

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
C.I.E.L.A.T

**INTERCAMBIO DE GASES Y RELACIONES HIDRICAS EN  
PLANTAS DEL SOTOBOSQUE DE LA SELVA NUBLADA DE LA  
MUCUY, EDO. MERIDA. VENEZUELA**

ISABEL VILANOVA T.

Trabajo Especial de Grado para optar al título de Licenciada en Biología.

MERIDA, VENEZUELA.  
JUNIO, 1996.

**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 ISABEL VILANOVA TORRE.**

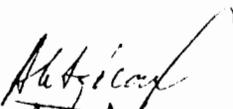
En Mérida a los 20 días del mes de Junio, a las 4:00 pm. se reunieron los Profesores Aura Azócar, Michele Ataroff y Mario Fariñas de la Facultad de Ciencias, miembros del jurado nombrado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el trabajo especial de grado que sobre el tema: **INTERCAMBIO DE GASES Y RELACIONES HIDRICAS EN PLANTAS DEL SOTOBOSQUE DE LA SELVA NUBLADA DE LA MUCUY, ESTADO MERIDA. VENEZUELA.** presentado por la Bachiller **ISABEL VILANOVA TORRE**, Titular de la Cédula de Identidad N° 81.476.415 para optar al Título de:

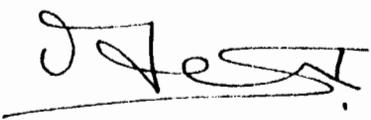
**LICENCIADA EN BIOLOGIA**

en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó la Bachiller **ISABEL VILANOVA TORRE**.

Después del correspondiente interrogatorio, el Jurado procedió a deliberar sobre la calificación del trabajo sometido a su consideración.

Finalmente el Jurado lo declaró **APROBADO** con la Calificación de **VEINTE (20) PUNTOS**.

  
Dra. Aura Azócar  
(Tutora)

  
Dra. Michele Ataroff

  
Dr. Mario Fariñas

Este trabajo forma parte del proyecto “Dinámica y Balance Hídrico en una Selva Nublada Andina” dirigido por los Drs. Michelle Ataroff, Fermín Rada y Teresa Schwarzkopf (CDCHT-ULA, código C-703-95), y fue realizado en La Mucuy, Parque Nacional Sierra Nevada, con la autorización A-950426.

## INDICE GENERAL

Lista de tablas.....	i
Lista de figuras.....	iii
Resumen.....	vii
1.-Introducción.....	1
2.- Materiales y Métodos.....	10
2.1 Ubicación y descripción del área de estudio.....	10
2.1.1 Ubicación.....	10
2.1.2 Clima.....	10
2.1.3 Geología y Topografía.....	13
2.1.4 Suelos.....	13
2.1.5 Vegetación.....	14
2.2 Descripción de las especies.....	15
2.3 Mediciones en el campo.....	16
2.3.1 Variables microclimáticas.....	17
2.3.2 Variables de respuesta de la planta.....	18
2.3.3 Potencial Hídrico Foliar.....	21
2.4 Mediciones en el laboratorio.....	22
2.4.1 Curvas Presión-Volumen.....	22
2.4.2 Contenido de Nitrógeno y Clorofila Foliar.....	24
3.-Resultados.....	25
3.1 Cursos diarios de intercambio de gases y balance hídrico.....	25
3.2 Respuesta de la conductancia estomática ( $G_s$ ) a cambios en el potencial hídrico ( $\Psi$ ) y en el déficit de presión de vapor hoja-aire (DPV).....	37
3.2.1 Relación entre $G_s$ y $\Psi$ .....	37
3.2.2 Relación entre $G_s$ y DPV.....	40

3.3 Relación entre transpiración (E) y conductancia estomática (Gs).....	44
3.4 Relación entre tasa de asimilación (A) y conductancia estomática (Gs)..	47
3.5 Eficiencia en el uso del agua (E.U.A.).....	50
3.6 Variación entre épocas del potencial hídrico ( $\Psi$ ) y sus componentes.....	55
3.7 Efecto de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y tasa de asimilación de $\text{CO}_2$ (A).....	64
3.8 Relación entre tasa de asimilación de $\text{CO}_2$ (A) y el cociente clorofila/nitrógeno (Cl/N).....	69
3.9 Relación entre conductancia estomática (Gs) y radiación fotosinté- ticamente activa (RFA).....	72
3.10 Relación entre tasa de asimilación de $\text{CO}_2$ (A) y el cociente $C_i/C_a$ .....	75
4.- Discusión.....	80
5.- Conclusiones.....	100
6.- Referencias.....	102
7.- Anexos.....	110

## LISTA DE TABLAS

1.- Variación estacional de variables microclimáticas y de respuesta de la planta.....	35
2.- Eficiencia en el uso del agua (EUA) y eficiencia intrínseca en el uso del agua (E.I.U.A.).....	51
3.- Variación estacional de los potenciales hídricos máximo y mínimo ( $\Psi_{\max}$ , $\Psi_{\min}$ ) en las especies estudiadas .....	55
4.- Variación estacional de los componentes del potencial hídrico foliar ( $\Psi_{II}^{100}$ y $\Psi_{II}^0$ ), módulo de elasticidad (e), volumen total de agua (Vt) y contenido relativo humedad (CRH) en la especie <i>Palicourea demissa</i> .....	56
5.- Variación estacional de los componentes del potencial hídrico foliar ( $\Psi_{II}^{100}$ y $\Psi_{II}^0$ ), módulo de elasticidad (e), volumen total de agua (Vt) y contenido relativo de humedad (CRH) en la especie <i>Psychotria aubletiana</i> .....	56
6.- Variación estacional de los componentes del potencial hídrico foliar ( $\Psi_{II}^{100}$ y $\Psi_{II}^0$ ), módulo de elasticidad (e), volumen total de agua (Vt) y contenido relativo de humedad (CRH) en la especie <i>Chamaedorea bartlingiana</i> .....	57
7.- Variación estacional de los componentes del potencial hídrico foliar ( $\Psi_{II}^{100}$ y $\Psi_{II}^0$ ), módulo de elasticidad (e), volumen total de agua (Vt) y contenido relativo de humedad (CRH) en la especie <i>Diplazium hians</i> .....	57
8.- Tasa de asimilación de CO <sub>2</sub> máxima, punto de compensación de luz, punto de saturación de luz, contenido de clorofila, relación clorofila/nitrógeno y relación entre clorofilas a/b.....	69

## LISTA DE FIGURAS

1.-Ubicación del sitio de estudio.....	11
2.- Climadiagrama.....	12
3.- Diagrama del sistema de intercambio de gases (sistema abierto) utilizado en el campo. 1) Entrada de CO <sub>2</sub> ambiental (torre de 5m), 2) Unidad de suministro de aire 3) Cámara de asimilación, 4)Analizador de gases infrarojo, 5) Entrada de aire de referencia (Tomado de: Rada, 1993).....	19
4.- Curso diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Palicourea demissa</i> . Círculos blancos corresponden a la época seca y círculos negros corresponden a época húmeda. Las variables representadas son: RFA (radiación fotosintéticamente activa, Tf (temperatura foliar), Gs (conductancia estomática, E (transpiración), A (tasa de asimilación de CO <sub>2</sub> ), $\Psi$ (potencial hídrico foliar), DPV (déficit de presión de vapor hoja-aire), Ta (temperatura del aire).....	26
5.- Cursos diarios de intercambio de gases y de relaciones hídricas para <i>Psychotria aubletiana</i> . Los símbolos corresponden a los descritos en la figura 4.....	29
6.- Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Chamaedorea bartlingiana</i> . Los símbolos corresponden a los descritos en la figura 4.....	31
7.- Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Diplazium hians</i> . Los símbolos corresponden a los descritos en la figura 4.....	33
8.- Variación estacional de los valores máximos de las variables conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y tasa de asimilación de CO <sub>2</sub> (A).....	34

9.- Relación entre conductancia estomática (Gs) y potencial hídrico foliar ( $\Psi$ ), en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros), en las especies <i>Palicourea demissa</i> (1) y <i>Psychotria aubletiana</i> (2).....	38
10.- Relación entre conductancia estomática (Gs) y potencial hídrico foliar ( $\Psi$ ), en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros), en las especies <i>Chamaedorea bartlingiana</i> (3) y <i>Diplazium hians</i> (4).....	39
11.- Relación entre conductancia estomática (Gs) y déficit de presión de vapor (DPV) en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros), en las especies <i>Palicourea demissa</i> (1) y <i>Psychotria aubletiana</i> (2).....	41
12.- Relación entre conductancia estomática (Gs) y déficit de presión de vapor (DPV) en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros), en las especies <i>Chamaedorea bartlingiana</i> (3) y <i>Diplazium hians</i> (4).....	42
13.- Relación entre transpiración (E) y conductancia estomática (Gs), en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros), en las especies <i>Palicourea demissa</i> (1) y <i>Psychotria aubletiana</i> (2).....	45
14.- Relación entre transpiración (E) y conductancia estomática (Gs),	

en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros), en las especies <i>Chamaedorea bartlingiana</i> (3) y <i>Diplazium hians</i> (4).....	46
15.- Relación entre tasa de asimilación de CO <sub>2</sub> (A) y conductancia estomática (Gs) en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros), en las especies <i>Palicourea demissa</i> (1) y <i>Psychotria aubletiana</i> (2).....	48
16.- Relación entre tasa de asimilación de CO <sub>2</sub> (A) y conductancia estomática (Gs) en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros), en las especies <i>Chamaedorea bartlingiana</i> (3) y <i>Diplazium hians</i> (4).....	49
17.- Relación entre tasa de asimilación de CO <sub>2</sub> (A) y transpiración (E), en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros), en las especies <i>Palicourea demissa</i> (1) y <i>Psychotria aubletiana</i> (2).....	53
18.- Relación entre tasa de asimilación de CO <sub>2</sub> (A) y transpiración (E), en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros), en las especies <i>Chamaedorea bartlingiana</i> (3) y <i>Diplazium hians</i> (4).....	54
19.- Variación del potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_{mfn}$ ), a lo largo de la estacionalidad hídrica (a partir de los cursos diarios).....	58

- 20.- Variación del potencial osmótico de saturación ( $\Psi_{\Pi}^{100}$ ) a lo largo de la estacionalidad hídrica (a partir de las curvas presión-volumen).....59
- 21.- Variación del potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{\Pi}^0$ ) a lo largo de la estacionalidad hídrica (a partir de las curvas presión-volumen).....60
- 22.- Relación entre tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  (A) y radiación fotosintéticamente activa (RFA), en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros) en las especies *Palicourea demissa* (1) y *Psychotria aubletiana* (2).....65
- 23.- Relación entre tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  (A) y radiación fotosintéticamente activa (RFA), en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros) en las especies *Chamaedorea bartlingiana* (3) y *Diplazium hians* (4).....66
- 24.- Relación entre conductancia estomática (Gs) y radiación fotosintéticamente activa (RFA), en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros) en las especies *Palicourea demissa* (1) y *Psychotria aubletiana* (2).....73
- 25.- Relación entre conductancia estomática (Gs) y radiación fotosintéticamente activa (RFA), en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros) en las especies *Chamaedorea bartlingiana* (3) y *Diplazium hians* (4).....74
- 26.- Relación entre tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  (A) y el cociente  $C_i/C_a$  (relación entre concentración interna y externa de  $\text{CO}_2$ ), en la época

seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros), en las especies *Palicourea demissa* (1) y *Psychotria aubletiana* (2).....78

27.- Relación entre tasa de asimilación de  $CO_2$  (A) y el cociente  $C_i/C_a$  (relación entre concentración interna y externa de  $CO_2$ ), en la época seca (cuadros superior e inferior izquierdos, con círculos blancos) y en la época húmeda (cuadros superior e inferior derechos, con círculos negros) en las especies *Chamaedorea bartlingiana* (3) y *Diplazium hians* (4).....79

## RESUMEN

La Selva Nublada se considera un ecosistema muy húmedo; la presencia de nubes o neblinas durante la mayor parte del año y la restricción en la cantidad de luz que llega al piso del sotobosque son algunas de las características más resaltantes, además de su alta diversidad biológica.

Climáticamente, la Selva Nublada presenta una época seca (enero-febrero) en la cual disminuyen la precipitación y la humedad ambiental; lo cual podría tener consecuencias sobre la ecofisiología de las plantas de este ecosistema puesto que son muy sensibles a los cambios en las condiciones ambientales.

El objetivo principal de este trabajo fué estudiar el intercambio de gases y las relaciones hídricas, en las épocas húmeda y seca, en plantas de diferentes formas de crecimiento y representativas del sotobosque.

Las especies seleccionadas fueron: *Palicourea demissa* (arbusto, Rubiaceae); *Psychotria aubletiana* (subfrútice, Rubiaceae); *Chamaedorea bartlingiana* (palma, Arecaceae) y *Diplazium hians* (helecho, Aspleniaceae). Se realizaron cursos diarios en el campo de variables microclimáticas (humedad relativa, temperatura y radiación fotosintéticamente activa) y de respuesta de las plantas (potencial hídrico, conductancia estomática y, tasas de transpiración y asimilación, a lo largo de la estacionalidad hídrica. Además se realizaron curvas presión-volumen y la determinación de nitrógeno y clorofila foliar.

