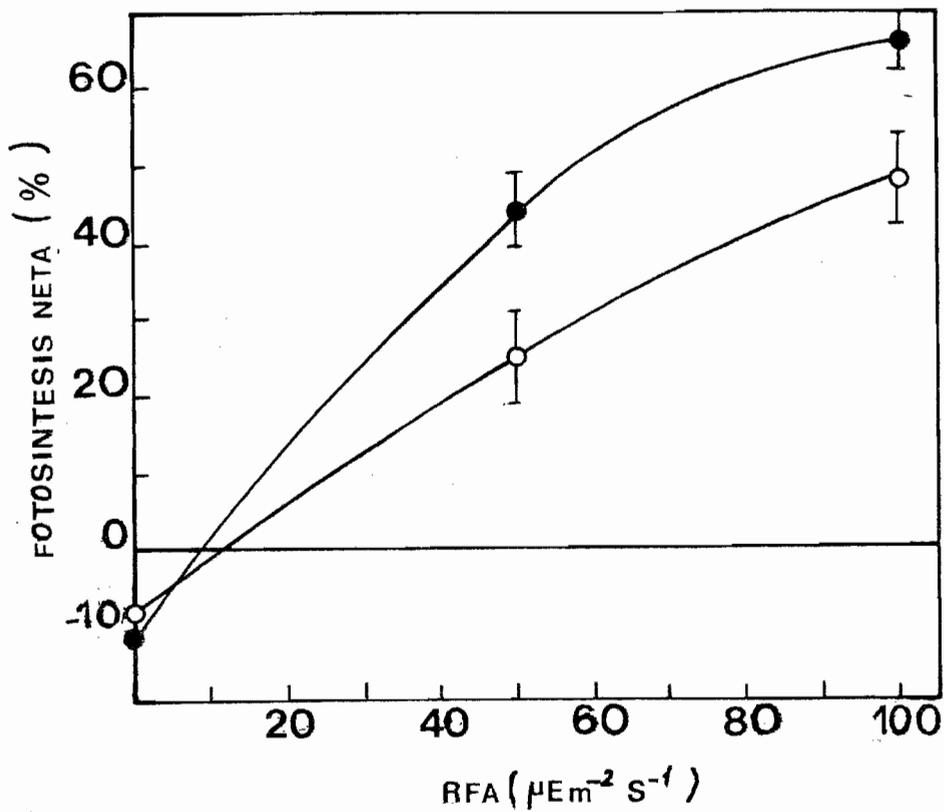


Figura 6. Relación entre fotosíntesis neta y radiación fotosintéticamente activa en *P. oleifolius* (O) y en *D. rospigliosii* (●), se mantuvo constante la temperatura foliar alrededor de  $19 \pm 2$  °C y el DPV en  $0.6 \pm 0.1$  KPa .

La forma de la curva es similar para las dos especies. Se observa un incremento pronunciado a bajas intensidades de luz y luego incrementa hasta alcanzar los niveles de saturación. A bajas intensidades de luz, entre 0 y  $200 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , se observa que la pendiente es más pronunciada en D. rospigliosii. El 50 % de fotosíntesis neta se obtiene en esta especie a  $60 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras que en P. oleifolius se obtiene a  $120 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . El 90 % de fotosíntesis neta ocurre a  $450 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en D. rospigliosii y en P. oleifolius a  $650 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

El punto de compensación de luz obtenido por extrapolación, es bajo para las dos especies, teniendo un valor de alrededor de  $9 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en D. rospigliosii y de  $11 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en P. oleifolius ( Fig 6 ).

Efecto de la temperatura foliar sobre la fotosíntesis neta y respiración en oscuridad

En la figura 7, se puede observar el efecto de la temperatura foliar sobre la fotosíntesis neta, expresada como porcentaje del valor máximo obtenido al igual que el caso anterior. La relación entre fotosíntesis neta y temperatura foliar es similar en las dos especies, la fotosíntesis aumenta hasta alcanzar un máximo y luego disminuye. El óptimo de temperatura para fotosíntesis es de aproximadamente  $20^{\circ}\text{C}$  en D. rospigliosii y de  $17.5^{\circ}\text{C}$  para P. oleifolius.

En la figura 8, se muestra la relación entre respiración en oscuridad y temperatura foliar. El aumento en la tasa de respiración en lento a bajas temperaturas. Pero a partir de  $20^{\circ}\text{C}$  aumenta más rápidamente. Con los datos de varios experimentos se realizó un ajuste a una función exponencial, que describe adecuadamente la relación entre estas dos variables. Para P. oleifolius se obtuvo la siguiente ecuación :

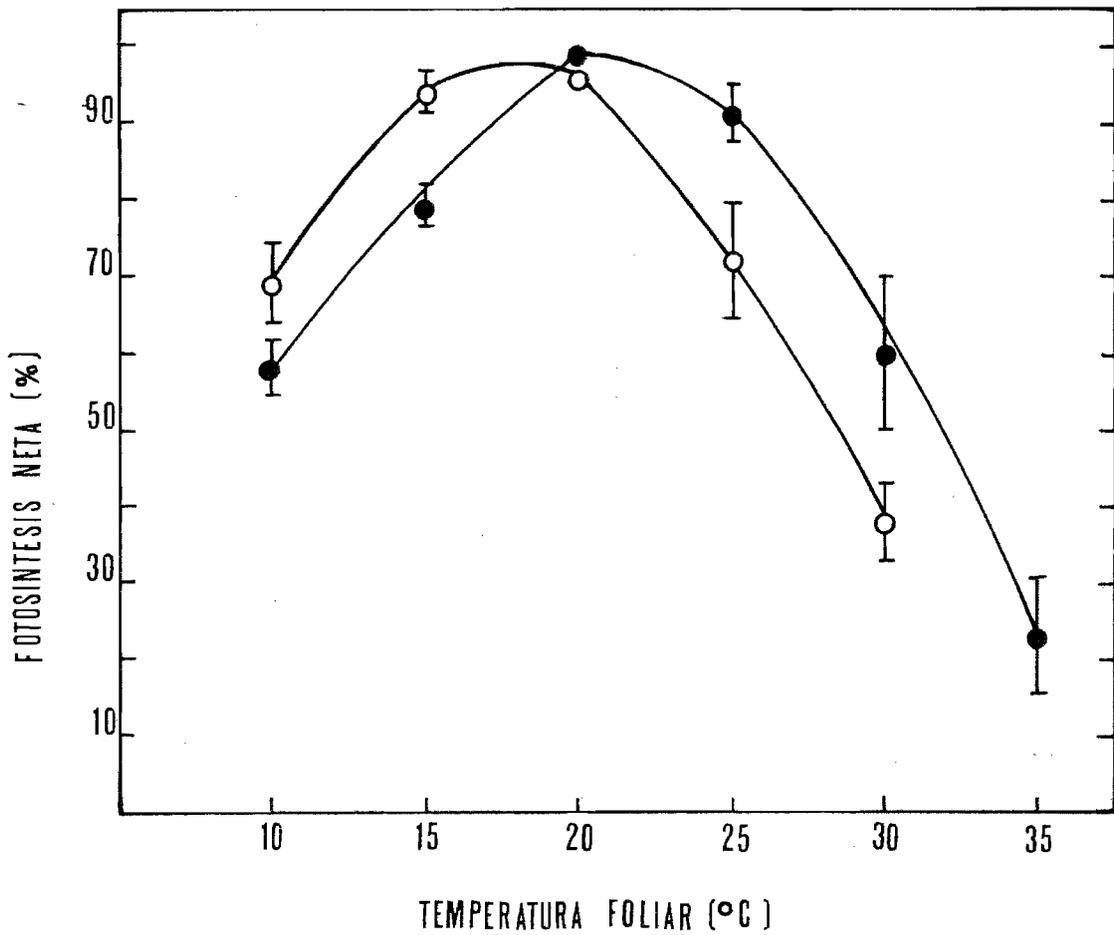


Figura 7 . Relación entre fotosíntesis neta y temperatura foliar en *P. oleifolius* (○) y en *D. rospigliosii* (●), se mantuvo constante la radiación fotosintéticamente activa en  $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y el DPV en  $0.4 \pm 0.2$  KPa.

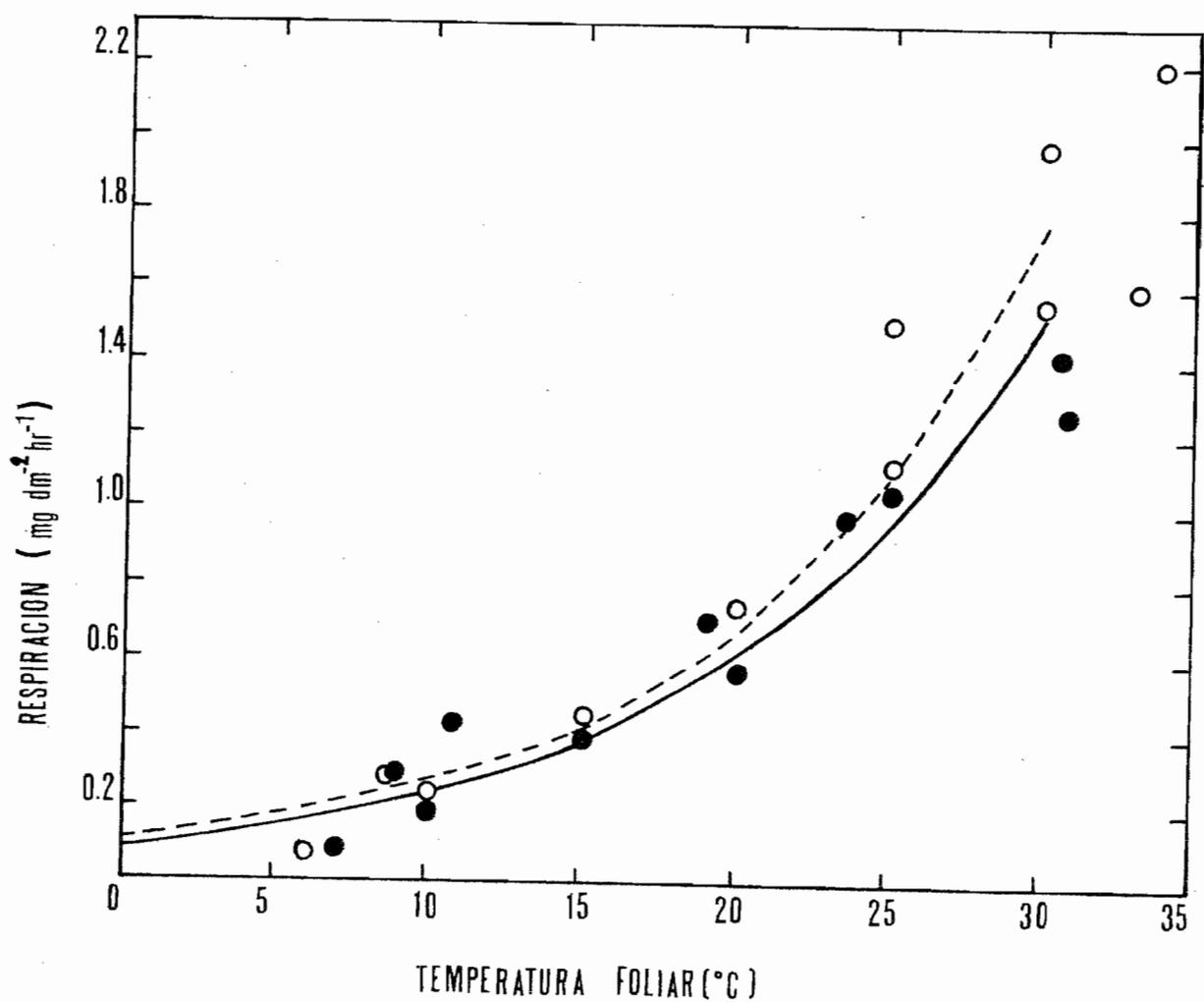


Figura 8 . Relación entre respiración en oscuridad y temperatura foliar en P. oleifolius (O ) y en D. rospigliosii (● ), el DPV se mantuvo constante alrededor de 0.6 KPa.

$$R_{OS} = 0.098 e^{0.096 (Tf)}$$

para D. rospigliosii

$$R_{OS} = 0.091 e^{0.094 (Tf)}$$

Efecto del déficit de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV) sobre la conductancia foliar y fotosíntesis neta.

En la figura 9 , se muestra la relación entre la fotosíntesis neta y DPV para las dos especies. La fotosíntesis neta disminuye en las dos especies con el incremento en el DPV , pero al aumentar el DPV se produce una disminución más pronunciada de la tasa de fotosíntesis en P. oleifolius que en D. rospigliosii. La relación entre estas dos variables se ajustó a una función exponencial. Para P. oleifolius la ecuación que describe la relación es:

$$Fn = 7.8 e^{-0.51 (DPV)}$$

para D. rospigliosii es :

$$Fn = 3.58 e^{-0.28 (DPV)}$$

En la figura 10 , se observa una respuesta similar de la conductancia estomática en las dos especies a cambios en el DPV. Se utilizaron los mismos experimentos empleados para graficar la relación entre fotosíntesis neta y DPV . Los datos al igual que el caso anterior se ajustan bien a una función exponencial. La ecuación obtenida para P. oleifolius es :

$$g_s = 0.39 e^{-0.93 (DPV)}$$

y para D. rospigliosii es:

$$g_s = 0.48 e^{-1.32 (DPV)}$$

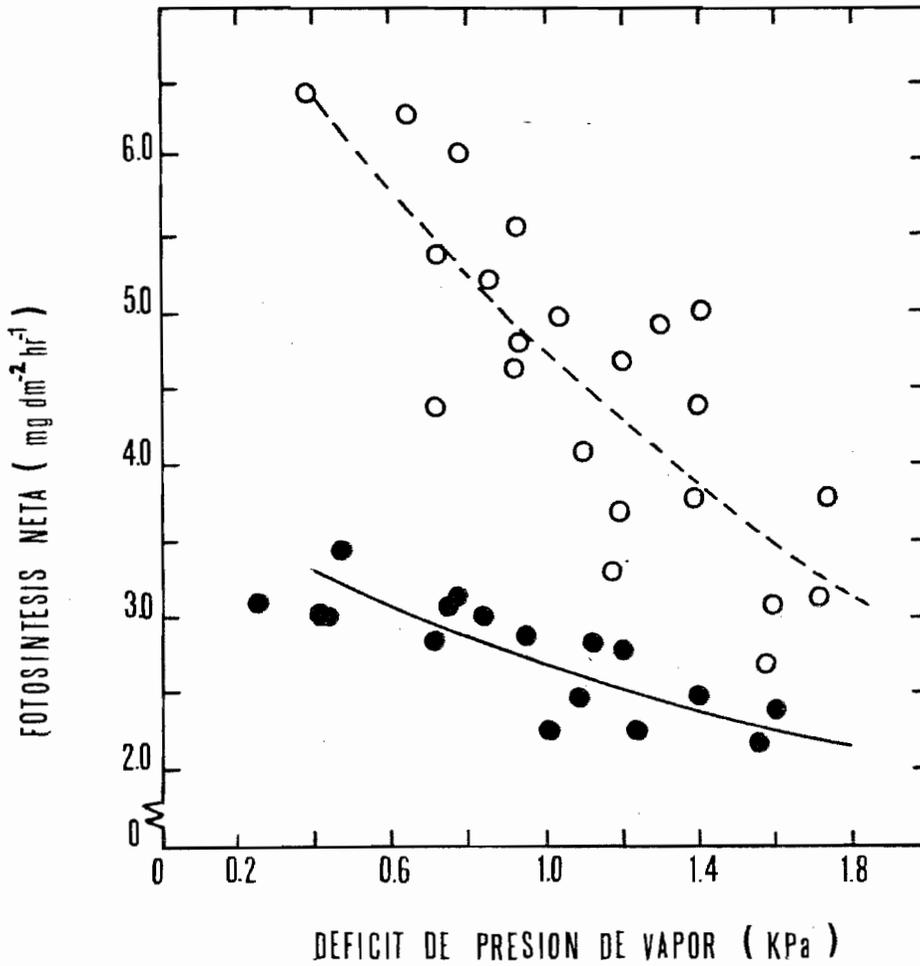


Figura 9 . Relación entre fotosíntesis neta y déficit de presión de vapor en *P. oleifolius* (○) y en *D. rospigliosii* (●), se mantuvo constante la radiación fotosintéticamente activa en  $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y la temperatura foliar en  $21 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$ .

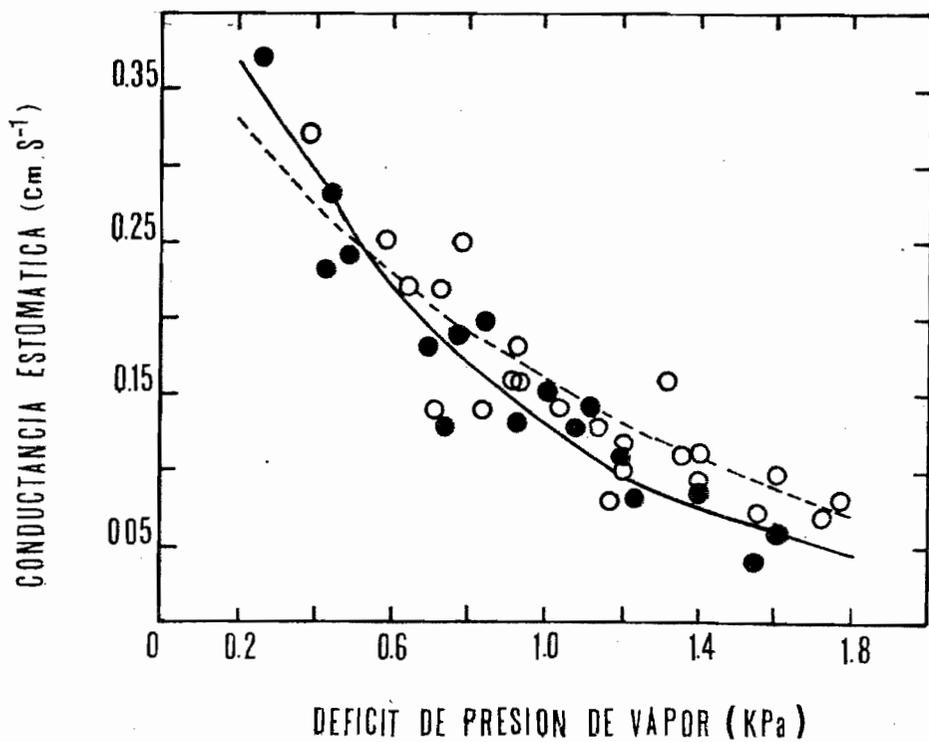


Figura 10 . Relación entre conductancia estomática y déficit de presión de vapor en *P.oleifolius* (○) y *D.rospigliosii* (●), se mantuvo constante la radiación fotosintéticamente activa en  $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y la temperatura foliar en  $21 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$  .

El coeficiente de disminución obtenido es mayor en D. rospigliosii ( -1.32 ). Esto indica que los estomas de esta especie son más sensibles a cambios en el DPV que los estomas de P. oleifolius .

Control estomático y resistencia en fase líquida o del mesófilo a la di fusión de CO<sub>2</sub>.

En la figura 11 , se muestra la relación entre fotosíntesis neta y conductancia estomática al dióxido de carbono ( g'<sub>s</sub> ) . Esta se calculó según Holmgreen ( 1965 ) :

$$r's = rs \times 1.6$$

Donde:

r's = resistencia estomática al dióxido de carbono.

rs = resistencia estomática al vapor de agua

1.6 = coeficiente de difusividad del vapor de agua y dióxido de carbono en el aire

La conductancia estomática es el inverso de la resistencia obtenida ( g'<sub>s</sub> = 1 / r's' ) .

La ecuación que describe la relación entre fotosíntesis neta y conductancia, es para P. oleifolius:

$$Fn = 6.5 ( 1 - e^{-15 ( g'_s )} )$$

Para D. rospigliosii :

$$Fn = 3.5. ( 1 - e^{-25 ( g'_s )} )$$

Las dos especies muestran un comportamiento similar a bajos valores de conductancia. La fotosíntesis neta aumenta rápidamente , hasta alcanzar valores donde los cambios son muy pequeños y la fotosíntesis permanece casi constante ( Fig 11 ). Se observa que la fotosíntesis máxima en P. oleifolius es de aproximadamente el doble del valor obtenido para D. rospigliosii .

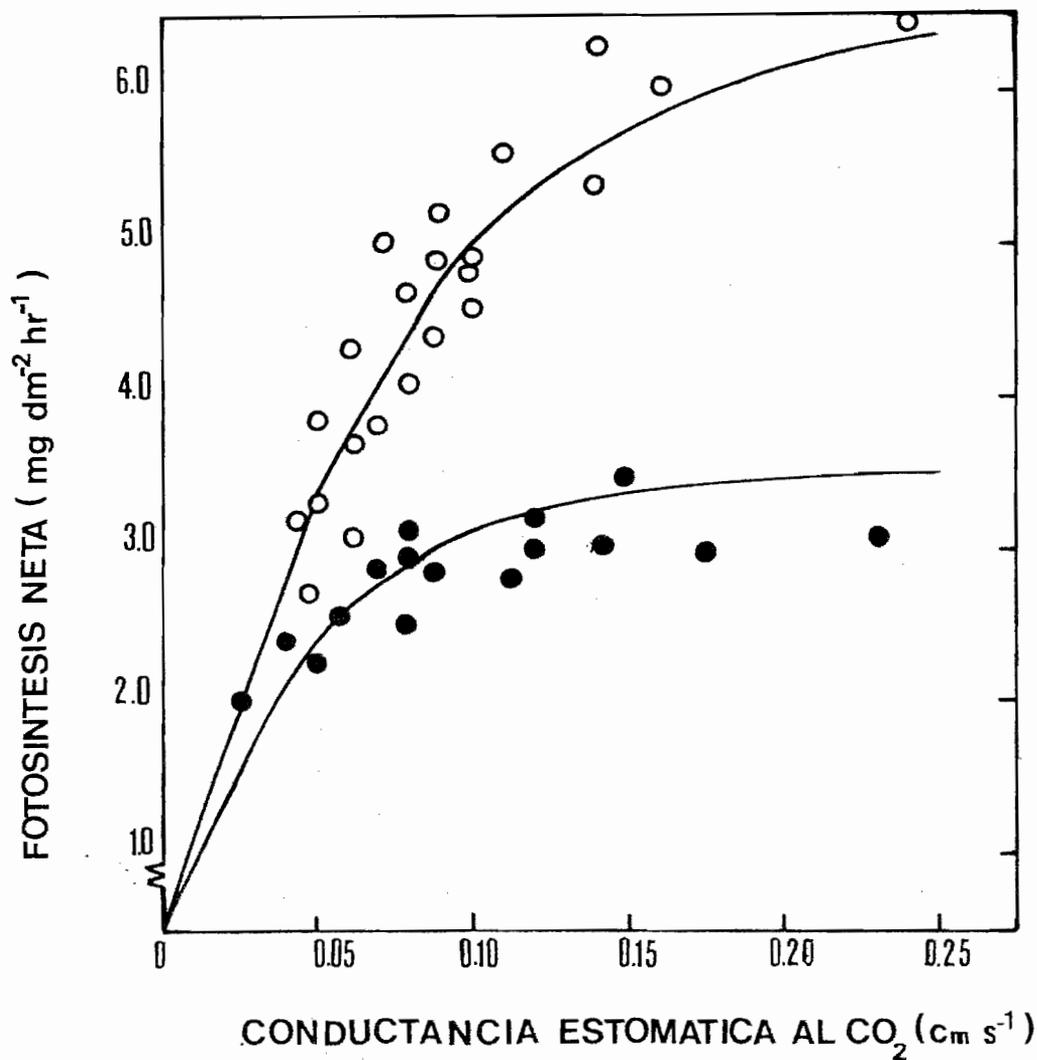


Figura 11. Relación entre fotosíntesis neta y conductancia estomática en *P. oleifolius* (○) y *D. rospigliosii* (●), se mantuvo constante la radiación fotosintéticamente activa en  $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y la temperatura foliar en  $21 \pm 2^\circ\text{C}$ .