Comparando promedios de cada época se encontró una disminución de todas las variables de respuesta de las plantas de la época húmeda a la seca. El cierre estomático más riguroso durante la época seca representa uno de los mecanismos principales para evitar la pérdida excesiva de vapor de agua, y se encuentra correlacionado principalmente con el aumento del déficit de presión de vapor hoja-aire (especialmente en el caso del arbusto y la palma) y con una disminución del potencial hídrico (que disminuye en mayor proporción en el caso del subfrútice y del helecho). La tasa de asimilación disminuye menos que las otras variables lo cual indica que se vió afectada sólo marginalmente, ya que además la relación entre las concentraciones externa e interna de Carbono se mantuvo relativamente constante durante los cursos diarios realizados. También se observó que la tasa de asimilación aumenta cuando ocurren flecos de luz y que las plantas son muy eficientes en la fijación de CO<sub>2</sub> a bajas cantidades de radiación. Entonces, durante la época húmeda de altas precipitaciones y bajo déficit de presión de vapor hoja-aire, el factor limitante de la fotosíntesis es la luz, y durante la época seca, la disminución de la humedad ambiental se agrega como factor limitante ya que provoca un cierre estomático más riguroso, que tendría consecuencias sobre la asimilación.

La forma de crecimiento influye sobre los mecanismos de adaptación o aclimatación; ya que el arbusto y la palma reflejaron un mecanismo de evasión a través del cierre estomático más riguroso que desarrollaron durante la época seca; mientras que el helecho y el subfrútice, aunque también tuvieron una disminución de la conductancia estomática, la mayor disminución del potencial hídrico y sus componentes con respecto a la observada en el arbusto y la palma, refleja un mecanismo de tolerancia, lo cual sugiere una ligera osmorregulación.

## **1.- Introducción**

La Selva Nublada es un ecosistema que se caracteriza por la presencia de nubes o neblinas durante la mayor parte del año. Al igual que a la Selva Lluviosa Tropical, se la considera uno de los hábitats terrestres más húmedos. Por lo general ocupa, en las cadenas montañosas, fajas altitudinales que van desde los 1700 hasta los 3000 m.s.n.m (Sarmiento *et al.* 1971). La restricción en la cantidad y calidad de luz que llega al piso de la selva es otra de las características más resaltantes, por lo cual, la vegetación, especialmente en el sotobosque, está conformada por plantas “de sombra” con hojas de tipo siempreverde que duran, al menos, un ciclo anual.

A pesar de lo dicho anteriormente, la Selva Nublada y la Lluviosa Tropical presentan una estacionalidad hídrica a lo largo del año, es decir, una variación estacional de la precipitación que, por lo general, tiene influencia sobre los patrones de crecimiento y reproducción de las plantas de estas selvas, fenómeno más ampliamente conocido en el caso de las selvas lluviosas (Mulkey *et al.* 1991; Robichaux, *et al.* 1984). En la Selva Nublada Andina la distribución de las precipitaciones puede tener un patrón biestacional, cuando la ladera de la montaña recibe la influencia de vientos llaneros, o tetraestacional cuando los vientos provienen del sur del Lago de Maracaibo. Si el patrón es tetraestacional, la vegetación debe soportar una sequía durante la época seca que va de diciembre a marzo cuando el balance hídrico puede resultar desfavorable por un período de uno o dos meses; en efecto, se tiene un mes con precipitaciones inferiores a 50 mm

(enero o febrero); marzo y diciembre se consideran meses de transición y el resto, por lo general, son meses de altas precipitaciones (Sarmiento et al., 1971). Por lo tanto, las plantas de estos ecosistemas pueden ser muy sensibles a los cambios de humedad ambiental, y en algunos casos, durante la época seca, pueden desarrollar déficits hídricos que tendrían consecuencias fisiológicas sobre las mismas. La alternancia de las épocas húmeda y seca conduce, entonces, a la siguiente pregunta: ¿cómo puede maximizar una planta la ganancia anual de Carbono mientras minimiza la pérdida de agua en los períodos en los cuales ésta se encuentra restringida? Diversos mecanismos de adaptación, como el ajuste de la conductancia estomática, pueden ser el comienzo de una respuesta general.

Las especies de estas selvas responden a la demanda transpiracional mediante la reducción de la conductancia estomática aún cuando la sequía no sea severa (Mulkey et al. 1991). La respuesta estomática en términos de conductancia está relacionada con cambios en la humedad del aire, radiación y temperatura, así como también con cambios en las condiciones fisiológicas internas de la planta como el estado hídrico. Los estomas de especies del sotobosque pueden responder especialmente a variaciones en la humedad ambiental (Mooney et al. 1983). Parámetros ecofisiológicos de las plantas como la conductancia estomática y el potencial hídrico foliar son afectados, y por lo general disminuyen en la época seca, tal como fue encontrado por Rada y Jaimez (1992) en *Anthurium bredemeyeri*.

El aumento de la diferencia de presión de vapor de agua entre hoja y atmósfera (DPV) durante la época seca es una de las causas principales de la disminución de la conductancia estomática; de esta forma se evitan las pérdidas de agua por transpiración, pero al mismo tiempo se restringe la absorción de dióxido de Carbono necesaria para la asimilación. En este sentido, y como se planteó en la pregunta anterior, el rol de los estomas es permitir la asimilación de Carbono minimizando las pérdidas de agua por transpiración. La respuesta estomática, según la hipótesis de Cowan y Farquhar puede maximizar la eficiencia del uso de agua (Cowan 1977). Raschke (1979), citado por Rada (1993), sostiene que existen dos mecanismos principales de control de la respuesta estomática a cambios en el estado hídrico de la planta: un control vía estado hídrico de la hoja, que lleva a un cierre estomático cuando los potenciales hídricos se acercan al punto de pérdida de turgor, y por otra parte, como ya se dijo antes, una respuesta directa a las diferencias de presión de vapor de agua entre la hoja y la atmósfera. Sin embargo, Schulze y Hall (1982), afirman que es difícil separar los efectos de los cambios en el estado hídrico de la planta, de los efectos ocasionados por cambios en las condiciones atmosféricas; y además, que en ambientes naturales, el potencial hídrico foliar, la temperatura y la humedad ambiental cambian en sincronía.

La tasa de asimilación de Carbono puede ser afectada durante la época seca por la regulación de la conductancia estomática más rigurosa, a pesar de existir durante este período una mayor cantidad de luz (lo que sería beneficioso para la

asimilación). Una disminución en el potencial hídrico foliar puede provocar la reducción en la tasa de asimilación, incrementando cada una de las resistencias en la vía de difusión de  $\text{CO}_2$ . La pérdida de la presión de turgor, como se mencionó anteriormente, causa el cierre estomático hidroactivo; entonces, una reducción en la tasa de asimilación a raíz de una disminución en el potencial hídrico se atribuye, por lo general, a una disminución de la conductancia estomática. Korner et al. (1979), citado por Yoshie (1986), realizaron un estudio comparativo de las características de intercambio de gases entre diferentes grupos de plantas  $\text{C}_3$ , que demostró una correlación positiva entre la máxima capacidad fotosintética y la conductancia estomática. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la tasa de asimilación de Carbono puede tener grandes limitaciones en el mesófilo por una disminución en el potencial hídrico (Long, 1985).

Larcher (1977) sostiene que la sensibilidad del intercambio de  $\text{CO}_2$  frente al déficit de agua, la situación de los valores limitantes y la interrupción total del flujo de  $\text{CO}_2$  son específicos, pero también son en gran parte adaptativos. Pearcy y Calkin (1983) han sugerido que el estoma, en las especies del sotobosque tropical, funciona para maximizar la ganancia de Carbono manteniendo una alta presión interna de  $\text{CO}_2$ .

Por otro lado, se conoce también que las plantas tropicales pueden emplear una variedad de respuestas metabólicas y de conducta de aclimatación durante la época seca, principalmente mediante un ajuste osmótico, tal como encontraron

Mulkey et al. (1991) en un arbusto del sotobosque de la selva tropical de Panamá (*Psychotria limonensis*, Rubiaceae), observando además que la tasa de fotosíntesis neta se mantuvo a pesar de una disminución de la conductancia estomática y del potencial hídrico. Estos resultados apoyan la hipótesis de que aunque los estomas estén casi cerrados, bajo condiciones de estrés hídrico severo, ello no representa, necesariamente, una mayor limitación de la tasa de asimilación (Long, 1985); por lo tanto, no encontraron evidencias de una limitación de la difusión de la asimilación especialmente bajo un ambiente de poca luz o luz difusa, como ocurre en la selva lluviosa tropical y en la selva nublada.

A pesar de que ha ido en aumento el conocimiento de la importancia de las relaciones hídricas para las plantas en el trópico húmedo, la relación entre fotosíntesis y transpiración durante la época seca ha sido poco estudiada (Doley, Yates y Unwin, 1987). En este sentido, la regulación de la transpiración y asimilación durante la época seca y los mecanismos adicionales de control de intercambio de gases no se encuentran del todo esclarecidos (Schulze, 1982); en vista de ello, es necesario profundizar en el estudio de la ecofisiología de plantas de la selva nublada especialmente en lo referente al intercambio de gases y relaciones hídricas y así conocer el crecimiento y producción de materia orgánica, además del rol de estas plantas dentro de la dinámica hídrica del ecosistema. Los efectos integrados de las condiciones del hábitat de las plantas y las adaptaciones específicas de éstas a su medio ambiente solamente pueden estudiarse bajo condiciones

naturales. Los cursos diarios de la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> e intercambio de vapor de agua proveen información fundamental sobre la respuesta de la planta y sus adaptaciones al ambiente natural. Sin embargo, es difícil determinar los mecanismos responsables que actúan en los cursos diarios si todos los factores cambian simultáneamente (Schulze y Hall 1982), como en el caso de este trabajo.

La selva nublada cumple un rol hidrológico importante en la captura de la “precipitación horizontal”, y proporciona a estos ecosistemas un valor en términos de recursos hídricos muy distinto de otros bosques (Ataroff, 1994). Además, la selva nublada posee una gran diversidad biológica y una estructura compleja en múltiples estratos que influye sobre las condiciones climáticas del ecosistema (García, 1992). El sotobosque puede considerarse como un subsistema de esta vegetación, constituido por plantas con diferentes formas de crecimiento: herbáceas, subherbáceas, subfrúticas, arbustos y árboles. También se encuentran plántulas e individuos juveniles de especies arbóreas características del dosel de la selva.

Las plantas del sotobosque además de sufrir estrés hídrico durante la época seca se caracterizan por explotar un ambiente en el cual, como se mencionó al principio, la disponibilidad de luz puede ser limitante, considerándose entonces plantas tolerantes de sombra o evasoras de luz; de acuerdo con esto, su morfología y anatomía deben estar desarrolladas de tal manera que puedan obtener el mayor beneficio de su ambiente lumínico. Hojas de tipo siempreverde con una mayor relación clorofila/nitrógeno, con variaciones en el tamaño, superficie foliar y espesor

son algunas de las adaptaciones a tal ambiente de poca luz. Por lo tanto, la suposición hecha antes de que durante la época seca la mayor cantidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) -si existe- resultaría beneficiosa para la asimilación, podría no ser cierta, ya que el riesgo de fotoinhibición es de considerable probabilidad.

Este trabajo se realizó en la Selva Nublada de La Mucuy, en el Parque Nacional Sierra Nevada, con especies de diferentes formas de crecimiento, representativas del sotobosque; un arbusto (*Palicourea demissa*, Rubiaceae); un subfrutice (*Psychotria aubletiana*, Rubiaceae); una palma (*Chamaedorea bartlingiana*, Arecaceae) y un helecho (*Diplazium hians*, Aspleniaceae).

El **objetivo principal** fué estudiar el intercambio de gases y las relaciones hídricas en plantas del sotobosque de la selva nublada con diferentes formas de crecimiento durante las estaciones húmeda y seca.

Los **objetivos específicos** se relacionan con los factores que influyen sobre la asimilación de CO<sub>2</sub> en las plantas de la selva nublada:

1-Estudiar la respuesta de cada una de las especies en términos de control estomático y de intercambio de gases frente al estrés hídrico producido por la menor entrada de agua al sistema durante la época seca, es decir, cómo afecta el control estomático a la asimilación de CO<sub>2</sub> en este período.

2-Estudiar y comparar la respuesta fotosintética de cada una de las especies con diferentes formas de crecimiento bajo las condiciones estresantes de luz del sotobosque.

### **Hipótesis general :**

Las especies del sotobosque con diferentes formas de crecimiento y en un ambiente con variaciones importantes en la cantidad y calidad de luz y estacionalidad hídrica pueden presentar diversos mecanismos de adaptación en su respuesta fotosintética (capacidad de aprovechamiento máximo de la RFA de los flecos de luz a través de una alta sensibilidad del aparato fotosintético, mayor relación clorofila/nitrógeno y superficie/espesor foliar) y en su comportamiento hídrico (cierre estomático riguroso y osmoregulación cuando existe menor disponibilidad de agua).