La resistencia del mesófilo se calculó en el rango de concentraciones obtenido en los experimentos de DPV. Se asumió que los cambios en conductancia producen cambios en la concentración interna de dióxido de carbono.

En la figura 12, se muestra la relación entre fotosíntesis neta y concentración interna de dióxido de carbono para las dos especies. En el rango de concentraciones obtenidas, P. oleifolius muestra una relación lineal mientras en D. rospigliosii la relación se aparta de la linealidad. Debido a esto no se calculó la resistencia del mesófilo para esta especie.

El valor de resistencia del mesófilo obtenido de la regresión lineal ( ver materiales y métodos ) fué de  $12.73 \text{ s cm}^{-1}$  para P. oleifolius y el coeficiente de correlación obtenido es significativo (  $r = 0.97$  ) a un nivel de probabilidad del 95 %.

#### Curvas de presión-volumen

La relación entre el contenido de agua y el potencial hídrico del tejido y sus componentes osmótico y de turgor son necesarios para comprender como las plantas responden al déficit hídrico. La determinación de los componentes del potencial hídrico por medio del método sugerido por Tyree y Hammel ( 1972 ), permite una buena estimación de éstos parámetros ( Wilson y col., 1979 ).

El potencial osmótico de saturación para las dos especies difiere en 3 bares ( figs 13 y 14 ), siendo de -15.2 bares para P. oleifolius y de -11.9 para D. rospigliosii . También el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor difiere en la misma cantidad y es de -14.0 bares para D. rospigliosii y de -17.0 para P. oleifolius .

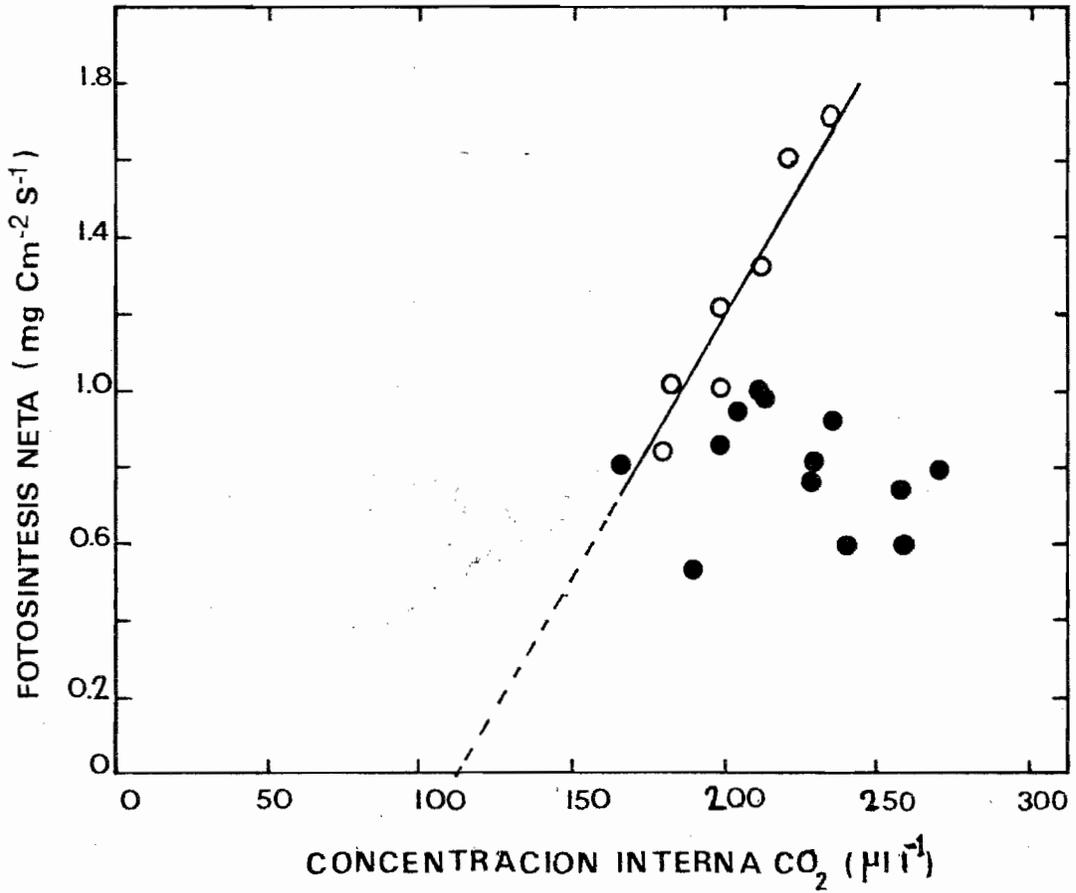


Figura 12 . Relación entre fotosíntesis neta y concentración interna de dióxido de carbono en *P.oleifolius* (○) y *D.rospigliosii* (●), se mantuvo constante la radiación fotosintéticamente activa en  $1000 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y la temperatura foliar en  $21 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$ .

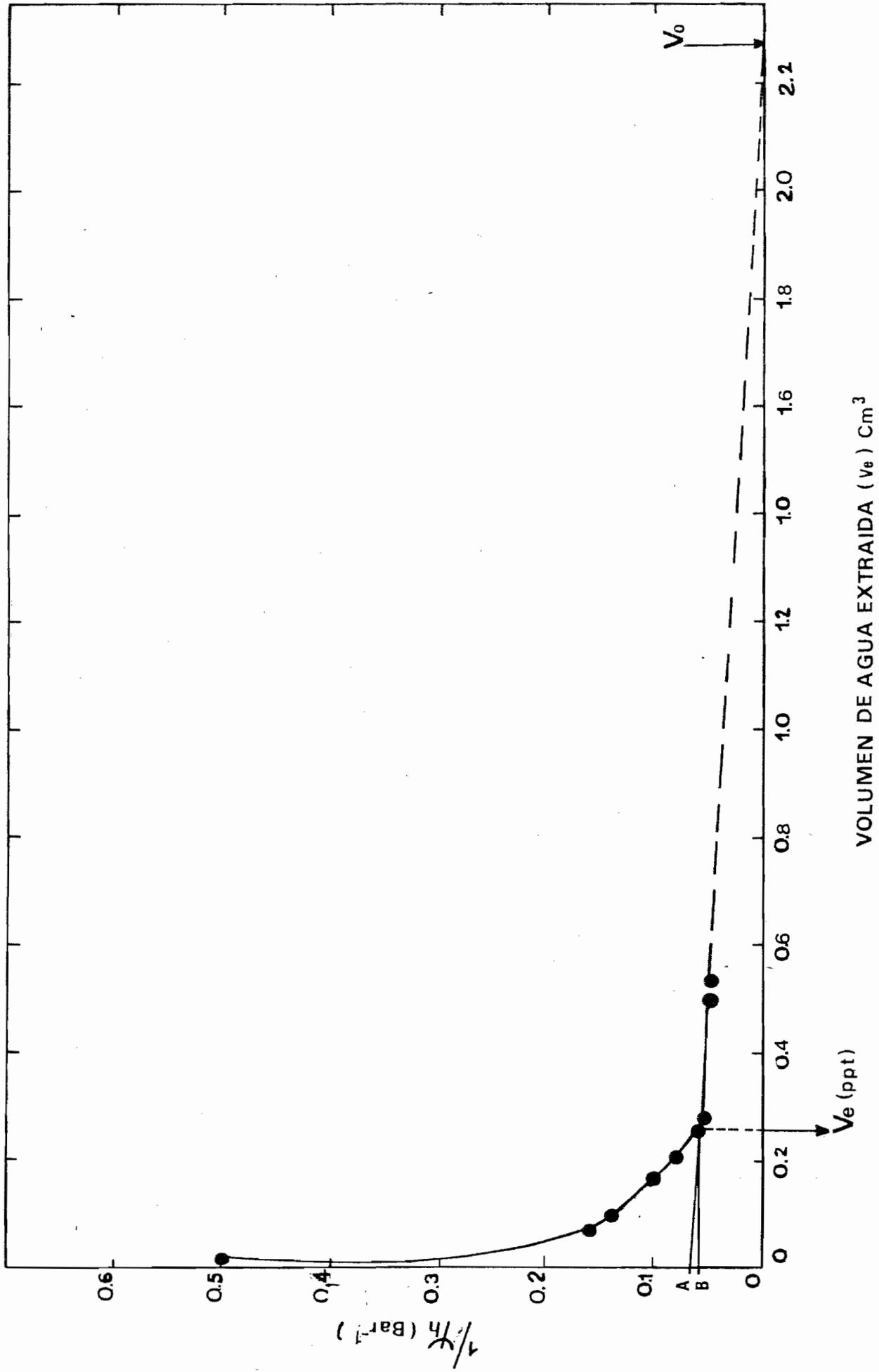


FIGURA 13 . Curva de Presión-Volumen para *P. oleifolius* mostrando el Potencial Osmótico de Saturación A y en el Punto de Pérdida de Turgor B; el Volumen de agua Celular en el Punto de Pérdida de Turgor ( $V_{e\text{ppt}}$ ) y el volumen de agua simplásmica ( $V_0$ ).

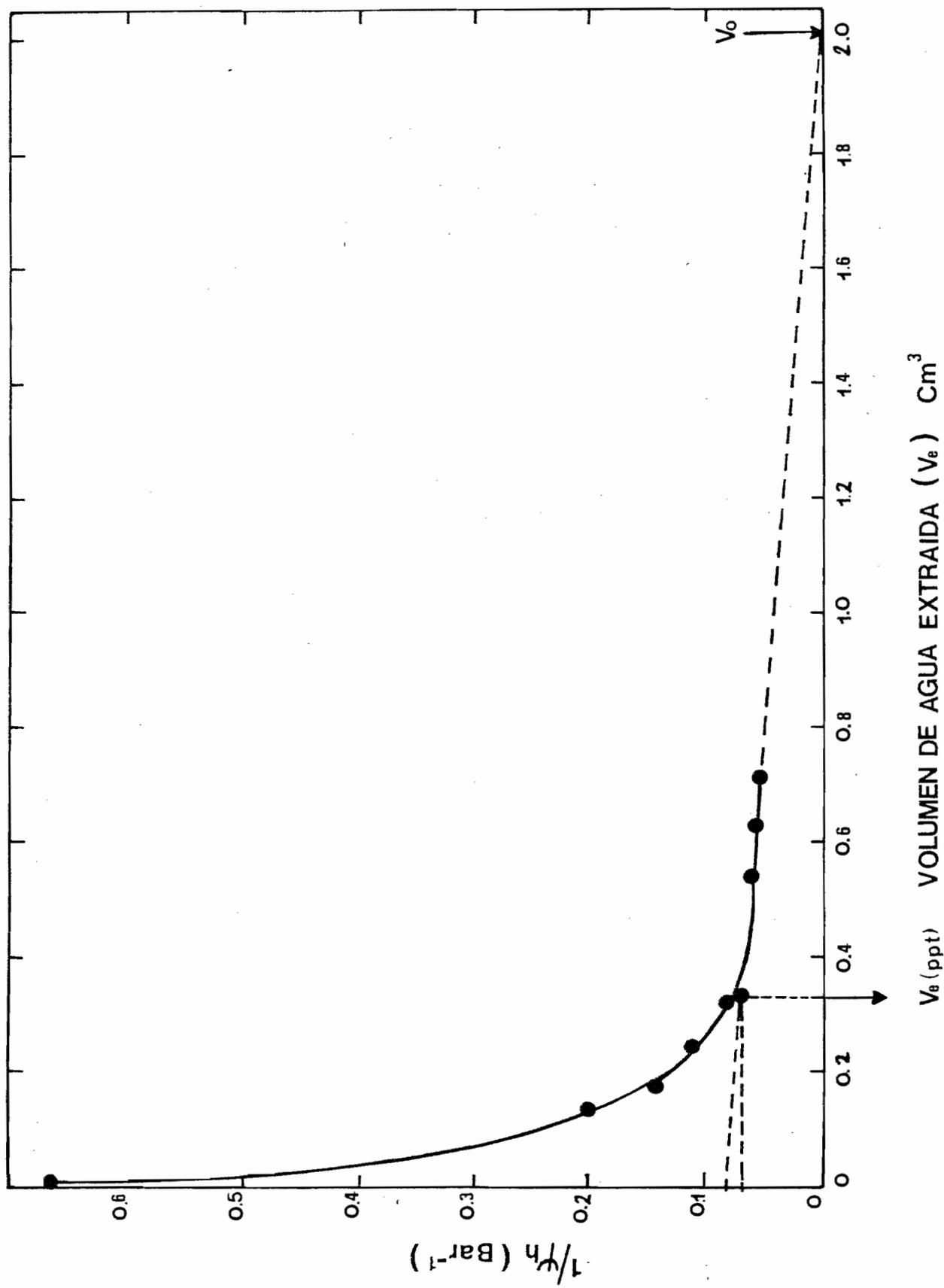
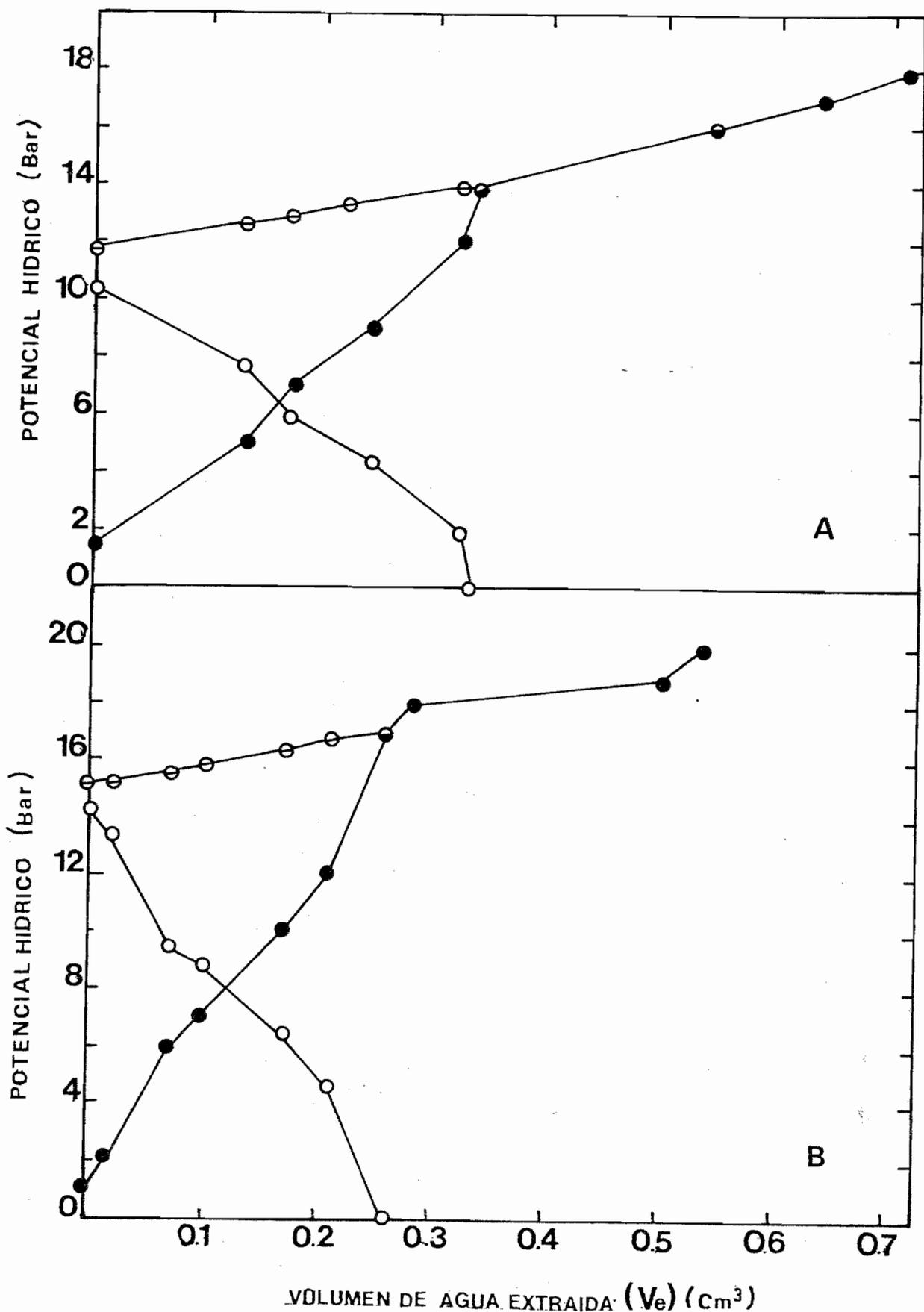


FIGURA 14.: Curva de Presión-Volumen para *D. rosapigliosii* mostrando el potencial osmótico de saturación A y en el Punto de Pérdida de Turgor B, el volumen de agua celular en el Punto de Pérdida de Turgor ( $V_{e\text{pnt}}$ ) y el volumen de agua symplásmica ( $V_0$ ).

En la figura 15( A y B ) se muestran los diagramas de Hoffler para las dos especies. La disminución del potencial de turgor es más o menos igual para las dos especies a un dado volumen de agua celular extraída, así por ejemplo a  $0.10 \text{ cm}^3$  el potencial de turgor en P.oleifolius es de aproximadamente 8.8 bares y en D.rospigliosii es de 8.2 bares. Sin embargo , el potencial hídrico foliar es de -7.0 bares en P.oleifolius y de -4.2 bares en D.rospigliosii . Además el volumen de agua celular a plasmólisis incipiente es de  $0.26 \text{ cm}^3$  en P.oleifolius y de 0.32 en D.rospigliosii .

FIGURA 15



Diagramas de Hoffer para las dos especies, Figura 7A *D. rospigliosii*, Figura 7B, Potencial Hídrico total (●), Potencial Osmótico (○) y Potencial de Turgor (○).

## DISCUSION

### Efecto de la intensidad de luz sobre la fotosíntesis neta

Para poder establecer el significado adaptativo de las respuestas fotosintéticas de las especies a la intensidad de luz , se requiere información sobre la variabilidad diurna y patrones espaciales de la cantidad de radiación solar que interceptan las plantas de una comunidad vegetal. Sin embargo, existen pocos estudios sobre la variabilidad de éste factor climático en bosques tropicales. Uno de ellos , es el realizado por Yoda y col ( 1983 ) en un bosque tropical siempre verde seco. Ellos encontraron que la irradiancia relativa disminuye siguiendo una función log-normal en el gradiente vertical y el porcentaje de disminución depende directamente de la densidad de follaje y estratos de vegetación.

Huber ( 1978 ) en la selva nublada de Rancho Grande , determinó que a nivel de sotobosque sólo llega del 1 al 3 % de la radiación total diaria, esta cantidad de radiación que llega a nivel del sotobosque en la Selva Nublada es mayor que en bosques lluviosos tropicales, ya que en éstos sólo llega del 0.5 al 1 % o menos.

La distribución irregular del dosel y la variabilidad diurna en la cantidad de radiación interceptada , debido a la frecuente ocurrencia de nubosidad y neblina en las horas de la tarde , son fenómenos comunes que caracterizan las Selvas Nubladas. Además, con el incremento en el gradiente altitudinal se observa una disminución de la densidad y diversidad específica ( Sarmiento y col., 1971 ). Esto sugeriría que a lo largo del gradiente altitudinal en la Selva Nublada , la cantidad de radiación interceptada a nivel del dosel sería menor y por lo tanto aumentaría la cantidad de luz disponible a nivel del sotobosque. Esta variabilidad en las condiciones de luz , podría influir en las respuestas fotosintéticas

de las dos especies a la intensidad de radiación.

Como muestran los resultados, ambas especies presentan una curva típica de saturación de la fotosíntesis a cambios en la intensidad de radiación. El punto de saturación de luz, definido como el nivel de radiación fotosintéticamente activa que les permite alcanzar el 90 % de la máxima tasa de fotosíntesis, es de  $450 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para D. rospigliosii y de  $650 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para P. oleifolius. Esta diferencia en el punto de saturación de luz ( $200 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) sugiere que las dos especies tienen respuestas fotosintéticas diferentes a la luz. Otras coníferas que crecen en bosques más abiertos en zonas templadas, tienen puntos de saturación de luz más altos. Por ejemplo, Pinus radiata se satura a  $900 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Be-neck, 1980) y Picea mariana que crece en el límite altitudinal del bosque subártico se satura a  $1000 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Vowinckel y col., 1977).

El punto de compensación de luz determinado por extrapolación es de  $11 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para P. oleifolius y de  $9 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para D. rospigliosii (Fig 6). Esta diferencia en el punto de compensación de luz podría deberse a las diferencias encontradas en la respiración en oscuridad o a diferencias en la maquinaria fotosintética.

Huber (1978) encontró que los puntos de compensación de luz de 1 a  $5 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  corresponden a las especies que crecen bajo sombra en la selva nublada de Rancho Grande, mientras que las especies que crecen en los claros del bosque poseen valores entre 10 y  $20 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Relacionando estos resultados con los obtenidos en las dos especies estudiadas se podría inferir que éstas tendrían mejores condiciones para su establecimiento en los claros que se presentan en las selvas nubladas. Sin embargo, Huber utilizó una técnica diferente (colorimétrica), por lo tanto los resultados no podrían ser totalmente comparables.

A pesar de que las diferencias encontradas en el punto de compensación de luz son pequeñas, es interesante observar que D. rospigliosii tiene una pendiente más pronunciada a bajas intensidades de luz. El 50 % de la tasa máxima de fotosíntesis se obtiene a aproximadamente  $60 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras que en P. oleifolius ocurre a  $120 \text{ uE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Esta mayor eficiencia a bajas intensidades de luz, sugiere que D. rospigliosii a bajas densidades de flujo de radiación podría asimilar más  $\text{CO}_2$  que P. oleifolius.

Además se ha encontrado, que la distribución de las hojas en el tallo puede ser un carácter adaptativo bajo condiciones de sol o sombra. Así, se ha observado que las plantas de sombra tienen distribución planar mientras que las plantas de sol tienen distribución espiralada (Horn, 1971; Hinckley. T comunicación personal). Las dos especies presentan estas diferencias morfológicas, P. oleifolius tiene distribución espiralada y D. rospigliosii distribución planar.

Efecto de la temperatura foliar sobre la fotosíntesis neta y respiración

Se ha demostrado en diferentes poblaciones y especies, que la respuesta de la fotosíntesis a la temperatura foliar, está relacionada con el régimen térmico a largo plazo al cual han estado sometidas las especies en sus áreas de distribución.

En zonas templadas, la variabilidad en el régimen térmico anual, es de considerable importancia en la determinación del rango de temperaturas óptimas, es decir, el intervalo de temperatura donde la fotosíntesis neta alcanza el 90 % de su tasa máxima.