## **Hipótesis específicas:**

1- Las especies del sotobosque durante la estación seca deben tener un mayor control estomático, por lo tanto, habrá una mayor restricción en la asimilación de  $\text{CO}_2$ , a pesar de existir en esta época una mayor cantidad de luz.

2- Al comparar parámetros de intercambio de gases y de balance hídrico, las especies con diferentes formas de crecimiento, durante la época seca, se deben ubicar en un gradiente de tolerancia y evasión al estrés hídrico. En este sentido, el helecho *Diplazium hians*, debe ser más tolerante por ser más primitivo que las angiospermas, y la palma *Chamaedorea bartlingiana* debe presentar la mayor capacidad de evasión por poseer un mayor control estomático.

## **2.- Materiales y Métodos**

### **2.1.-Ubicación y descripción del área de estudio.**

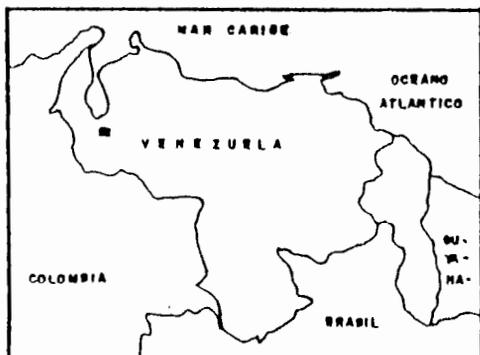
#### **2.1.1 Ubicación.**

El estudio se realizó en la selva nublada del Parque Nacional Sierra Nevada en el sector La Mucuy, ( 08°37'50'' N, 71° 2'23'' W), en la subcuenca del río Loro, a la margen izquierda del río Chama al este de la población de Tabay, Municipio Santos Marquina, del Edo. Mérida; a una altitud de 2200 m.s.n.m. (figura 1)

#### **2.1.2 Clima.**

El clima en el que se encuentran las selvas nubladas en esta zona de Los Andes se caracteriza por una época seca (enero-febrero) y una húmeda (marzo-diciembre). Las precipitaciones anuales alcanzan un promedio de 1670 mm; las condiciones térmicas son templado-isotérmicas y la temperatura promedio anual oscila alrededor de los 10°C. Durante la mayor parte del año, a excepción de los meses más secos, es frecuente observar la presencia de nubes y neblina, principalmente durante las horas de la tarde. Cabe mencionar, sin embargo, que a pesar de que en los meses de diciembre, enero y febrero la precipitación es menor, no existe, desde el punto de vista climático, déficit hídrico, ya que la evapotranspiración no excede a la precipitación, tal como se observa en la figura 2.

SITUACION RELATIVA NACIONAL



SITUACION RELATIVA REGIONAL

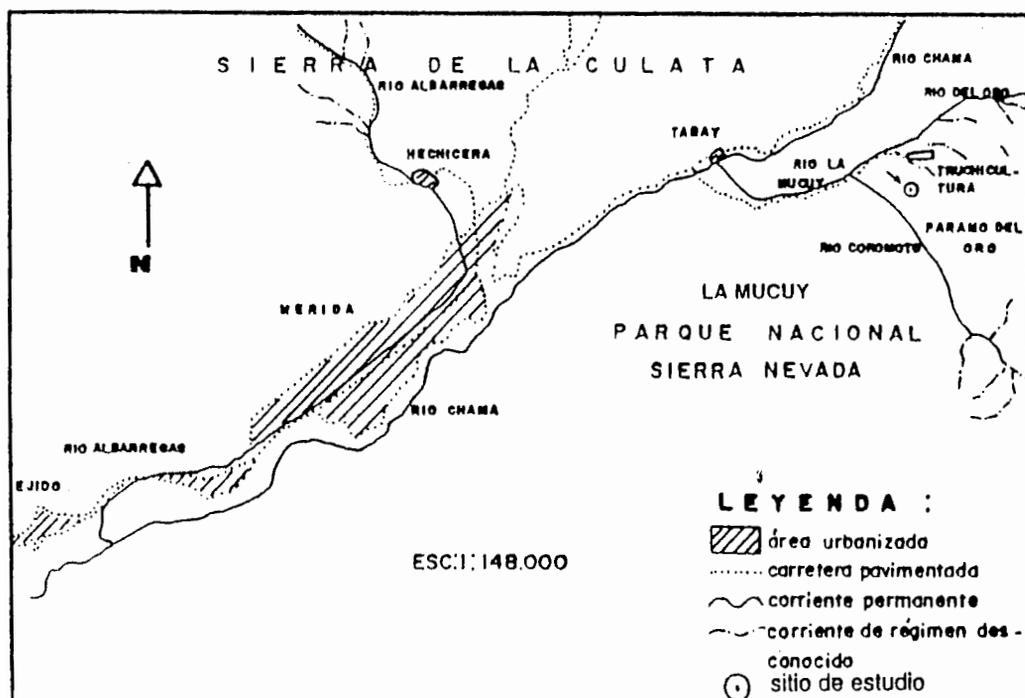
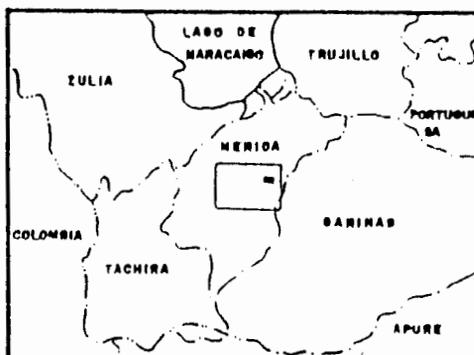


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio. (Tomado de: Chacón, 1995)

# LA MUCUY

8°17'50" N  
71°2'23" W

2300 m.s.n.m  
1670 mm  
10 C°

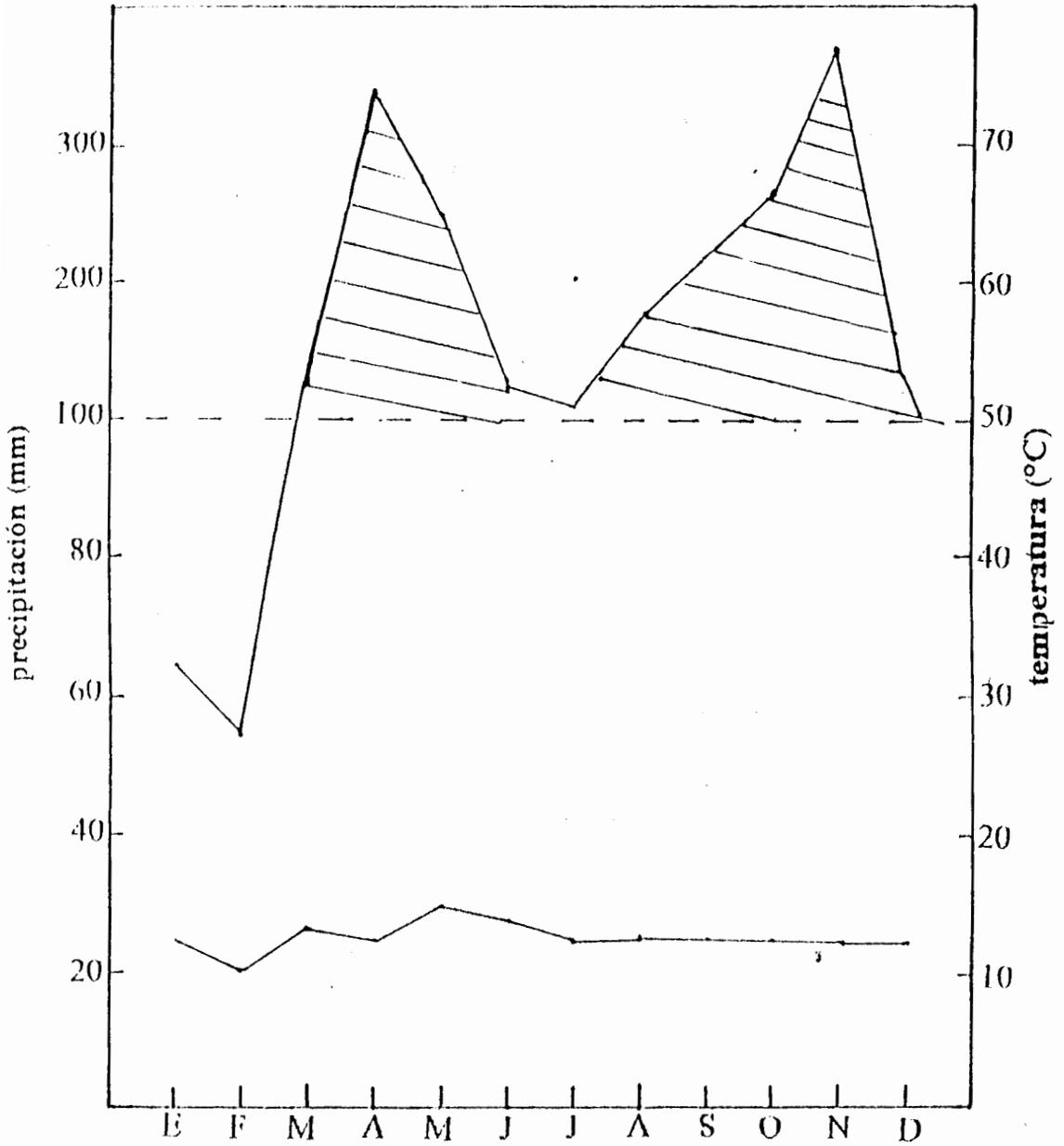


Figura 2. Climadiagrama del sitio de estudio (tomado de: Díaz, 1995)

### 2.1.3.- Geología y topografía.

Geológicamente el área de La Mucuy pertenece a la formación Sierra Nevada. La mayor parte del terreno está ocupada por rocas metamórficas destacándose los gneises y esquistos con materiales componentes tales como: cuarzo, feldespato, biotita y moscovita. Es un terreno bastante quebrado e irregular con pendientes suaves a muy fuertes (Ramírez y Quintero, 1990).

### 2.1.4.-Suelos.

Lamprecht (1954) señaló que la región está constituida por suelos arcillosos. Los análisis de dos perfiles a 2300 m.s.n.m indicaron que son suelos franco-arenosos y arenosos-francos, pobres en nutrientes, con buen drenaje interior, en general son suelos bastante ácidos con pH entre 5 y 6. Castillo (1975) , encontró que estos suelos se han desarrollado de materiales recientes en el relieve de conos de deyección con pendientes de 10 a 20%. No están, por lo general, expuestos a inundaciones y son más o menos pedregosos superficialmente. Los suelos alcanzan mucha profundidad en sustratos favorables y el perfil un alto grado de diferenciación. En general se presentan perfiles ABC, con el horizonte A profundo y húmico, muy ácido, pero sin humus bruto. El horizonte B es casi siempre neto y profundo, con texturas variables según el tipo de roca madre, muy fina sobre lutitas o rocas metamórficas, más livianas sobre areniscas (Sarmiento *et al.* 1971). El color del horizonte superficial varía de marrón grisáceo a negro, según el contenido de

materia orgánica que es relativamente alto, de 7.8 a 23.3%. La textura del horizonte superficial es franco-arenoso o franco-arcilloso-arenoso; la estructura es granular o migajosa : el pH va de 4.8 a 5.7. En profundidad, la textura es generalmente franco-arenosa con pH que llega a 6.0; estructura de grano simple masiva (Masini, 1977).

#### 2.1.5.- Vegetación.

La selva nublada montano alta de la zona de La Mucuy presenta las siguientes características generales : selva siempreverde mixta, perennifolia de dosel irregular y densa, muy rica en especies, entre las cuales predominan las de la familia Lauráceae, Mirtaceae, Euforbiaceae y localmente Podocarpaceae (Ramírez y Quintero 1990). La selva posee tres estratos. Los árboles del estrato superior, por lo general, son de copas anchas y alcanzan en condiciones óptimas alturas de 35 a 40 m, de hojas mesófilas. En los estratos inferiores, los árboles poseen copas más bien pequeñas y, a menudo, deformadas debido a la fuerte competencia por el espacio y la luz. El sotobosque está formado esencialmente por la repoblación de las especies arbóreas, numerosos helechos entre los cuales se encuentra con frecuencia *Cyathea sp.*, alcanzando alturas hasta de 12 m, unas pocas especies de palmas y algunas hierbas. A menudo, los árboles se ven recargados con abundantes y variadas epífitas vasculares, comprendiendo especies de Bromeliáceas, Orquídeas, Aráceas, Cyclantháceas, Gesneriáceas, Piperáceas y helechos, y también existe una gran riqueza y diversidad de epífitas celulares y de epífilas. Esta selva tiene entre 40 y 60

especies de árboles, pero los dominantes son: *Podocarpus rospigliosii*, *Weinmannia jahnii*, *Eschweilera monosperma*, *Clusia* y varias Lauráceas de los géneros *Ocotea*, *Nectandra* y *Beilshmeidia* (Sarmiento et al., 1971).