El rango de temperaturas óptimas para asimilación de  $\text{CO}_2$  en especies de zona templada tiene una amplitud de 12 a  $14^\circ \text{C}$  (Pisek y col,

1973 ). Comparando este con el obtenido en las dos especies de coníferas estudiadas, el cual es de aproximadamente  $7^{\circ}\text{C}$  ( Fig 7 ), es menor que el obtenido en especies de zonas templadas. Esta observación podría sugerir que las especies de coníferas estudiadas y posiblemente otras especies tropicales , tendrían poca capacidad de aclimatación a condiciones de crecimiento diferentes a las del ambiente térmico donde se encuentran, ya que la variabilidad en el régimen térmico anual no existe y las fluctuaciones diurnas de la temperatura foliar no son tan extremas en este ambiente tropical.

La temperatura óptima para asimilación de  $\text{CO}_2$  , es de aproximadamente  $17.5^{\circ}\text{C}$  para P. oleifolius y de aproximadamente  $20^{\circ}\text{C}$  para D. rospigliosii ( Fig 7 ). Los óptimos de temperatura registrados , coinciden con las temperaturas medias máximas del sitio de origen. Así , la temperatura media máxima en el valle es de  $18^{\circ}\text{C}$  , la cual coincide con la temperatura óptima de P. oleifolius . La temperatura media máxima en el bosque San Eusebio es de aproximadamente  $19.6^{\circ}\text{C}$  que también coincide con la temperatura óptima de D. rospigliosii .

En especies de zonas templadas , en gradientes montanos , también se ha encontrado esta relación entre óptimos para fotosíntesis y temperaturas medias máximas en la estación de crecimiento, por ejemplo , en poblaciones de Eucalyptus pauciflora ( Slatyer y Morrow, 1977; citado en Slatyer, 1977 ) y en poblaciones de Abies balsamea ( Fryer y Ledig, 1972 ).

Meinzer y Goldstein ( comunicación personal ) , determinaron en Polylepis sericea el óptimo de temperatura para fotosíntesis neta en material colectado a 3900 m en el páramo de Piedras Blancas. La temperatura óptima para fotosíntesis neta en esta especie se encuentra alrededor de los  $12-14^{\circ}\text{C}$  . Tomando en cuenta este resultado y los obtenidos en las

dos especies de de coníferas , se podría inferir que en el gradiente altitudinal montano de los alrededores de Mérida ( 2250 - 3900 m ) , el óptimo de temperatura en estas especies disminuye con el incremento en el gradiente altitudinal.

Los valores de respiración en oscuridad obtenidos a 20 °C ( Fig 8 ) son muy similares , siendo de 0.66 mg dm<sup>-2</sup>hr<sup>-1</sup> para P. oleifolius y de 0.60 mg dm<sup>-2</sup>hr<sup>-1</sup> para D. rospigliosii . Estos valores son más bajos que el encontrado en Picea sitchensis ( 1.1 mg dm<sup>-2</sup>hr<sup>-1</sup> ) y son ligeramente más altos que los observados en Pinus halepensis ( 0.5 mg dm<sup>-2</sup>hr<sup>-1</sup> ) ( Ludlow y Jarvis, 1971 ; Withman y Koller, 1964 ; citados en Jarvis y col, 1976 ).

Se ha encontrado que la tasa de respiración en oscuridad calculadas sobre las bases de peso seco son más bajas en coníferas ( Larcher , 1969 ; Pisek y col , 1973 ) . No podemos comparar los resultados obtenidos ya que no se determinó el peso seco foliar o la correspondencia de peso foliar a área.

En especies de zonas templadas , se ha encontrado que en ambientes fríos la respiración es mayor que en zonas cálidas , por ejemplo en Picea abies , Poligonum bistortoides y en plántulas de Pinus radiata ( Pisek y Winckler , 1958 ; Mooney , 1963 ; Rook , 1969 ; citados en Pisek y col , 1973 ).

En Polylepis sericea , la tasa de respiración obtenida a 20 °C fué de 3.6 mg dm<sup>-2</sup>hr<sup>-1</sup> ( Meinzer y Goldstein , comunicación personal ). La tasa de respiración obtenida en Polylepis es aproximadamente 6 veces mayor que la obtenida en las dos especies de coníferas. Esto por una parte coincide con las bajas tasas de respiración encontradas en coníferas de zonas templadas y además coincide con el aumento de respiración

en plantas de ambientes fríos. Polylepis en el páramo está sometida a bajas temperaturas nocturnas durante todo el año. Este aumento de respiración podría permitir una liberación suficiente de energía para reparar daños celulares , particularmente daños de membrana causados por enfriamiento o congelamiento ( Levitt , 1972 ).

Efecto del déficit de presión de vapor entre la hoja y el aire sobre la con ductancia estomática y fotosíntesis neta

La disminución en la humedad ambiental produce un aumento en el DPV. Se ha encontrado en algunas especies de zonas áridas y semiáridas que los estomas son sensibles a la humedad del aire. Esto ha sido consi derado como un mecanismo para evitar pérdidas de agua por transpira - ción en especies que no poseen mecanismos de tolerancia a la sequía ( Ludlow , 1980 ).

La sensibilidad estomática a la humedad del aire puede ser direc ta e indirecta . La respuesta directa supone que el cierre estomático ocurre independientemente del status hídrico foliar , mientras que una disminución del potencial hídrico genera una respuesta indirecta de cie rre estomático.

Se ha encontrado que los estomas de algunas especies de coníferas en zonas templadas , responden de una forma directa al déficit hídrico ambiental , por ejemplo , Picea sitchensis , Pinus banksiana , Pseu dotsuga menziesii ( Watts y Neilson , 1978 ; Bliss y Mayo, 1980 ; cita dos en Meinzer, 1982a ).

Los estomas de las dos especies de coníferas estudiadas , son apa rentemente sensibles al gradiente de humedad entre la hoja y el aire (D PV ) : La conductancia estomática disminuye rápidamente en las dos es-

pecies con el aumento en el DPV ( Fig 13 ). La respuesta exponencial de la conductancia al gradiente de humedad entre la hoja y el aire, implica que a altos valores de DPV no ocurre un cierre estomático total.

Estos resultados parecerían no tener significado adaptativo en ambientes húmedos, tal como la Selva Nublada Andina ; sin embargo , hay que considerar algunas características , tanto de las especies como de su área de distribución en la Selva Nublada.

D. rospigliosii a pesar de crecer en ambientes donde las precipitaciones son altas ( 2000-2300 mm ), puede alcanzar alturas de hasta 40 metros. Hellqvist y col ( 1974 ) encontraron que existe un gradiente de disminución significativo del potencial hídrico con la altura del árbol. Además las gimnospermas tienen una alta resistencia hidráulica , debido a que tienen un sistema de transporte menos eficiente comparado con las angiospermas ( Carlquist , 1975 ). Tomando en cuenta esto y el hecho de que a nivel del dosel en días soleados un aumento del DPV aumentaría la transpiración , se podría inferir que si esta especie no tuviera este mecanismo podría sufrir déficit hídrico .

P. oleifolius , puede crecer en ambientes relativamente más secos y de menores temperaturas . Esta disminución en precipitaciones y menores temperaturas del suelo podrían afectar la absorción de agua por las raíces a temperaturas cercanas a cero grado. Esto implicaría que la disponibilidad de agua sería menor y por lo tanto el control estomático a altos DPV podría ser de significado adaptativo.

La asimilación neta , también es afectada por el incremento en el DPV ( Fig 9 ) , sin embargo la disminución de la fotosíntesis neta es más pronunciada en P. oleifolius que en D. rospigliosii . Esto sugiere que la disminución en conductancia en P. oleifolius limita más la asimilación

neta que en D. rospigliosii .

### Control estomático y resistencia del mesófilo a la difusión de CO<sub>2</sub>

Los estomas controlan la difusión de CO<sub>2</sub> , por medio de la apertura y cierre estomática. En las dos especies se determinó el grado de control estomático sobre la asimilación neta ( Fig 11 ) . La fotosíntesis neta , incrementa linealmente en las dos especies con el aumento de conductancia, hasta un umbral donde el grado de apertura estomática no produce cambios en la tasa de fotosíntesis. Sin embargo, la tasa máxima de fotosíntesis y el valor de conductancia estomática difieren en las dos especies.

En P. oleifolius la máxima tasa de fotosíntesis fué de aproximadamente  $6.5 \text{ mg dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$  y se obtuvo a un valor de conductancia de aproximadamente  $0.25 \text{ cm s}^{-1}$  , mientras que D. rospigliosii obtuvo su máxima tasa de fotosíntesis a  $0.15 \text{ cm s}^{-1}$  y fué de  $3.5 \text{ mg dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$  . Esta diferencia podría sugerir que en D. rospigliosii , la difusión estomática del CO<sub>2</sub> limitaría menos la fotosíntesis que en P. oleifolius y posiblemente las resistencias internas , es decir la resistencia a la difusión en fase líquida ( mesófilo ) y / o las enzimas involucradas en la carboxilación limitarían la fotosíntesis en D. rospigliosii .

Tsecniker ( 1979 ) , en plántulas de especies arbóreas encontró que las plántulas crecidas a bajas intensidades de luz tenían mayores resistencias internas a la difusión y carboxilación de CO<sub>2</sub> . También Mooney y Gulmon ( 1982 ) argumentan que las especies que crecen bajo sombra tienen capacidades fotosintéticas intrínsecas más bajas , sugiriendo que la capacidad fotosintética está determinada por la cantidad de enzimas carboxilativas y éstas disminuyen cuando la luz es limitante.

El máximo valor de fotosíntesis neta obtenido en D. rospigliosii es muy bajo comparado con el valor promedio reportado por Larcher (1969) en 11 especies de coníferas de zonas templadas, el cual es de  $7.0 \text{ mg dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ , sin embargo el valor obtenido en P. oleifolius,  $6.5 \text{ mg dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ , es muy semejante.

Se trató de determinar el valor de la resistencia del mesófilo en las dos especies en el rango de concentraciones internas de 170 a 270  $\mu\text{l l}^{-1}$ . En P. oleifolius el valor obtenido fué de  $12.73 \text{ seg cm}^{-1}$ , el cual es alto comparado con el obtenido en Helianthus annuus ( $2.3 \text{ seg cm}^{-1}$ ) pero es similar al observado en Lamium galeobdolon (Holmgren y col, 1965). Además, las diferencias encontradas en la resistencia del mesófilo coinciden con las tasas de fotosíntesis neta de las dos especies, H. annuus tiene una tasa de fotosíntesis de  $34.6 \text{ mg dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$  y L. galeobdolon de  $5.2 \text{ mg dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ , el cual es un valor aproximado al obtenido en P. oleifolius.

En D. rospigliosii, no fué posible determinar el valor de la resistencia del mesófilo, debido a que la relación entre concentración interna y fotosíntesis neta no es lineal. Holmgren y col (1965) sugieren que esta respuesta no lineal, observada en Circaea lutetiana a concentraciones de  $\text{CO}_2$  de 250 a 300 ppm, se debe posiblemente a que tanto las enzimas involucradas en el proceso bioquímico y la difusión de dióxido de carbono están limitando el proceso. Tomando en cuenta esta sugerencia podríamos inferir que posiblemente ocurra lo mismo en D. rospigliosii.

Cursos diurnos de variables ambientales y fisiológicas y algunos parámetros obtenidos de las curvas de Presión-Volumen.

Los datos obtenidos bajo condiciones naturales y las curvas de presión-volumen, son de utilidad limitada, tanto por el número reducido

de datos obtenidos , como por el hecho de no haber medido estos parámetros en diferentes épocas del año. Tampoco se tiene información sobre la variación de los factores ambientales en el gradiente vertical dentro del bosque. Sin embargo , esta información podría ser evaluada como una primera aproximación de las diferencias microclimáticas y fisiológicas de las dos especies y podría ser útil para establecer algunas correspondencias con los resultados obtenidos bajo condiciones controladas en el laboratorio.

La radiación solar a nivel del sotobosque fué mayor en el valle que en la carbonera ( Fig 3 y 4 ) . Esta diferencia puede ser relacionada con las diferencias encontradas en las respuestas a la intensidad de luz de la fotosíntesis neta en las dos especies , ya que P. oleifolius tiene un comportamiento en relación a la otra especie , más parecido a una planta de sol.

La temperatura foliar en las dos especies , se mantuvo cercana a la temperatura del aire . Esto sugiere que la radiación solar interceptada a nivel del sotobosque no sería suficiente para aumentar la temperatura foliar o que el tamaño foliar en D. rospigliosii y la disposición vertical de las hojas en P. oleifolius determinan que la temperatura foliar permanezca cercana a la del aire .

Tanto la conductancia foliar como la densidad de flujo transpiratorio son más altos en P. oleifolius . Además la radiación solar y el DPV tienden a ser más altos en el valle que en la carbonera . Posiblemente los bajos valores de conductancia foliar en D. rospigliosii estén más relacionados con la densidad de flujo de radiación que con el DPV , ya que en especies arbóreas ( Liriodendron tulipifera y Cornus florida ) , se encuentra que la resistencia foliar incrementa debido a la disminución de la radiación solar dentro del dosel ( Turner , 1969 ). Sin embargo , esto

no podría ser afirmado en nuestro caso ya que no se tomaron datos de conductancia en el perfil vertical .

La diferencia entre el máximo y mínimo valor de potencial hídrico foliar medido en D. rospigliosii fué de 6.0 bares , mientras en P. oleifolius fué de apenas 2.0 bares . Tomando en cuenta que la densidad de flujo transpiratorio en P. oleifolius fué más alta , se podría predecir que el potencial hídrico en este especie variaría más que en D. rospigliosii : Sin embargo , la disminución del potencial hídrico puede deberse a una alta resistencia hidráulica al flujo de agua desde el suelo a las hojas o a altas tasas de transpiración ( Hellqvist y col , 1974 ). Por lo tanto el hecho de que se haya observado una mayor variación en el potencial hídrico en D. rospigliosii podría deberse a una mayor resistencia hidráulica.

Los potenciales osmóticos tanto de saturación como en el punto de pérdida de turgor son más negativos en P. oleifolius . Esta especie como se dijo anteriormente , crece en lugares relativamente más secos y de menores temperaturas del suelo , por lo tanto la disponibilidad de agua podría ser menor . Así , las propiedades hídricas del tejido foliar permitirían explicar parcialmente las diferencias en la distribución con respecto a la disponibilidad de agua.

## IMPLICACIONES ECOLOGICAS

La luz , es el factor ambiental más importante en promover y mantener la apertura estomática , actuando directamente a nivel de los procesos fotoactivos de la fotosíntesis e indirectamente en conjunto con otros factores como : el balance hídrico , temperatura foliar y balance de dióxido de carbono ( Pemadasa., 1981 ) . Tomando en cuenta esto y el hecho de que en las selvas nubladas la nubosidad y neblinas reducen considerablemente la radiación solar, podríamos sugerir que el intercambio de gases estaría limitado a muy pocas horas del día . Por otro lado , la disminución de diversidad y densidad específica con el aumento en el gradiente altitudinal determinaría doseles más abiertos y posiblemente mayor radiación a nivel del sotobosque .

Las respuestas fotosintéticas a la intensidad de luz en las dos especies , tendrían un valor adaptativo , dado que D. rospigliosii, que tiene mayor eficiencia a bajas intensidades de luz podría crecer en bosques más cerrados , mientras que P. oleifolius crecería en bosques más abiertos . Sin embargo , un estudio de las respuestas de aclimatación a diferentes regímenes de luz podría ser importante , ya que estas especies crecen bajo diferentes condiciones de luz durante su ciclo de vida .

Los óptimos de temperatura para fotosíntesis obtenidos en las dos especies se corresponden con las temperaturas medias máximas del sitio de origen . También hemos notado , que el 90 % de la máxima tasa de fotosíntesis tiene una amplitud de 7 °C . Este podría coincidir con el rango de distribución de las dos especies en la selva nublada .

A pesar de que en este ambiente húmedo tropical montano , el agua no parece ser un factor ambiental limitante , las especies estu -

diadas parecen poseer mecanismos fisiológicos para evitar las pérdidas de agua cuando el DPV aumenta . Se podría pensar por lo tanto , que en la Selva Nublada existen períodos cortos del año cuando sería necesario ejercer un control estomático para evitar déficit hídricos severos.

También sugerimos que posiblemente existen diferencias en el sistema de transporte de agua. El sistema de conducción menos eficiente en D. rospigliosii podría producir déficit hídrico en las hojas del dosel en individuos adultos , a pesar de que esta especie crece en lugares relativamente húmedos. Por otro lado , P. oleifolius podría tener un sistema de transporte más eficiente y además potenciales osmóticos en el punto de pérdida de turgor más negativos le permitirían a esta especie mantener un balance hídrico favorable en lugares donde la disponibilidad de agua es menor .

En este trabajo, hemos tratado de explicar el significado adaptativo de las respuestas fotosintéticas a la intensidad de luz y temperatura foliar , en dos especies de coníferas. Además hemos sugerido que las especies en este ambiente tropical húmedo, podrían sufrir déficit hídrico, por lo menos durante un período corto del año por razones diferentes. Sin embargo, para poder constatar con precisión todos los posibles mecanismos planteados, sería necesario realizar estudios sobre :

- 1) la variabilidad microclimática tanto espacial como temporal y las respuestas fisiológicas de las especies en el gradiente altitudinal.
- 2) el grado de aclimatación fotosintética a diferentes regímenes de luz.
- 3) el balance hídrico en estas especies bajo condiciones naturales y conjuntamente determinar la resistencia hidráulica especialmente durante la época seca.
- 4) la morfología del xilema en las dos especies.

## RESUMEN

En este trabajo se determinaron las características fotosintéticas y algunos mecanismos de regulación del intercambio de gases en dos especies de coníferas Decussocarpus rospigliosii y Podocarpus oleifolius de la Selva Nublada, con la finalidad de establecer el significado adaptativo de estas respuestas fisiológicas en sus áreas de distribución altitudinal.

Se realizaron mediciones en condiciones naturales y en condiciones controladas en el laboratorio. En condiciones naturales se midieron algunas variables ambientales (temperatura del aire, humedad relativa y radiación solar) y fisiológicas (conductancia foliar, densidad de flujo transpiratorio y potencial hídrico foliar). En el laboratorio, se determinó la respuesta de la fotosíntesis neta a la intensidad de luz y temperatura foliar. Además, se midió el efecto del déficit de presión de vapor sobre el intercambio de gases y la resistencia del mesófilo a la difusión de dióxido de carbono. También, se determinaron los componentes del potencial hídrico foliar por medio de curvas de presión-volumen.

Los resultados muestran que D. rospigliosii, tiene menores puntos de saturación y compensación de luz de la fotosíntesis neta y mayor eficiencia fotosintética a bajas intensidades de luz que P. oleifolius.

Los óptimos de temperatura para fotosíntesis neta, coinciden en las dos especies con las temperaturas medias máximas del lugar de origen.

Los estomas, en las dos especies son sensibles al gradiente de humedad entre la hoja y el aire.

Las diferencias encontradas , tanto en las tasas absolutas de fotosíntesis como en el control estomático de la difusión de dióxido de carbono , sugieren que las resistencias internas ( difusivas y carboxilativas ) podrían ser mayores en D. rospigliosii .

Los potenciales osmóticos de saturación y en el punto de pérdida de turgor son más negativos en P. oleifolius.

Comparativamente , las características fotosintéticas de D. rospigliosii son similares a las que presentan las plantas adaptadas a condiciones de sombra. Esta especie crece en bosques más densos y por lo tanto una mayor eficiencia a bajas intensidades de luz podría ser de significado adaptativo.

La sensibilidad estomática en las dos especies al déficit de presión de vapor , sugiere que existen períodos cortos del año durante los cuales estas especies podrían sufrir déficit hídrico.

Además de la sensibilidad estomática al DPV , P. oleifolius presenta menores potenciales osmóticos . Esta especie , posiblemente puede soportar mayores déficits hídricos y por lo tanto puede crecer en lugares relativamente más secos.

## BIBLIOGRAFIA

1. Andressen, R. y R. Ponte. ( 1973 ). Estudio integral de las cuencas de los ríos Chama y Capazón. Subproyecto N<sup>o</sup> II. Climatología e Hidrología. U. L. A. F. C. F. Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales. Mérida. Vzla.
2. Benecke , U. ( 1980 ) . Photosynthesis and transpiration of Pinus radiata D. Don under natural conditions in a forest stand. Oecol. ( Berl. ) 44 : 192-193.
3. Boardman , N.K. ( 1977 ). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Ann.Rev.plant. physiol. 28 : 355-377 .
4. Böhning, R.H. and C.A. Burnside ( 1956 ). The effects of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. Am. J. Bot. 43 : 557-561 .
5. Buchholz, J.J. and N.E. Gray ( 1948 ). A taxonomic revision of Podocarpus . IV. The American species of section Eupodocarpus. Subsection C and D. J. Arn. Arb. 29 : 123-151 .
6. Cabello, O. (1967 ). Estudio geomorfológico del área de Mérida y sus alrededores. Escuela de Geografía. F. C. F. U. L. A. Mérida. Vzla.
7. Carlquist, S. ( 1975 ). Ecological strategies of xylem evolution . University of California Press. The Angels.
8. De Laubenfels, D.J. ( 1969 ). Decussocarpus rospigliosii (Pilger) De Laubenfels. J. Arn. Arb. 50 : 347-349 .

9. Farquhar, G.D. ( 1978 ). Feedforward response of stomata to humidity . Aust. J. Plant Physiol. 5 : 787-800.
10. Fryer, T.H. and T. F. Legig. ( 1972 ). Microevolution of the photosynthetic temperature optimum in relation to the elevation complex gradient. Can. J. Bot. 50: 1231-1235.
11. Gauhl, E. ( 1976 ). Photosynthetic response to varying light intensity in ecotypes of Solanum dulcamara from shaded and exposed habitats. Oecol ( Berl. ) 22: 275-286.
12. Hellqvist, J. G; P. Richards and P. G. Jarvis. ( 1974 ). Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. J. Appl. Ecol. 11: 637-668.
13. Hetsch, W. y Folster. H. ( 1982 ). Estudio de la relación clima-pegénesis en la Cordillera de los Andes de Vzla . En : Franco, W. ( Ed. ) VII congreso Venezolano de la ciencia del suelo . Facultad de Ciencias Forestales. U. L. A. Mérida. Vzla .
14. Holmgren, P ; P. G. Jarvis and M. S. Jarvis ( 1965 ). Resistances to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. Physiol. Plant. 18: 557-573.
15. Horn, H. S. ( 1971 ). The adaptative geometry of trees . Princenton University Press. New Jersey.
16. Huber, O. ( 1978 ). Light compensation point of vascular plants of a tropical Cloud Forest and an ecological interpretation. Photosynthetic . 12 : 382-390.

17. Jarvis, P.G. ; B.G. James and J.J. Landsberg. ( 1976 ). Coniferous Forest. En: Monteith, J.L. ( Ed. ). Vegetation and the atmosphere. Academic Press. London.
18. Jarvis, P.G. ( 1980 ). Stomatal response to water stress in conifers. En: Turner, N.C & P.J. Kramer ( Eds. ). Adaptation of plant to water and high temperature stress. Willey Interscience. New York.
19. Korner, Ch ; J. A. Scheel and H. Bauer. ( 1979 ). Maximun leaf diffusive conductance in vascular plant. Photosynthetica. 13: 45-82.
20. Kramer, P. J ; E. B. Knipling and L. N. Miller. ( 1969 ). Terminology of cell water relations. Science. 153: 889-890.
21. Lamprech, H. y C. Liscano. ( 1957 ). Estudios sobre la germinación del Podocarpus rospigliosii Pilger y su desarrollo en la juventud. Instituto Forestal Latinoamericano de Investigación y Capacitación Forestal. Separata del boletín N<sup>o</sup> 2.
22. Lamprech, H. y J. P. Veillón ( 1957 ). La Carbonera. El Farol. 18 ( 158 ): 17-24.
23. Larcher, W. ( 1969 ). The effects of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of tree. Photosynthetica. 3: 167-198.
24. Larcher, W. ( 1977 ). Ecofisiología vegetal. Ediciones Omega. Barcelona.
25. Levitt, J. ( 1972 ). Responses of plants to environmental stress.