## 2.2.-Descripción de las especies.

Se seleccionaron 4 especies representativas de las principales formas de crecimiento existentes en el sotobosque de la selva nublada: A) un arbusto, *Palicourea demissa* (**Rubiaceae**) de 2.5 a 5 m de altura; las plantas, en general, nacen en colonias, presentan hojas en verticilo y enteras (sin dientes en los márgenes), con estípulas (apéndices). Las inflorescencias son relativamente cortas y compactas, poseen ejes de color rojo-purpúreo hasta amarillo; corolas tubulares, vistosas, brillantes y de color amarillo (Steyermark y Huber, 1978); B) un subfrútice, *Psychotria aubletiana*. (**Rubiaceae**) de 0.4 a 1.5 m de altura, con flores de color blanco o lila, densamente agrupadas en pequeñas cabezuelas a lo largo de los tallos. Las plantas, al igual que las de la especie anterior, con frecuencia, nacen en colonias, presentan hojas opuestas y enteras, con estípulas que están ubicadas entre las bases de los ejes que soportan las hojas (pecíolos) y cubren la mitad o casi todo el grupo de flores, las cuales son de 5 a 10 mm de ancho (Steyermark y Huber, 1978); C) *Chamaedorea bartlingiana* de la familia **Palmae (Arecaceae)**, son palmas dioicas, usualmente arracimadas, con tallos finos y flexibles de 2-3 m de alto y de 1-1½ cm de diámetro. Posee de 4-7 hojas contemporáneas que se agrupan en el

ápice del tronco, simples (no divididas), de nerviación paralela, delgadas y papiráceas (vainas hasta 1-2 dm de largo, pecíolo 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub>-4 dm, raquis 3-6 dm de largo con 7 brácteas membranáceas y 4-8 raquillas en las masculinas). La inflorescencia nace sobre el tronco. Las flores son pequeñas y numerosas. Fruto carnoso, con frecuencia duro, de color anaranjado rojizo que se vuelve negro cuando está maduro (Steyermark y Huber, 1978); D) *Diplazium hians* (**Aspleniaceae**), es un helecho que presenta hojas compuestas, pinnadas, nunca segmentadas hasta el nervio medio, folíolos grandes, 4-20cm de largo, 1-4 cm de ancho; sin pelos en ninguna de las ramas foliares ni en la cara inferior de las pinnas; plantas robustas grandes, 1-2 m de altura con tallos gruesos (Steyermark y Huber, 1978).

### 2.3.-Mediciones en el campo.

En el sitio de estudio se realizaron 8 cursos diarios de variables microclimáticas: humedad relativa (HR), temperatura (Ta) y radiación fotosintéticamente activa (RFA); y de respuesta de la planta: potenciales hídricos foliares ( $\Psi$ ), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), y asimilación de CO<sub>2</sub> (A). Del total de los cursos diarios 3 pertenecen a la época seca (febrero de 1995), 3 a la húmeda (noviembre 1994, mayo 1995 y septiembre 1995) y 2 de transición (diciembre 1994, marzo 1995).

En cada curso diario, las variables microclimáticas y de respuesta de la planta fueron medidas a intervalos de 1 a 1 ½ horas entre las 09:00 y 17:00 horas.

En cada especie se tomaron medias de 6 hojas diferentes de un solo individuo en el caso de *Palicourea demissa*, y de 3 a 4 individuos en las otras especies.

### 2.3.1.-Variables microclimáticas.

Para la determinación de la **humedad relativa** se colocó en el sitio de estudio un psicrómetro ventilado tipo Assmann. Con las lecturas de los bulbos seco y húmedo y tablas psicrométricas (Boletín de US Weather Bureau) se obtuvo el valor de dicha variable. Las **temperaturas foliar y del aire** se determinaron con termopares de cobre-constantan unidos a un compensador electrónico (OMEGA MCJ) y este a un microvoltímetro digital (DATA PRECISION). La **radiación fotosintéticamente activa (RFA)** incidente sobre la hoja muestreada se determinó utilizando un sensor cuántico de la cámara ADC-Parkinson del equipo de intercambio de gases. La **diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV)**, es decir, la diferencia entre la presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja y la presión de vapor ambiental, se calculó a través de la humedad relativa ambiental y tablas de presión de vapor de saturación (Percy et al. 1989; tomado de: García 1992), utilizando la fórmula  $DPV = P_h - (P_a * HR/100)$  donde:  $P_h$  = presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (KPa),  $P_a$  = presión de vapor de saturación a la temperatura del aire (KPa), HR=humedad relativa (%),

### 2.3.2.- Variables de respuesta de la planta.

Las mediciones de intercambio de gases se llevaron a cabo utilizando un sistema portátil operado en "modo abierto" (sistema LCA-2, The Analytical Development Co. Ltd., Hoddesdon, Herts, England), que consiste de una cámara foliar, una unidad de suministro de aire y un analizador infrarrojo de gases (figura 3). La cámara foliar dentro de la cual se encierra una porción de la hoja por 30 segundos aproximadamente, posee un sensor de humedad, un termistor para medir la temperatura del aire y un sensor cuántico para medir la radiación fotosintéticamente activa (RFA). Las tasas de intercambio de gases (transpiración y asimilación de CO<sub>2</sub>) y la conductancia foliar se calcularon a partir de las tasas de flujo de aire, superficie de área foliar dentro de la cámara, y diferencias de concentración de CO<sub>2</sub> y de vapor de agua del aire que entra y sale de la cámara (referencia y análisis).

Los cálculos del intercambio de gases se realizaron utilizando las ecuaciones de von Caemmerer y Farquhar (1981):

a.- Conversión de los flujos volumétricos o de masa en flujos de aire .

$$f = f_v / 1000 * 1 / 22.4 * 273.15 / (273.15 + T) * p / 101.3 * 1 / 60 \text{ donde}$$

f= flujo molar de aire (mol s<sup>-1</sup>)      f<sub>v</sub>=flujo volumétrico de aire (cm<sup>3</sup> min<sup>-1</sup>)

22.4=volumen en dm<sup>3</sup> de un mol de aire en condiciones estandar de presión y temperatura.

T=temperatura registrada durante la medición (°C)

p=presión atmosférica durante la medición (KPa)

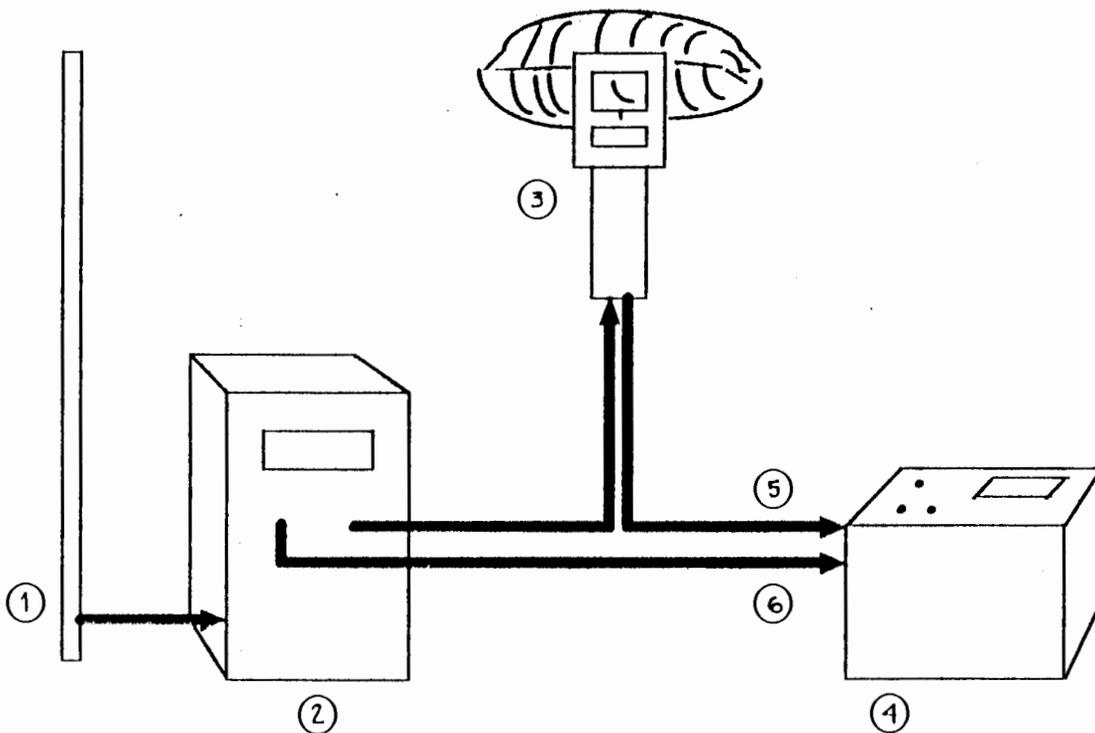


Figura 3. Diagrama del sistema de intercambio de gases (sistema abierto) utilizado en el campo. 1) Entrada de CO<sub>2</sub> ambiental (torre de 5 m), 2) Unidad de suministro de aire, 3) Cámara de asimilación, 4) Analizador infrarrojo de gases, 5) Entrada de aire de análisis, 6) Entrada de aire de referencia. (Tomado de: Rada, 1993)

b.- Cálculo del área foliar .

La cámara ADC-Parkinson, tiene un área de 6.25 cm<sup>2</sup>. En el caso del helecho *Diplazium hians* el área foliar fue más pequeña que el área de la cámara , por lo que se calculó un promedio de área foliar (3.75 cm<sup>2</sup>) con muestras que tenían el largo de la cámara (2.5 cm<sup>2</sup>)

c.- Cálculo de la tasa de transpiración (E).

$$E = f/s * (x_0 - x_e)/(1 - x_0) \text{ donde :}$$

E= tasa de transpiración (mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>).

x<sub>0</sub>=fracción molar de vapor de agua a la salida de la cámara (mol mol<sup>-1</sup>).

x<sub>e</sub>=fracción molar de vapor de agua a la entrada de la cámara (mol mol<sup>-1</sup>).

s=tiempo en segundos

x<sub>0</sub> y x<sub>e</sub> son calculados de las presiones de vapor saturado (e<sub>s</sub>) a la temperatura foliar medida, dada la humedad relativa (HR): x<sub>0</sub>= e<sub>s</sub> \* HR/(100\*p)

d.- Cálculo de la tasa de asimilación (Λ).

La fórmula utilizada es la siguiente: A=f/s\*dif.C; donde dif.C= diferencia en las concentraciones de CO<sub>2</sub> entre los flujos de referencia y análisis (mol mol<sup>-1</sup>). Se realiza una corrección por el incremento en el vapor de agua por transpiración de la hoja: Λ= f/s \* dif. C \* [(1 - x<sub>e</sub>)/(1 - x<sub>0</sub>)].

e.- Cálculo de la conductancia estomática (Gs).

$$G_s = E/(x_s, T_1 - x_0) \text{ donde:}$$

G<sub>s</sub>= conductancia estomática (mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)

$x_s$ =fracción molar de vapor de agua a saturación.

Aquí se asume que la hoja está saturada con el vapor de agua a la temperatura foliar existente  $T_f$ .

f.- Cálculo de la concentración interna de  $CO_2$

$$C_i = C_0 - (A * 1.6)/G_s \text{ donde ;}$$

$C_0$  = fracción molar de  $CO_2$  en el aire que sale de la cámara foliar dado por ( $C_e$  - dif. C), entre las medidas de referencia y diferencial ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ).

1.6= relación de difusividad del  $CO_2$  y el vapor de agua en el aire. La capa límite es ignorada en el cálculo simple .

### 2.3.3- Potencial Hídrico Foliar.

En los mismos días en que se realizaron los cursos diarios de intercambio de gases, también se realizaron medidas de los potenciales hídricos foliares, utilizando la bomba de presión de Scholander (PMS mod. 600). El principio de operación de este instrumento consiste en introducir tallos y hojas cortadas en una cámara hermética, a las cuales se les aplica una presión positiva (gas nitrógeno) de manera tal de lograr vencer la presión negativa (tensión) de la columna de agua que se encuentra en el xilema o sistema de conducción de la planta. La presión de nitrógeno es controlada mediante una válvula, hasta que sea suficiente para hacer retornar la columna de agua a la superficie cortada expuesta a la presión atmosférica,

realizando la medición de la presión compensante con un manómetro integrado al aparato.

En cada curso diario se midió el potencial hídrico entre las 09:00 y las 17:00 h, a veces en 3 oportunidades (en la mañana, al mediodía y en la tarde), y otras veces, por falta de nitrógeno, solamente en dos oportunidades (en la mañana y en la tarde.).