Academic Press. New York.

26. Ludlow, M.M. ( 1980 ). Adaptative significance of stomatal responses to water stress . En : Turner, N.C. and P.J.Kramer (Eds). Adaptation of plant to water and high temperature stress. Willey Interscience. New York.
  
27. Martinez, F.A. ( 1963 ). Informe ecológico. En: Estudio integral de la cuenca del Chama sector Lagunillas de Urao. U. L. A. Mérida. Vzla.
  
28. Meinzer, F.C. ( 1982a ). The effects of water pressure on stomatal control of gas exchange in Douglas Fir ( Pseudotsuga menziesii ) saplings. Oecol. ( Berl. ) 54 : 236-242.
  
29. Mooney, H.A. ( 1976 ). Some contributions of physiological ecology to plant population biology. Sist. Bot. 1 : 269-283.
  
30. Mooney, H.A. and S. L. Gulmon ( 1982 ). Constraints of leaf structure and function in reference to herbivory. Bioscience 32 : 198 - 206.
  
31. Osmond, C.B., O. Björkman and D.J. Anderson. ( 1980 ). Physiological processes in plant ecology. Billings, W.D., F. Golley, O. L. Lange, and J.S. Olson (Eds). Springer-Verlag. New York.
  
32. Parker, W.C., S.G. Pallardy , T.M. Hinckley and R. O. Teskey. ( 1983 ). Seasonal changes in tissue water relation of three woody species of the *Quercus carya* Forest type. Ecology ( in press ).

33. Pemadasa, M.A. (1981). Photocontrol of stomata movements. *Biol. Rev.* 56 : 551-588.
34. Pianka, E.R. (1974). *Evolutionary ecology*. Harper and Row (Eds). New York.
35. Pisek, A., W. Larcher, A. Vegis and K. Napp-Zinn. (1973). The normal temperature range. En : Precht, H., J. Christophersen, H. Hensel and W. Larcher (Eds). *Temperature and life*. Springer-Verlag. New York.
36. Quintero, R.D. (1981). Morfología de hojas y yemas en : Decus-socarpus rospigliosii, Podocarpus oleifolius y Prumnopitys montana. U.L.A. F.C.F. Mérida. Vzla.
37. Salisbury, F.B. and C.W. Ross. (1978). *Plant physiology*. Wadsworth Publishing Company. Belmont. California.
38. Sarmiento, G., M. Monasterio, A. Azocar, E. Castellano y J. Silva (1971). Estudio integral de la cuenca de los ríos Chama y Capazón. Subproyecto N° III. Vegetación natural. Mérida. Vzla.
39. Slatyer, R.O. (1977). Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum, Eucaliptus pauciflora Sieb. Ex Spreng. III. Temperature response of material grown in contrasting thermal environments. *Aust. J. Plant. Physiol.* 4 : 301-312.
40. Tyree, M. T. and H. T. Hammel (1972). The measured of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23 : 267-282.

41. Tsecniker, J. ( 1979 ). Resistances to CO<sub>2</sub> uptake at light saturation in forest tree seedlings of different adaptation to shade . *Photosynthetica* 13 : 124-129.
42. Turner, N.C. ( 1969 ). Stomatal resistance to transpiration in three contrasting canopies. *Crop. Science* 9 : 303-307.
43. Vowinckel , T. , W.C. Oechel and W.C. Boll. ( 1977 ). The effects of climate on the photosynthesis of Picea mariana at the subarctic tree line . I . Field measured. *Can. J. Bot.* 53 : 604-620.
44. Wilson, J.R. , M. J. Fisher , E. D. Shulze , G.R. Dolby and M. M. Ludlow ( 1979 ). Comparison between pressure volume and Dew point hygrometry techniques for determining the water relations characteristics of grass and legume leaves. *Oecol. ( Berl. )* 41: 77-88.
45. Yoda, K. , N. Nishioka and P. Dhanmanonda ( 1983 ). Vertical and horizontal distribution of relative illuminance in the dry and wet seasons in a tropical Dry-Evergreen Forest in Sakacraft , N. E. Thailand. *Jap. J. Ecol.* 33 : 97-100.

## APENDICE

TABLA Nº 1

Datos de temperatura media máxima ( °C ), temperatura media mínima ( °C ), temperatura media ( °C ), temperatura media ( °C ), precipitación ( mm ) promedio correspondientes al lapso de 1974- 1982. Tomados por el Ministerio del ambiente y recursos naturales renovables, pertenecientes a la estación la cuchilla, altitud 2270 m - latitud 08° 38' 00" N - longitud 71° 21' 10" W.

Meses	Temp med máx	Temp med mín	Temp med	Precipitación
E	18.5	8.5	13.5	17.8
F	19.2	8.8	14.0	30.7
M	19.6	9.7	14.7	71.6
A	19.7	10.9	15.3	152.2
M	20.1	11.5	15.8	214.6
J	20.1	10.8	15.5	153.4
J	19.8	10.2	15.0	147.9
A	20.2	10.3	15.3	178.6
S	20.4	10.6	15.5	187.1
O	19.9	10.7	15.3	173.7
N	19.5	10.3	14.9	134.0
D	18.8	9.4	14.1	72.2

TABLA Nº 2

Los datos de temperatura media máxima ( °C ), temperatura media mínima ( °C ), temperatura media ( °C ) a 2560 m de altura, se obtuvieron por extrapolación de los datos tomados por el Ministerio del ambiente y recursos naturales renovables, pertenecientes a la estación Hacienda el Carmen ( 2350 m de altura - latitud 08° 43' N- longitud 71° 02' W ) asumiendo una disminución adiabática de 0.6 °C por cada 100 m de incremento en altura ( Andressen y col., 1973 ). Los datos de precipitación ( mm ) corresponden a la estación valle grande, altitud 2560 m-latitud 08° 42' 25" N-longitud 71° 05' 13" W.

Meses	Temp med máx	Temp med mín	Temp med	Precipitación
E	16.1	5.9	11.0	35.5
F	18.1	6.8	12.4	59.3
M	17.9	7.6	12.7	141.5
A	17.2	8.6	12.9	293.3
M	17.4	9.7	13.5	301.1
J	17.5	9.0	13.3	93.8
J	17.8	8.4	13.1	67.4
A	18.3	8.6	13.4	101.6
S	18.5	8.6	13.5	181.2
O	17.9	8.6	13.3	219.1
N	17.7	8.1	12.9	144.2
D	17.8	7.0	12.4	80.1

TABLA N° 3

Datos correspondientes a variables ambientales: Radiación solar ( R S ), temperatura del aire ( Ta ), humedad relativa ( H R ) y variables fisiológicas con sus respectivos errores estandar: Temperatura foliar ( Tf ), densidad de flujo transpiratorio ( DFT ), déficit de presión de vapor ( DPV ), conductancia estomática (  $g_s$  ) y potencial hídrico (  $\psi_h$  ). Tomados el 19/03/82 en el bosque San Eusebio.

Hora	R.S $W m^{-2}$	Ta $^{\circ}C$	H R %	Tf $^{\circ}C$	DFT $mg cm^{-2} s^{-1}$	DPV KPa	$g_s^{-1}$ $cm s^{-1}$	$\psi_h$ bar
8:30	0.0	12.8	93.0	13.3±0.23	1.1x10 <sup>-4</sup> ±0.2x10 <sup>-4</sup>	0.15±0.02	0.1±0.01	3.25±0.7
10:00	63.24	15.4	82.2	14.8±0.23	0.9x10 <sup>-4</sup> ±0.2x10 <sup>-4</sup>	0.24±0.02	0.05±0.01	9.13±1.3
11:30	63.24	15.6	86.0	15.3±0.23	1.2x10 <sup>-4</sup> ±0.1x10 <sup>-4</sup>	0.22±0.03	0.08±0.01	9.0 ± 0.6
13:00	63.24	14.0	100.0	13.7±0.12	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.1 ± 0.03	8.0 ± 0.3
14:30	189.8	13.6	100.0	13.3±0.05	_____	_____	_____	4.2 ± 0.3
16:00	63.24	14.2	98.0	13.7±0.05	_____	_____	_____	3.8 ± 0.1

TABLA N.º 4

Datos correspondientes a variables ambientales: Radiación solar ( R. S ), temperatura del aire ( Ta ), humedad relativa ( H R ) y variables fisiológicas con sus respectivos errores estandar: Temperatura foliar ( Tf ), densidad de flujo transpiratorio ( DFT ), déficit de presión de vapor ( DPV ), conductancia foliar (  $g_s$  ) y potencial hídrico (  $\Psi_h$  ). Tomados el 24/03/82 en el valle del Mucujún.

Hora	R.S $W m^{-2}$	Ta $^{\circ}C$	HR %	Tf $^{\circ}C$	DFT $mg cm^{-2} s^{-1}$	DPV KPa	$g_s$ $cm s^{-1}$	$\Psi_h$ bar
8:30	0.0	11.1	95.1	12.1 ± 0.13	1.9x10 <sup>-4</sup> ± 0.5x10 <sup>-4</sup>	0.16 ± 0.01	0.16 ± 0.03	1.3 ± 0.3
10:00	64.24	14.6	79.6	14.6 ± 0.46	7.3x10 <sup>-4</sup> ± 2.1x10 <sup>-4</sup>	0.34 ± 0.05	0.27 ± 0.03	2.9 ± 0.9
11:30	126.6	15.4	78.0	14.5 ± 0.2	7.9x10 <sup>-4</sup> ± 3.4x10 <sup>-4</sup>	0.28 ± 0.02	0.35 ± 0.13	2.0 ± 0.5
13:00	253.2	17.2	75.4	15.5 ± 0.2	6.9x10 <sup>-4</sup> ± 2.1x10 <sup>-4</sup>	0.29 ± 0.02	0.31 ± 0.1	2.5 ± 0.7
14:00	63.24	15.0	78.0	14.6 ± 0.15	5.9x10 <sup>-4</sup> ± 1.2x10 <sup>-4</sup>	0.33 ± 0.02	0.23 ± 0.04	2.3 ± 0.3

TABLA Nº 5

Parámetros utilizados en la construcción de las curvas de P-V, correspondientes a D. rospigliosii y P. oleifolius medidos en el mes de Marzo de 1982.

D. rospigliosii

$1/\psi$ bar	Ve cm <sup>3</sup>
0.66	0.0
0.20	0.128
0.143	0.168
0.111	0.24
0.083	0.316
0.071	0.329
0.063	0.536
0.058	0.627
0.056	0.709

Peso saturado= 3.179 gr

Peso seco= 1.424 gr

P. oleifolius

$1/\psi$ bar	Ve cm <sup>3</sup>
1.0	0.0
0.5	0.018
0.16	0.067
0.14	0.10
0.10	0.17
0.08	0.21
0.06	0.26
0.056	0.28
0.052	0.50
0.05	0.53

Peso saturado= 2.429 gr

Peso seco = 0.82 gr

TABLA N° 6

Variación de la fotosíntesis neta ( Fn ) a cambios en la radiación fotosintéticamente activa ( RFA )  
 en P. oleifolius . Datos de experimentos utilizados en la construcción de las figuras 5 y 6

Fecha= 17/11/81		Fecha= 19/11/81		Fecha= 03/06/82		Fecha=14/06/82	
RFA	Fn	RFA	Fn	RFA	Fn	RFA	Fn
$\text{uE m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{mg dm}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{uE m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{mg dm}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{uE m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{mg dm}^{-2} \text{hr}^{-1}$	$\text{uE m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{mg dm}^{-2} \text{h}^{-1}$
1000	2.88	1000	1.96	1000	3.76	1000	2.05
500	2.51	600	1.76	650	3.46	600	1.85
300	2.24	325	1.57	370	3.36	420	1.64
112	1.81	145	1.08	210	2.98	200	1.03
80	1.44	60	0.39	140	2.38	100	0.72
0	-0.11	30	0.39	67	1.62	70	0.62
		0	-0.29	37	0.95	30	0.41
				20	0.48	0	-0.21
				0	-0.24		

TABLA N° 7

Variación de la fotosíntesis neta ( Fn ) a cambios en la radiación fotosintéticamente activa ( RFA )  
 en D. rospigliosii, Datos de experimentos utilizados en la construcción de las figuras 5 y 6 .