#### 2.4. - Mediciones en el laboratorio.

##### 2.4.1. - Curvas Presión-Volumen.

Se construyeron curvas presión-volumen seis veces durante el año, tres en época seca (dos en febrero y una en marzo) y tres en época húmeda (noviembre, mayo y septiembre). Estas curvas se realizaron utilizando la bomba de presión de Scholander siguiendo el método sugerido por Tyree y Hammel (1972). En el sitio de estudio se tomaron un grupo de ramas, tallos o frondes de cada una de las especies. Inmediatamente fueron introducidas en un recipiente con agua y recortadas dentro del mismo (sumergidas en el agua) para evitar la entrada de burbujas al xylema. Los recipientes se cubrieron con bolsas de plástico para evitar pérdidas de agua por transpiración, y de esta forma fueron trasladadas al laboratorio donde se mantuvieron durante unas 24 horas en la oscuridad para permitir la saturación completa de las hojas. Después de saturadas, se tomaron 3 hojas, realizando el

corte con el pecíolo aún dentro del agua; se les determinó el peso fresco, insertando luego el pecíolo en un tapón de goma para introducir a la hoja dentro de la cámara de presión. La presión en la cámara se fue aumentando progresivamente, hasta llegar a la presión en la cual la columna de jugo xilemático alcanzó la superficie de corte del pecíolo. El valor de presión registrado en el manómetro de la cámara cuando aparece la primera gota de agua sobre la superficie cortada del pecíolo se toma como el potencial hídrico del xilema o del sistema de conducción ( $\Psi_f$ ). Luego se despresurizó la cámara lentamente para evitar daño del tejido foliar. Seguidamente se extrajo la muestra para dejarla transpirar libremente y a medida que las hojas fueron perdiendo agua se realizaron mediciones del potencial hídrico y peso fresco. Esto se repitió hasta que se obtuvieron varios puntos de la parte lineal de la curva. Las muestras se secaron en una estufa hasta alcanzar peso constante, obteniendo así el peso seco y contenido de agua total de la muestra (volumen total = peso saturado - peso seco).

Con los datos obtenidos de cada especie se construyeron los gráficos de las curvas presión - volumen, en donde se analizó la relación entre el inverso del potencial hídrico foliar ( $1/\Psi_f$ ) y el volumen correspondiente de agua extraída.

Mediante dichas curvas se pueden obtener los componentes del potencial hídrico como el potencial osmótico, tanto de saturación como en el punto de pérdida de turgor.

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

Correspondiendo con la época en que se colectó material para las curvas de presión-volumen, se obtuvieron muestras para la determinación de Nitrógeno, mediante el método micro Kjeldahl, de digestión ácida, destilación y titulación con HCl 0.01 N (Muller, 1961; citado por: García, 1992). Las cantidades medidas se expresaron en mg de N total/ g de peso seco de muestra.

Para la determinación del contenido de clorofila se tomaron discos de la parte central de la hoja y se colocaron en acetona al 80% (v/v). Luego de homogeneizados los tejidos, se filtraron, tomándose 25 ml del filtrado para la medición espectrofotométrica de la absorbancia de la clorofila, a 645 y 663 nm (Arnon, 1949; citado por García, 1992). Las ecuaciones utilizadas para los cálculos del contenido de clorofila (mg/L) fueron las siguientes:

$$C_t = 20.2 D_{645} + 8.02 D_{663} ; C_t = \text{contenido de clorofila total} ;$$

$$C_b = 22.9 D_{645} + 4.68 D_{663} ; C_a \text{ y } C_b = \text{contenido de clorofila a y b}$$

$$C_a = 12.7 D_{663} + 2.69 D_{645} ; D = \text{absorbancia a la respectiva longitud de onda.}$$

### **3.- Resultados**

#### **3.1 - Cursos diarios de intercambio de gases y balance hídrico.**

De los 8 cursos diarios realizados de mediciones de intercambio de gases y de variables microclimáticas, en las épocas húmeda y seca, se seleccionaron para la discusión 2 cursos contrastantes (los demás se encuentran tabulados en los anexos); uno realizado en diciembre de 1994 que, aunque no corresponde totalmente a la época húmeda, presentó condiciones ambientales en el ecosistema que hicieron posible que los resultados obtenidos contrastaran claramente con los del otro curso seleccionado, realizado en febrero de 1995 y que corresponde a la época seca.

En la figura 4 se presentan dos cursos diarios de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas del arbusto *Palicourea demissa*, correspondientes a la época húmeda-transición (diciembre-94) y a la época seca (febrero-95). Si se observa el comportamiento de la conductancia estomática ( $G_s$ ) en la fecha correspondiente a la época seca (círculos blancos) se puede notar que los valores son bajos a lo largo del día y que son menores que los correspondientes a la época húmeda-transición; además, todos ellos estuvieron por debajo de  $0.07 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras que en la época húmeda estuvieron por encima de  $0.13 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . El máximo valor de conductancia estomática en la época húmeda -transición fue de  $0.19 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras que en la seca fue de  $0.07 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . También se

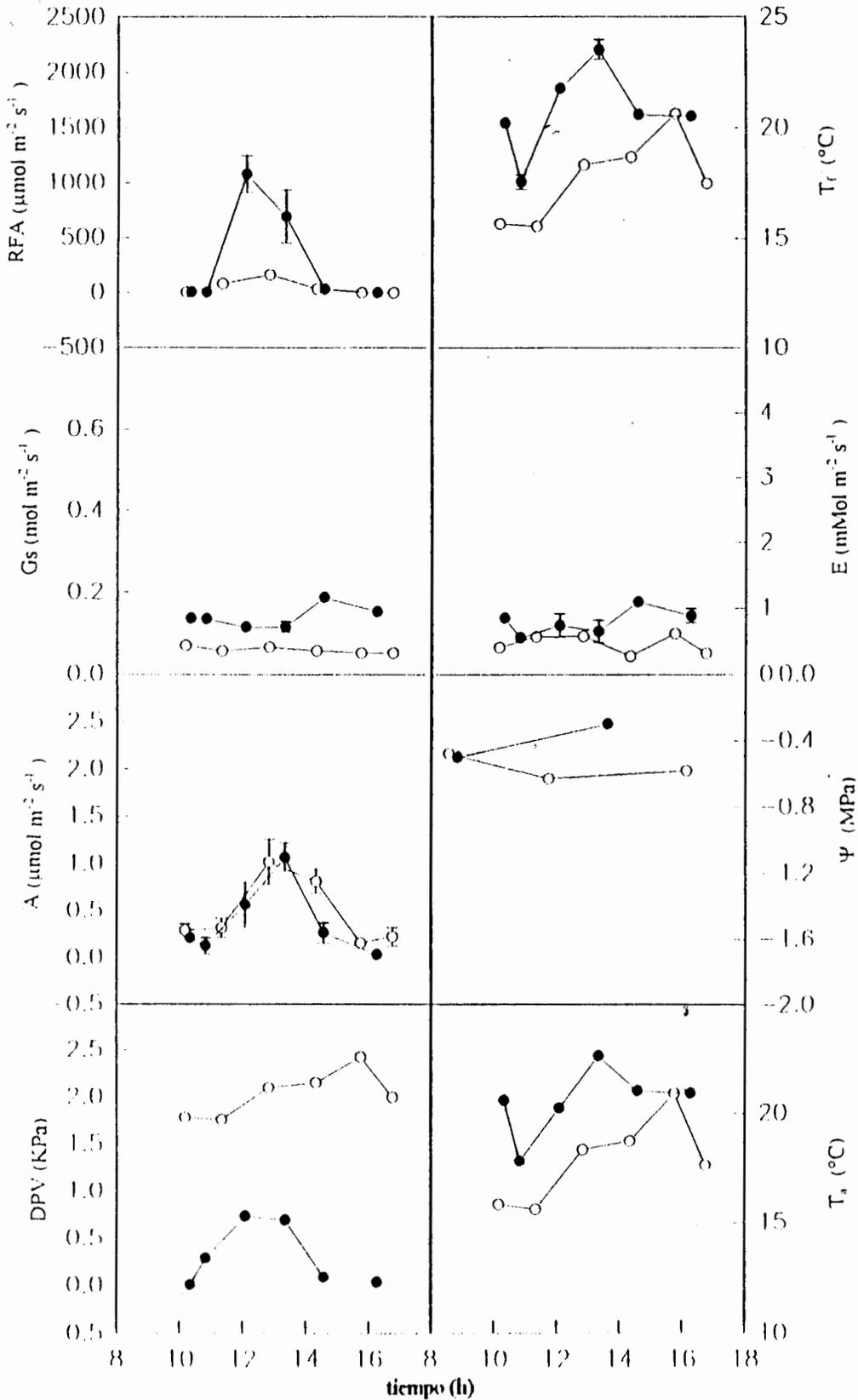


Figura 4. Cursos diarios de variables microclimáticas y de respuesta de la planta *Palicourea demissa* (○ época seca, ● época húmeda)

observa una recuperación de la conductancia a partir de las 15:00 horas durante la época húmeda-transición (que concuerda con una disminución en el déficit de presión de vapor hoja-aire), mientras que ese fenómeno no ocurre en la seca. El potencial hídrico foliar ( $\Psi$ ) también disminuyó de  $-0.3$  MPa en el curso de la época húmeda/transición a  $-0.5$  MPa en la seca; ésta disminución del potencial hídrico foliar podría ser responsable junto con el aumento del déficit de presión de vapor hoja-aire (DPV) de la reducción en la conductancia estomática. Asimismo, la transpiración (E) también disminuye notablemente, siendo el máximo en la época húmeda-transición de  $1.1 \text{ mMol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y en la seca de  $0.62 \text{ mMol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; lo cual se corresponde con la disminución de la conductancia estomática. Los valores máximos de transpiración corresponden a los dos últimos puntos de la tarde, lo que es de esperarse puesto que el potencial hídrico aumenta y el DPV disminuye.

No se ve una clara diferencia entre las tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$  de los dos cursos diarios representados, siendo incluso los valores correspondientes a las horas de la mañana mayores en febrero que en diciembre. Es importante observar que el punto de mayor tasa de asimilación es entre 12:00 y 14:00 h. en ambas épocas; ésto corresponde con una mayor radiación existente al mediodía, especialmente en la época húmeda, aunque en el sitio de estudio los flecos de luz son los responsables del valor alcanzado por la tasa de asimilación; pero deja claro que la conductancia estomática, que a esa hora es menor, no afecta en mayor grado a la tasa de asimilación. El valor máximo alcanzado en la época húmeda-transición de la tasa de

asimilación fue de  $1.07 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y en la seca de  $1.02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; los demás valores en los dos casos oscilan, en promedio, alrededor de  $0.2\text{-}0.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , que son valores esperados para una especie de sombra.

Para la otra Rubiaceae, el subfrútice *Psychotria aubletiana* (figura 5) el comportamiento de las variables a lo largo del día es similar al de la especie anterior. La conductancia estomática es mucho menor en el curso de la época seca, todos los valores están por debajo de  $0.08 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , y el valor máximo corresponde al primer punto de la mañana ( $0.08 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), disminuyendo luego progresivamente a lo largo del día., mientras que en la húmeda-transición los valores están entre  $0.2$  y  $0.3 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y el valor máximo corresponde al último punto de la tarde. En la época seca no existe un patrón definido de la transpiración (E) a lo largo del día, pero se observa que son valores bajos y relativamente constantes, además, son más bajos que los de la época húmeda-transición. El potencial hídrico también disminuyó de  $-0.2$  a  $-0.3$  MPa en la mañana y de  $-0.5$  a  $-0.7$  MPa en los valores registrados al mediodía. En *Psychotria limonensis* del bosque tropical de Panamá (que se encuentra a menor altitud que la especie de Selva Nublada estudiada aquí), Mulkey et al. (1991) encontraron potenciales hídricos de  $-0.61$  MPa en plantas regadas durante la sequía y de  $-1.33$  MPa en plantas bajo condiciones normales de sequía, que es más negativo que el encontrado aquí en *Psychotria aubletiana*. El DPV en nuestro caso es mayor en casi todos los puntos del día en el curso de la

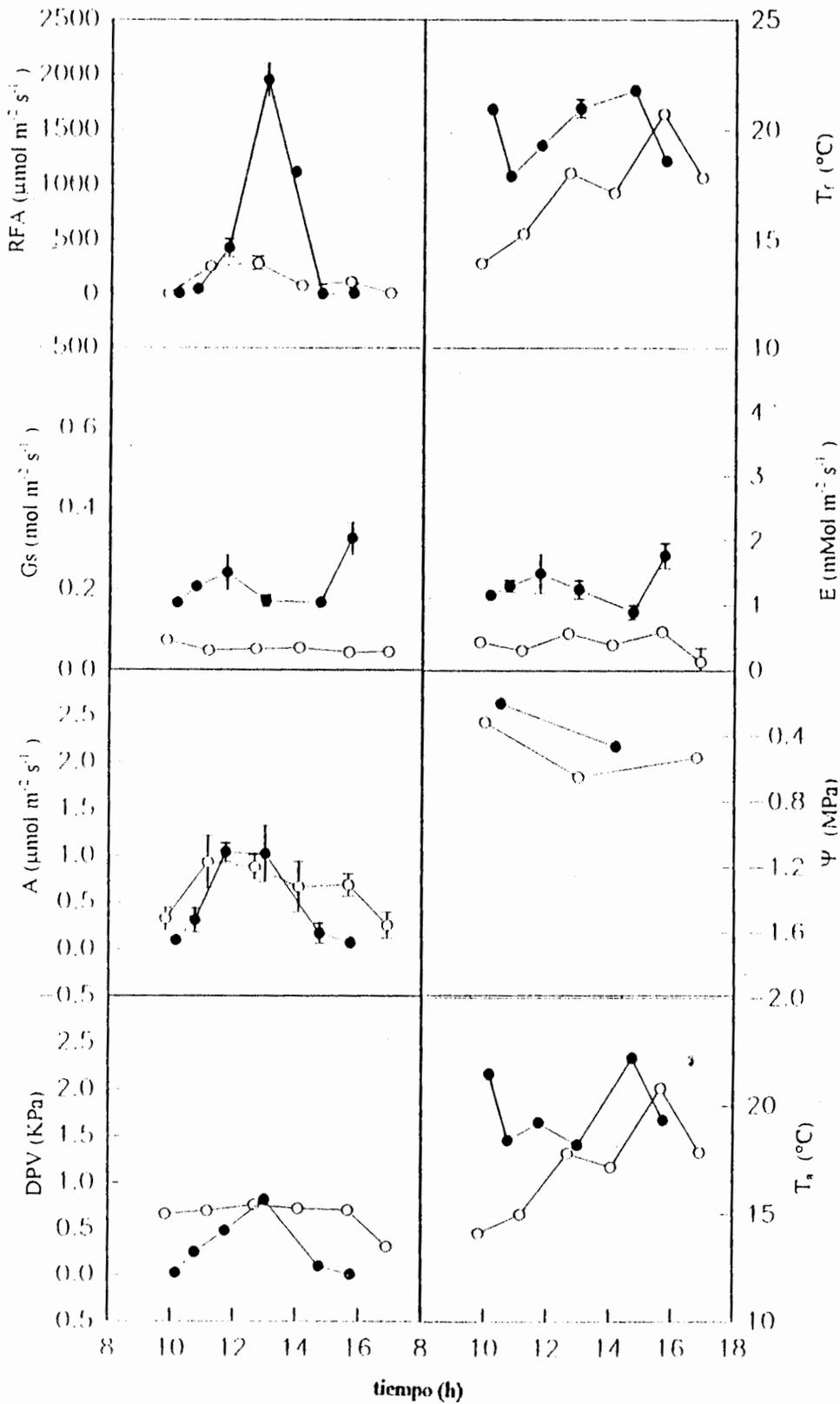


Figura 5. cursos diarios de variables microclimáticas y de respuesta de la planta *Psychotria Aubletiana* (○ época seca, ● época húmeda)

época seca (cerca de 1.0 KPa), lo cual repercute en la disminución de la conductancia estomática, como ya se mencionó anteriormente.

Durante la época seca, las tasas de asimilación a lo largo del día no disminuyen e incluso son mayores, sin embargo, el valor máximo ocurre en la época húmeda-transición ( $1.02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); y en la época seca el valor máximo es de  $0.94 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  que son los puntos de flecos de luz con la mayor radiación. En este caso, entonces, se observa que la radiación influye más que la disminución en la conductancia estomática, y que ésta no limita la difusión de la asimilación.

En la palma *Chamaedorea bartlingiana* (figura 6), se realizaron mediciones tanto en plantas masculinas como femeninas, obteniendo un comportamiento similar en ambas. La conductancia estomática (Gs) es mayor en el curso de la época húmeda-transición (diciembre) y además tiene un aumento progresivo a lo largo del día, principalmente a partir de las 15:00 h, cuando alcanza un valor máximo de  $0.37 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y cuando el DPV es mínimo (0.04 KPa). Aquí la transpiración se comporta de manera paralela a la conductancia estomática en ambos cursos. El potencial hídrico descendió de -0.28 a -0.48 MPa en el primer punto de la mañana y de -0.48 a -0.68 MPa al mediodía. Tampoco aquí se observa una disminución clara de la tasa de asimilación (A), sin embargo, los valores máximos son de  $1.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en la época húmeda-transición y de  $1.18 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en la época seca, ambos entre 12:00 y 14:00 h, cuando la radiación fue mayor.

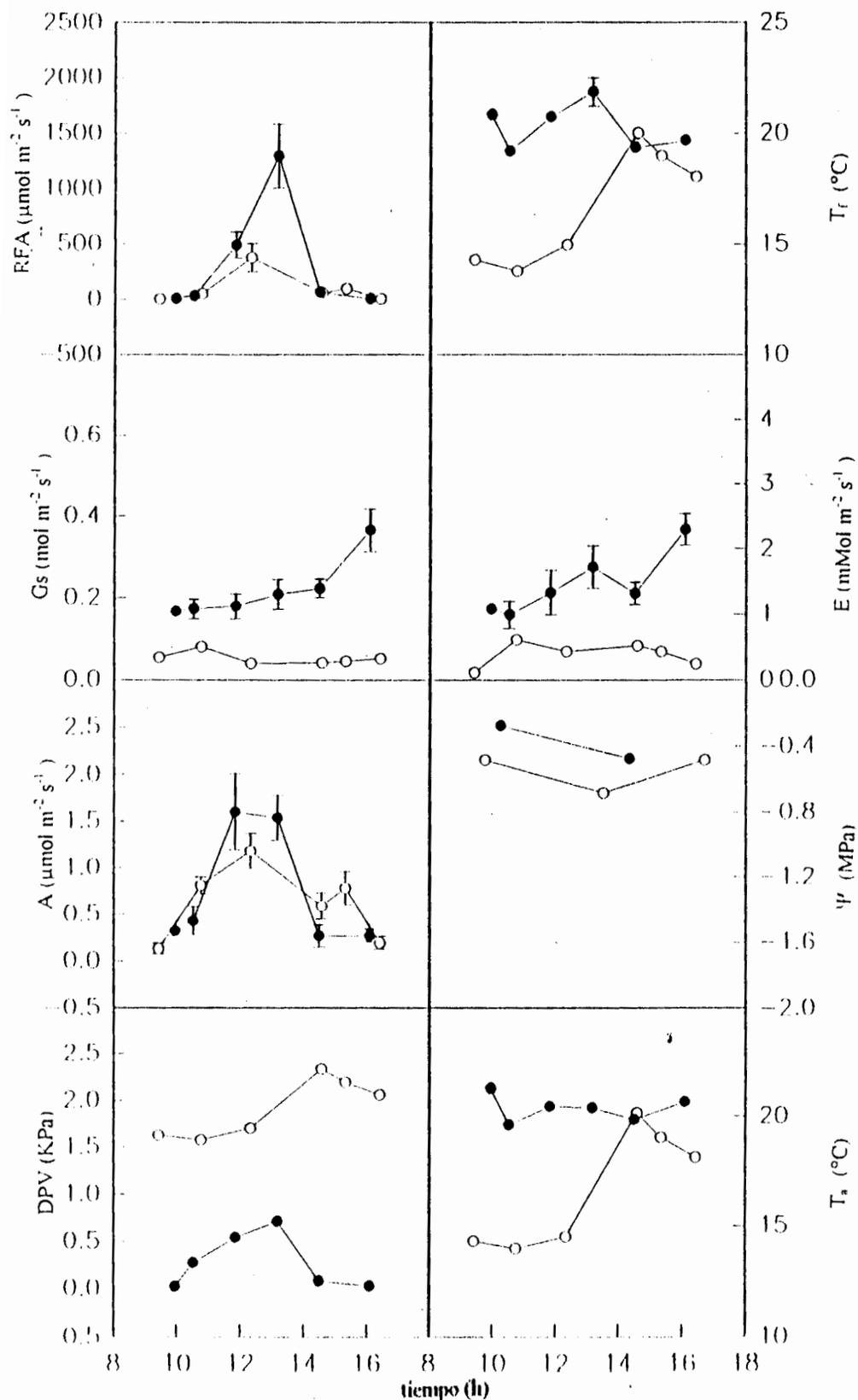


Figura 6. Cursos diarios de variables microclimáticas y de respuesta de la palma masculina *Chamaedorea bartlingiana* (○ época seca.

● época húmeda).

En el helecho *Diplazium hians* (figura 7) Gs y E alcanzan valores mayores durante la época húmeda-transición (y mayores con respecto a las demás especies); el valor máximo de Gs que es de  $0.73 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en época húmeda-transición pasa a  $0.17 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en la seca; esto está relacionado con la disminución del potencial hídrico y el aumento del DPV. Las tasas de asimilación (A) pasan de máximos de  $2.5 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en época húmeda a  $1.5 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en época seca.

En todos los casos (en las 4 especies) las temperaturas foliares fueron menores en la época seca, en gran parte debido a la menor radiación alcanzada en ese día particular de la época seca en que se realizaron las mediciones. En las dos épocas el comportamiento de la temperatura foliar es paralelo al comportamiento de la temperatura del aire y a los valores de radiación en cada punto.

Al observar la figura 8, en donde se presentan las variaciones estacionales de los valores máximos de las variables conductancia estomática (Gs), transpiración (E), y asimilación (A), se puede notar que a partir de febrero, y hasta septiembre (teniendo en cuenta que no se hicieron distinciones entre días nublados y soleados), los valores alcanzados por estas variables son mas bajos que los de noviembre y diciembre. Asimismo, en la tabla 1, en donde se presentan los valores promedio de cada época, se destaca la disminución, en todas las especies, de la tasa de asimilación además de las de Gs y E; pero como se dijo anteriormente al estar cambiando los factores ambientales simultáneamente, es difícil afirmar que la disminución de A sea por cambios en la humedad y no por cambios en la luz.

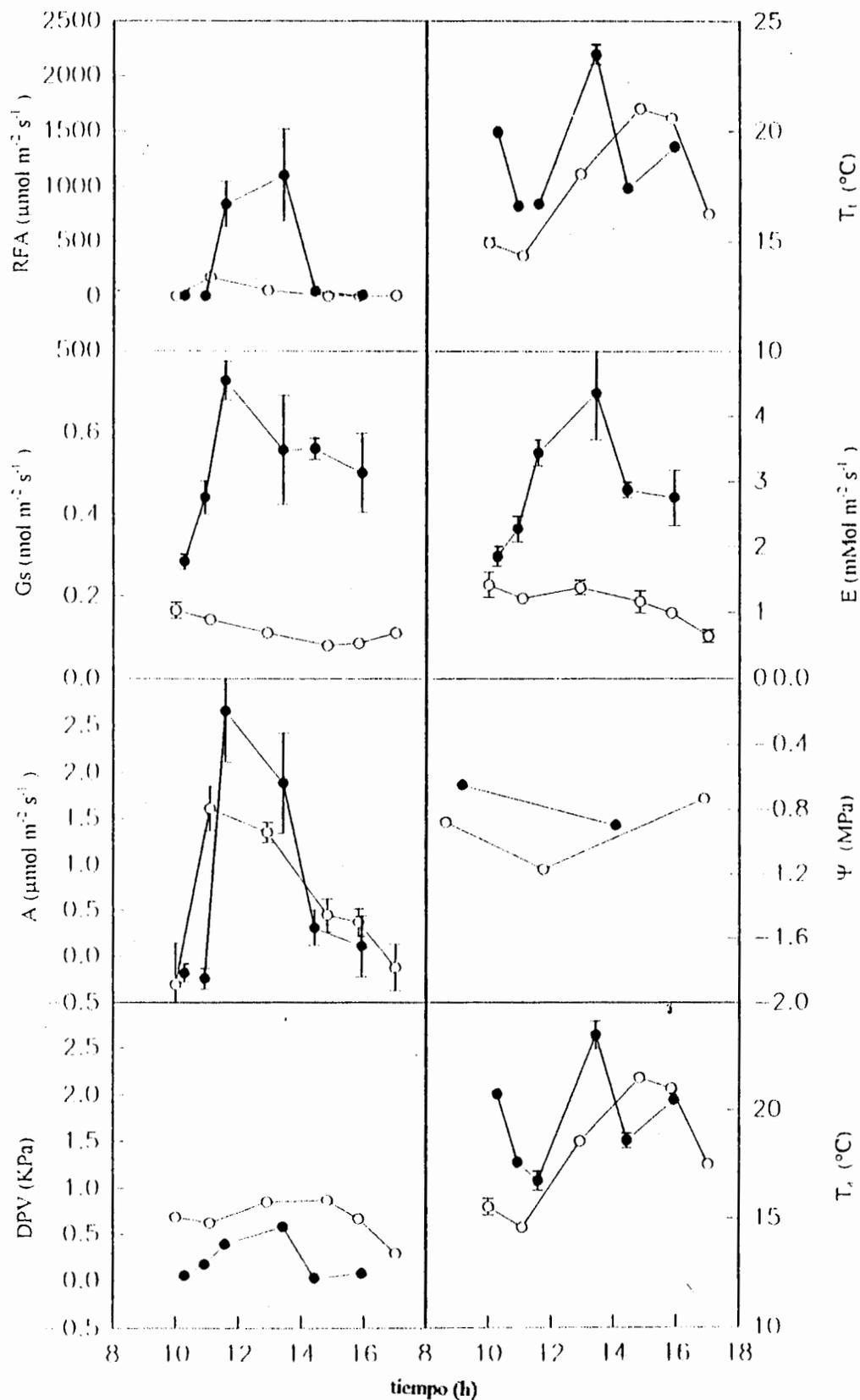


Figura 7. Cursos diarios de variables microclimáticas y de respuesta de *Diplazium hians* (○ época seca, ● época húmeda)