Fecha= 18/11/81		Fecha=17/05/82		Fecha= 23/05/82		Fecha= 16/06/82	
RFA	Fn	RFA	Fn	RFA	Fn	RFA	Fn
$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{mg dm}^{-2} \text{hr}^{-1}$						
1000	2.22	1000	3.48	1000	3.32	1000	2.11
550	1.99	675	3.02	660	3.16	600	2.06
300	1.55	425	2.79	460	3.00	250	1.94
120	1.44	250	2.56	300	2.71	110	1.76
70	1.33	110	2.32	210	2.56	60	1.41
0	-0.22	80	1.86	132	2.26	35	1.15
		45	1.39	65	1.51	22	0.70
		0	-0.42	52	1.21	0	-0.24
				35	0.75		
				22	0.62		
				0	-0.3		

TABLA N° 8

Datos procesados de los experimentos del efecto de la radiación fotosintéticamente activa ( RFA ) sobre la fotosíntesis neta ( Fn ), utilizados en la construcción de las figuras 5 y 6 , Correspondientes a P. oleifolius y D. rospigliosii.

		RFA ( uE m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )							
		0	50	100	200	400	600	800	1000
<u>P. oleifolius</u>									
%Fn	Es	-8.0 ± 2.01	25.0 ± 6.1	48.0 ± 6.1	61.6 ± 2.1	79.6 ± 1.8	87.6 ± 3.5	95.6 ± 1.1	100 ± 0.0
<u>D. rospigliosii</u>									
%Fn	Es	-10.97 ± 0.9	44.3 ± 4.9	65.8 ± 4.6	78.8 ± 4.1	88.0 ± 1.6	93.8 ± 1.6	98.8 ± 0.5	100 ± 0.0

TABLA N° 9

Datos obtenidos en experimentos realizados bajo condiciones controladas sobre el efecto de la temperatura foliar ( Tf ) en la fotosíntesis neta ( Fn ), utilizados en la figura 7 .

<u>P. oleifolius</u>				<u>D. rospigliosii</u>			
Fecha	Tf	Fn	%Fn	Fecha	Tf	Fn	%Fn
	°C	mg dm <sup>-2</sup> hr <sup>-1</sup>			°C	mg dm <sup>-2</sup> hr <sup>-1</sup>	
28/04/82	10.2	5.81	85.7	30/03/82	11.2	2.18	62.6
	14.1	6.78	100.0		14.0	2.62	75.3
	16.8	6.62	97.6		17.0	2.62	75.3
	22.0	5.81	85.7		19.0	3.48	100.0
					28.0	3.05	87.6
04/06/82	9.8	2.80	52.8	31/03/82	11.5	1.56	71.2
	15.5	3.80	71.7		16.5	1.88	85.8
	18.5	5.30	100.0		19.5	2.19	100.0
	22.7	5.20	98.1		22.0	1.88	85.8
	27.2	4.10	77.4		25.0	1.88	85.8
	31.8	1.90	35.8		28.0	1.25	57.1
	36.5	0.95	17.9		33.0	0.63	28.8
05/10/82	11.0	4.84	83.6	07/05/82	5.9	0.78	25.2
	14.8	5.42	93.6		10.5	1.55	50.0
	18.0	5.79	100.0		15.5	2.41	77.7
	21.8	5.58	96.6		19.3	3.02	97.4
	27.2	4.38	75.6		23.7	3.10	100.0
	32.4	2.13	36.8		26.7	3.10	100.0
				32.0	2.41	77.7	
				35.6	1.03	33.2	
06/10/82	9.5	5.63	75.3	13/05/82	4.7	0.39	17.2
	14.3	7.33	97.9		10.1	1.38	60.8
	18.3	7.48	100.0		15.8	2.17	95.6
	20.6	6.74	90.1		21.5	2.27	100.0
	28.7	2.74	36.6		26.7	1.28	56.4
	31.6	0.96	12.8		31.4	0.49	21.6

TABLA Nº 10

Datos de respiración en oscuridad ( $R_{OS}$ ) Vs temperatura foliar ( $T_f$ ) utilizados en la construcción de la Figura 8.

Fecha	<u>D. rospigliosii</u>		<u>P. oleifolius</u>		
	$T_f$ $^{\circ}C$	$R_{OS}$ $mg\ dm^{-2}hr^{-1}$	Fecha	$T_f$ $^{\circ}C$	$R_{OS}$ $mg\ dm^{-2}hr^{-1}$
06/08/82	30.8	1.26	10/08/82	33.2	1.60
	25.0	0.98		30.0	1.56
	20.0	0.70		25.0	1.12
	15.0	0.42		20.0	0.75
	10.0	0.28		15.0	0.43
	05.0	0.11	08.9	0.29	
			06.2	0.08	
07/08/82	30.5	1.42	11/08/82	33.8	2.17
	25.0	1.04		30.0	1.98
	20.0	0.56		25.0	1.51
	15.0	0.38		15.0	0.85
	10.0	0.18		10.0	0.24
	07.0	0.09			

TABLA Nº 11.

Datos de fotosíntesis neta ( Fn ) vs déficit de presión de vapor ( DPV ),  
utilizados en la construcción de la figura 9.

Fecha	<u>P. oleifolius</u>		Fecha	<u>D. rospigliosii</u>	
	DPV KPa	Fn mg dm <sup>-2</sup> hr <sup>-1</sup>		DPV KPa	Fn mg dm <sup>-2</sup> hr <sup>-1</sup>
05/06/82	0.72	5.40	18/06/82	0.75	3.12
	0.93	4.80		0.93	2.94
	1.13	4.10		1.19	2.85
	1.19	3.70		1.42	2.58
	1.64	3.10		1.62	2.40
08/07/82	0.73	4.40	13/07/82	0.48	3.49
	1.18	3.30		0.78	3.19
	1.58	2.70		1.13	2.89
09/07/82	0.92	4.60	14/07/82	0.26	3.10
	1.41	3.80		0.44	3.00
	1.72	3.20		0.85	3.00
27/07/82			30/09/82	1.08	2.53
	0.85	5.20		0.43	3.02
	1.04	4.90		0.71	2.84
	1.19	4.70		1.02	2.27
	1.13	4.30		1.24	2.27
29/07/82			1.55	2.04	
	0.64	6.30			
	0.93	5.60			
	1.35	5.04			
30/07/82	0.38	6.46			
	0.78	6.04			
	1.33	4.90			
	1.75	3.89			

TABLA N° 12

Datos de conductancia estomática ( $g_s$ ) vs déficit de presión de vapor utilizados en la construcción de la figura 10.

<u>P. oleifolius</u>			<u>D. rospigliosii</u>		
Fecha	DPV KPa	$g_s$ $cm\ s^{-1}$	Fecha	DPV KPa	$g_s$ $cm\ s^{-1}$
05/06/82	0.72	0.22	18/06/82	0.75	0.13
	0.93	0.16		0.93	0.13
	1.13	0.13		1.19	0.11
	1.19	0.10		1.42	0.09
	1.64	0.10		1.62	0.06
08/07/82	0.73	0.14	13/07/82	0.48	0.24
	1.18	0.08		0.78	0.19
	1.58	0.075		1.13	0.14
09/07/82	0.92	0.16	14/07/82	0.26	0.37
	1.41	0.11		0.44	0.28
	1.72	0.07		0.85	0.198
		1.08		0.13	
27/07/82	0.85	0.15	30/09/82	0.43	0.23
	1.04	0.14		0.71	0.18
	1.19	0.13		1.02	0.15
	1.39	0.10		1.24	0.08
		1.55		0.04	
29/07/82	0.64	0.22			
	0.93	0.18			
	1.35	0.11			
30/07/82	0.38	0.32			
	0.78	0.25			
	1.33	0.16			
	1.75	0.08			

TABLA N° 13

Datos de fotosíntesis neta ( Fn ) vs conductancia estomática al dióxido de carbono (  $g'_S$  ), utilizados en la construcción de la figura 11.

<u>P. oleifolius</u>			<u>D. rospigliosii</u>		
Fecha	$g'_S$ cm s <sup>-1</sup>	Fn mg dm <sup>-2</sup> hr <sup>-1</sup>	Fecha	$g'_S$ cm s <sup>-1</sup>	Fn mg dm <sup>-2</sup> hr <sup>-1</sup>
05/06/82	0.14	5.40	18/06/82	0.08	3.12
	0.10	4.80		0.08	2.94
	0.08	4.10		0.07	2.85
	0.06	3.70		0.06	2.58
	0.06	3.10		0.04	2.40
08/07/82	0.09	4.40	13/07/82	0.15	3.49
	0.05	3.30		0.12	3.19
	0.047	2.70		0.09	2.89
09/07/82	0.10	4.60	14/07/82	0.23	3.10
	0.07	3.80		0.18	3.00
	0.04	3.20		0.12	3.00
				0.08	2.53
27/07/82	0.09	5.20	30/09/82	0.14	3.02
	0.09	4.90		0.11	2.84
	0.08	4.70		0.09	2.27
	0.06	4.30		0.05	2.27
				0.03	2.04
29/07/82	0.14	6.30			
	0.11	5.60			
	0.06	5.04			
30/07/82	0.24	6.46			
	0.16	6.04			
	0.10	4.90			
	0.05	3.89			

TABLA Nº 14

Datos utilizados en la construcción de la figura 12. Concentración ambiental de CO<sub>2</sub> (Ca), conductancia estomática (g<sub>s</sub>), concentración interna de CO<sub>2</sub> (Ci) y fotosíntesis neta (Fn).

P. oleifolius

D. rospigliosii

Fecha	Ca ul l <sup>-1</sup>	g <sub>s</sub> cm s <sup>-1</sup>	Ci ul l <sup>-1</sup>	Fn ul cm <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	Fecha	Ca ul l <sup>-1</sup>	g <sub>s</sub> cm s <sup>-1</sup>	Ci ul l <sup>-1</sup>	Fn ul cm <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
09/07/82	261.8	0.16	196.8	1.22x10 <sup>-5</sup>	18/06/82	279.1	0.13	211.1	1.04x10 <sup>-5</sup>
	277.4	0.11	198.8	1.02x10 <sup>-5</sup>		277.4	0.13	213.3	0.98x10 <sup>-5</sup>
	282.5	0.07	180.4	0.84x10 <sup>-5</sup>		279.1	0.11	205.7	0.95x10 <sup>-5</sup>
						280.8	0.09	199.5	0.86x10 <sup>-5</sup>
						284.2	0.06	164.1	0.80x10 <sup>-5</sup>
30/07/82	282.5	0.32	236.8	1.72x10 <sup>-5</sup>	13/07/82	268.8	0.24	235.9	0.93x10 <sup>-5</sup>
	277.4	0.25	222.7	1.61x10 <sup>-5</sup>		272.2	0.19	230.6	0.82x10 <sup>-5</sup>
	284.2	0.16	214.4	1.32x10 <sup>-5</sup>		275.6	0.14	228.9	0.77x10 <sup>-5</sup>
	292.8	0.08	182.7	1.03x10 <sup>-5</sup>					
					14/07/82	301.2	0.23	271.5	0.81x10 <sup>-5</sup>
						300.3	0.18	264.4	0.76x10 <sup>-5</sup>
						300.3	0.15	265.8	0.61x10 <sup>-5</sup>
						304.6	0.08	239.9	0.61x10 <sup>-5</sup>
						304.6	0.04	189.1	0.54x10 <sup>-5</sup>