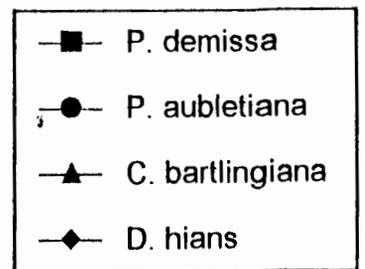
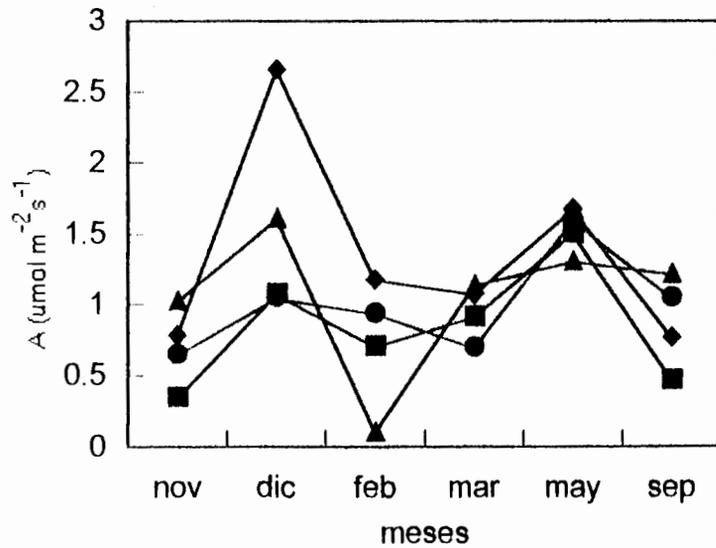
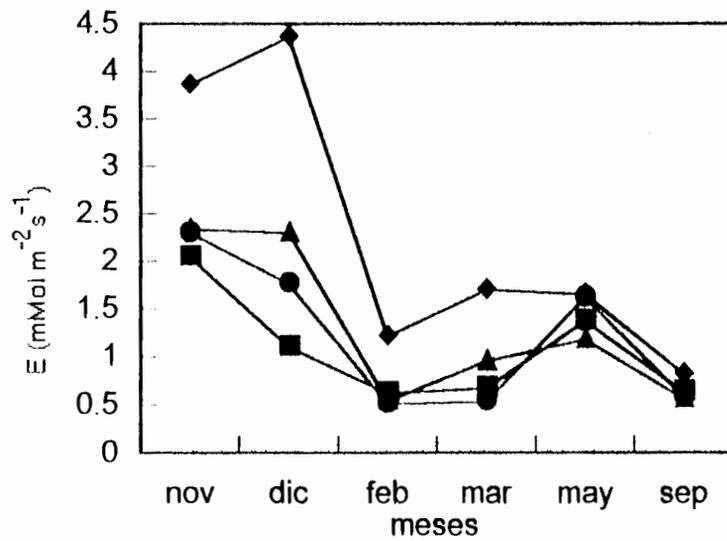
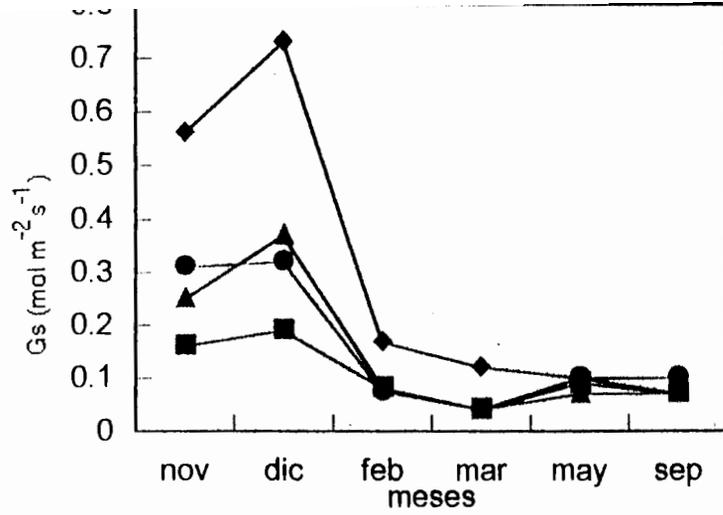


Figura 8. Valores máximos mensuales de conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y tasa de asimilación neta (A) en las especies estudiadas.

Variable	<i>P. demissa</i>	<i>P. aubletiana</i>	<i>C. bartlingiana</i>	<i>Diplazium hians</i>
<b>DPV (KPa)</b>				
E.H.	0.3167 ± 0.08	0.3346 ± 0.07	0.2841 ± 0.08	0.2659 ± 0.11
E.S.	0.5714 ± 0.15	0.5308 ± 0.14	0.5944 ± 0.1	0.5059 ± 0.15
<b>RFA(umol m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>)</b>				
E.H.	142.31 ± 117.8	213.5 ± 153.6	162.3 ± 111.1	157.12 ± 133
E.S.	103.26 ± 104.3	74.84 ± 49.1	154.04 ± 138.7	26.8 ± 15.6
<b>A (umol m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>)</b>				
E.H.	0.42 ± 0.28	0.59 ± 0.19	0.68 ± 0.04	0.80 ± 0.40
E.S.	0.39 ± 0.01	0.42 ± 0.10	0.54 ± 0.07	0.58 ± 0.12
<b>Gs (mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)</b>				
E.H.	0.0889 ± 0.04	0.1232 ± 0.06	0.1131 ± 0.08	0.2246 ± 0.2
E.S.	0.0630 ± 0.01	0.0608 ± 0.01	0.0606 ± 0.01	0.1292 ± 0.03
<b>E (mMol m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>)</b>				
E.H.	0.75 ± 0.27	0.52 ± 0.14	0.93 ± 0.40	1.63 ± 0.93
E.S.	0.44 ± 0.02	0.34 ± 0.05	0.36 ± 0.02	0.94 ± 0.25

**Tabla 1.** Variación estacional de variables microclimáticas y de respuesta de la planta: déficit de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), tasa de asimilación de carbono (A), conductancia estomática (Gs) y tasa de transpiración (E); (E.H. = época húmeda; E.S.= época seca).

De todas maneras, al comparar 2 cursos diarios en cada especie por separado (ver anexos), en donde la RFA es mayor en un curso de época seca que en época húmeda, por ejemplo 15 de febrero de 1995 y 28 de septiembre de 1995 en *Chamaedorea bartlingiana*; 7/2/95 y 23/5/95 para *Psychotria aubletiana*, 7/2/95 y 28/9/95 para *Diplazium hians*; y, 15/2/95 y 23/5/95 en *Palicourea demissa*, se observa (exceptuando el caso del helecho) que la asimilación es mayor en el curso de la época húmeda a pesar de existir en ella menor radiación. Entonces, este resultado podría sugerir que existe una cierta limitación en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> producto del cierre estomático, causado a su vez por una disminución en la humedad del ambiente.

El helecho, por ser una planta no leñosa y sin control estomático riguroso, es el que posee los mayores valores de las tres variables de todas las especies estudiadas, y además es en el que se observa más claramente la disminución en los valores de la tasa de asimilación, que, en los demás casos, es más o menos constante a través del año. El comportamiento de las variables de las Rubiaceas es similar entre sí, es decir, los valores alcanzados son cercanos y se comportan de manera parecida: Gs, E, y A disminuyen durante febrero y marzo, para luego comenzar a recuperarse lentamente. En la palma *Chamaedorea bartlingiana* se observa, en febrero, un leve descenso de A y de E en mayor grado, respondiendo a la disminución más rigurosa de la conductancia estomática.

### **3.2.- Respuesta de la conductancia estomática ( $G_s$ ) a cambios en el potencial hídrico ( $\Psi$ ) y en el déficit de presión de vapor de agua (DPV).**

Para el estudio de estas relaciones se agruparon 4 cursos diarios de cada época, algunos constan de 4 mediciones, otros de 5 y otros de 6, y cada medición a su vez tiene 6 réplicas; exceptuando el potencial hídrico foliar que sólo tiene 3 mediciones diarias y a veces 2, y cada una sólo tiene 3 réplicas. Los valores de la época seca corresponden a los cursos del 7, 15 y 22 de febrero, y 20 de marzo de 1995 (este último corresponde a la transición), y los de la época húmeda al 3 noviembre y 14 de diciembre de 1994 (transición), 23 de mayo y 28 de septiembre de 1995.

De las variaciones diarias descritas en la sección anterior se destaca que en la época seca los estomas, de todas las especies estudiadas, responden al aumento del DPV y a la disminución del potencial hídrico, ya que hubo una tendencia a la disminución de la conductancia estomática, por lo cual es importante observar las relaciones entre estas variables, siendo  $G_s$  la variable dependiente del DPV y del  $\Psi$ .

#### **3.2.1.- Relación entre conductancia estomática ( $G_s$ ) y potencial hídrico ( $\Psi$ ).**

Al observar las figuras 9 y 10 no se distingue ninguna tendencia entre  $G_s$  y  $\Psi$ , en especial durante la época seca (panel izquierdo, círculos blancos). Estos resultados podrían indicar que el potencial hídrico no influye directamente sobre la conductancia estomática en las especies estudiadas.

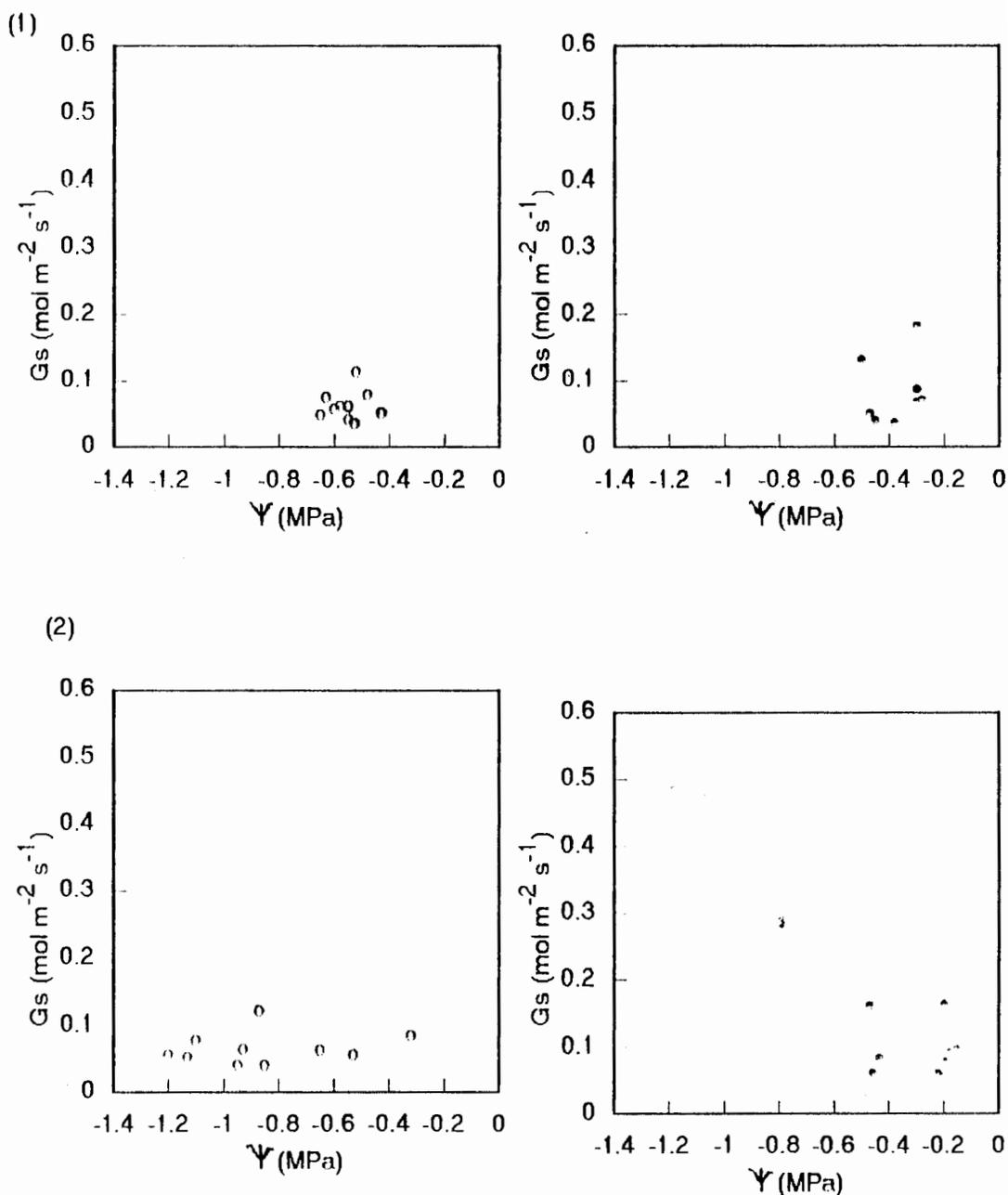


Figura 9. Relación entre conductancia estomática ( $G_s$ ) y potencial hídrico ( $\Psi$ ), en las épocas seca (○) y húmeda (●), en las especies *Palicourea demissa* (1) y *Psychotria aubletiana* (2).

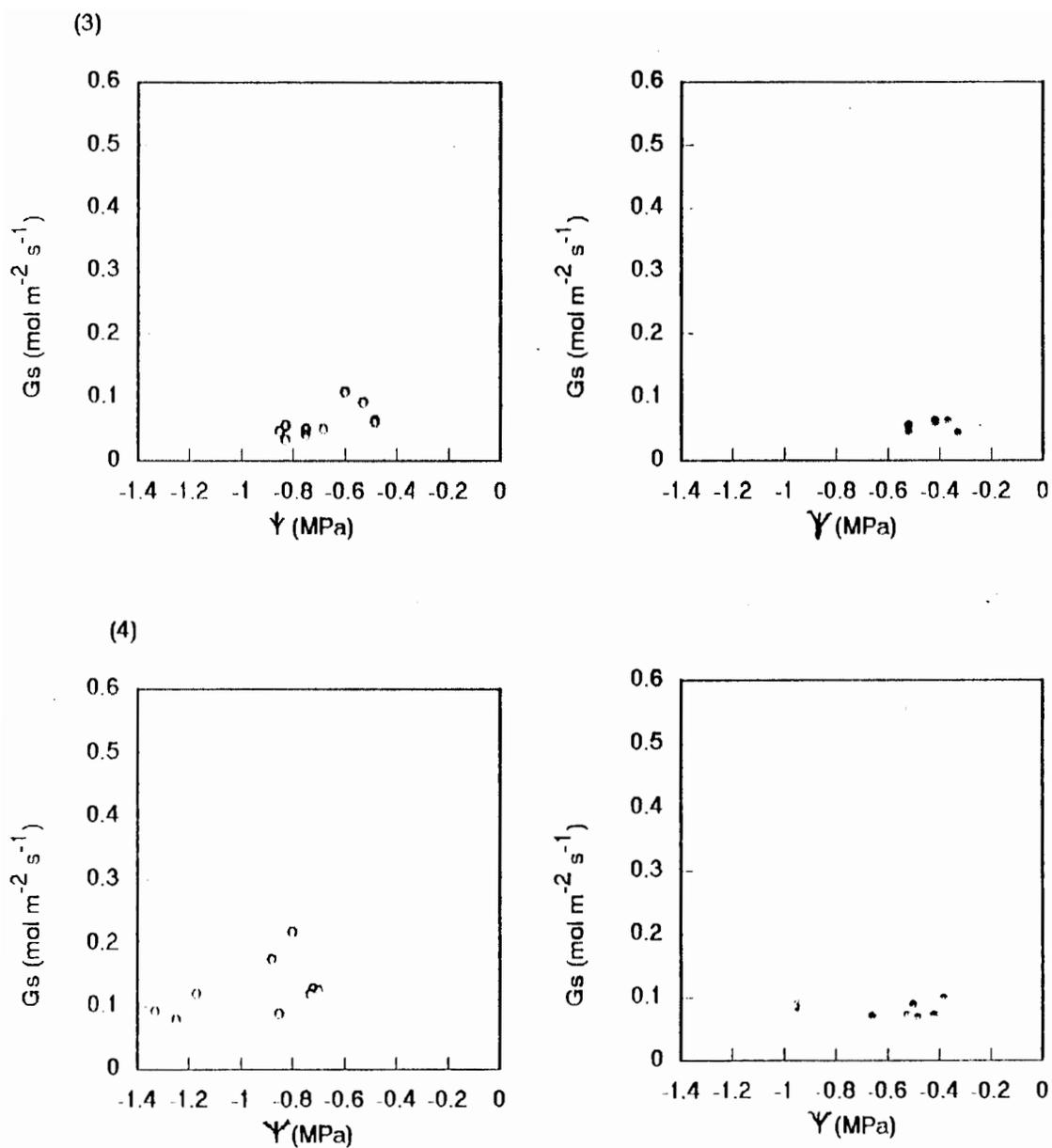


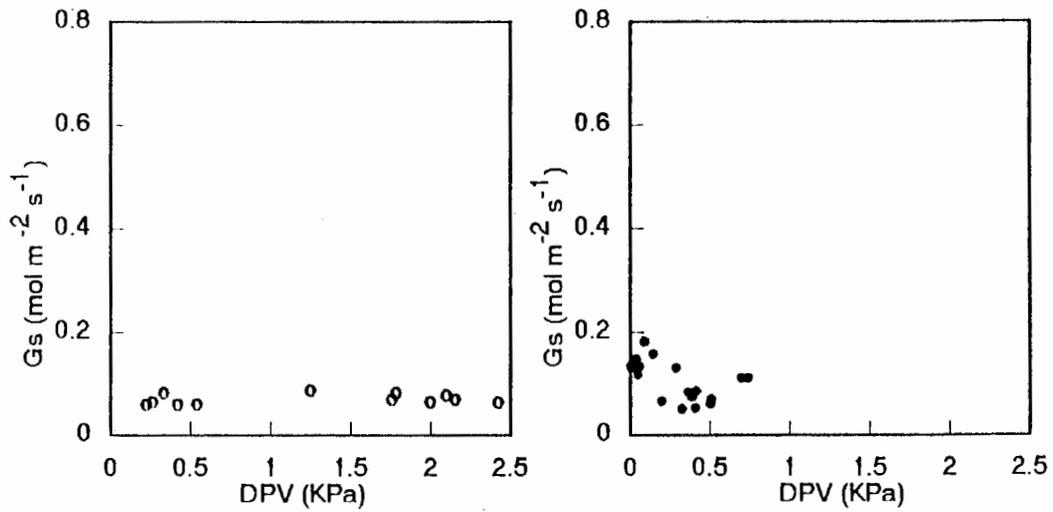
Figura 10. Relación entre conductancia estomática (Gs) y potencial hídrico ( $\Psi$ ), en las épocas seca (○) y húmeda (●), en las especies *Chamaedorea bartlingiana* (3) y *Diplazium hians*(4).

En las Rubiaceas (*Palicourea demissa* y *Psychotria aubletiana*) los valores de conductancia estomática, en la época seca, son más bajos que en la húmeda y los correspondientes valores de potencial hídrico son también más negativos que en la época húmeda. En *Chamaedorea bartlingiana* (figura 10), al igual que en el resto de las especies, los valores de  $\Psi$  siguen siendo más negativos en la época seca (-0.85 MPa) que en la húmeda (-0.52 MPa) pero los valores de conductancia en su mayoría se encuentran en un mismo rango en las dos épocas (menores de  $0.1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). En *Diplazium hians* (figura 10), durante la época seca particularmente, los valores de conductancia estomática son mayores cuando el potencial hídrico es mayor y disminuyen a medida que el potencial hídrico se hace más negativo. De nuevo los valores de  $\Psi$  son menores (más negativos) en la época seca y los valores de conductancia también disminuyen aunque no en la misma proporción.

### 3.2.2.- Relación entre conductancia estomática y DPV.

Al observar el comportamiento de la conductancia estomática frente al DPV en las figuras 11 y 12, se destaca, en todos los casos, que en la época seca los valores de conductancia son muy bajos para un amplio rango de valores del DPV. La disminución de la humedad relativa del aire, y de la temperatura, produce una disminución de la conductancia estomática debido a un mayor cierre de los estomas (y aumento de la resistencia) para cualquier valor de DPV, esto indica que no hay, aparentemente, un valor umbral de DPV por encima del cual se produce un cierre

(1)



(2)

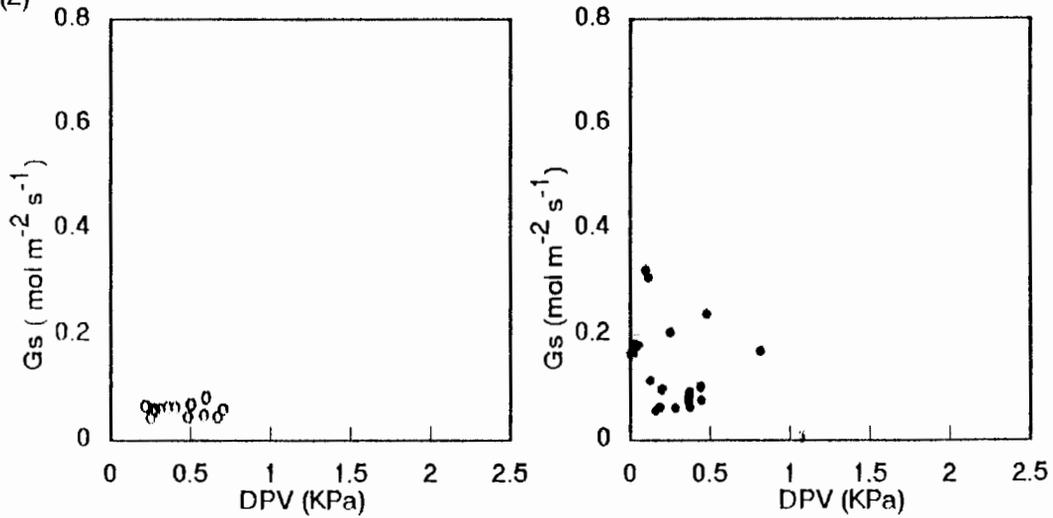
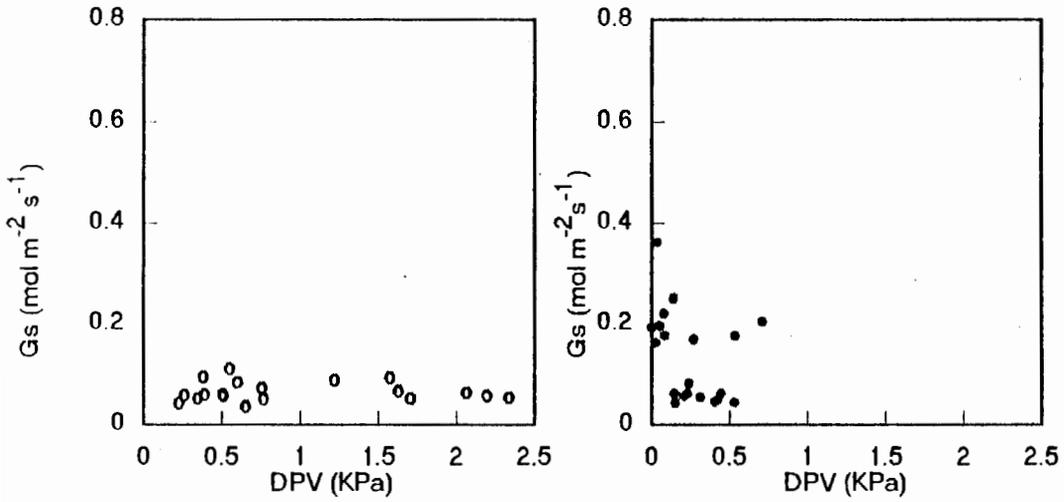


Figura 11. Relación entre conductancia estomática ( $G_s$ ) y déficit de presión de vapor (DPV), en las épocas seca ( $\circ$ ) y húmeda ( $\bullet$ ), en las especies *Palicourea demissa* (1) y *Psychotria Aubletiana* (2).

(3)



(4)

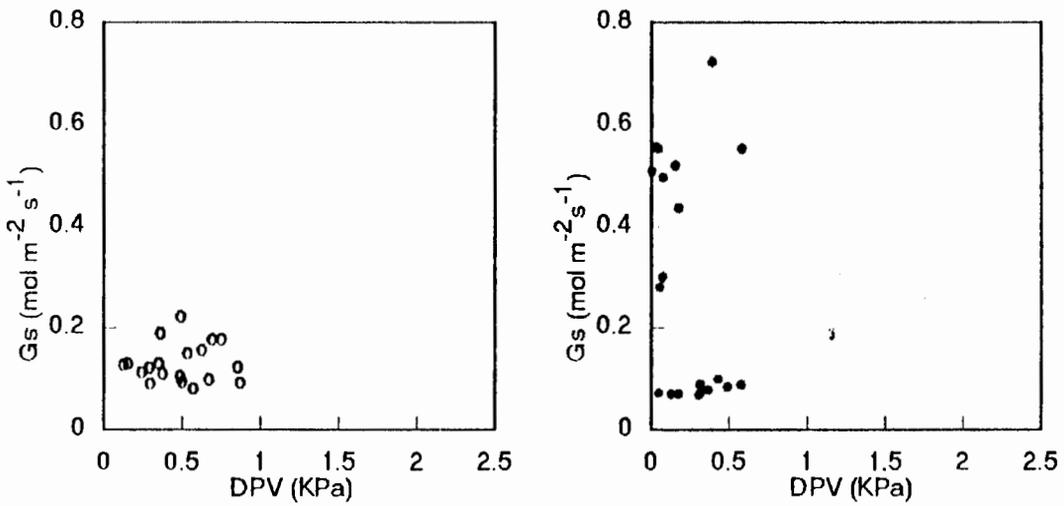


Figura 12. Relación entre conductancia estomática ( $G_s$ ) y déficit de presión de vapor (DPV), en las épocas seca ( $\circ$ ) y húmeda ( $\bullet$ ), en las especies *Chamaedorea bartlingiana* (3) y *Diplazium hians* (4).

estomático. En contraste, en la época húmeda se encuentra una tendencia a la disminución progresiva de la conductancia estomática frente al aumento en el DPV, lo que quiere decir, que hubo muy poca respuesta cuando las plantas se encontraron bajo condiciones de menor humedad ambiental. También se observa que en la época húmeda la relación entre Gs y DPV es más alta que la que existe entre Gs y  $\Psi$ , sobretodo en *Palicourea demissa* (1) ( $R^2 = 0.29$  en la relación entre Gs y DPV, y  $R^2 = 0.004$  en la relación entre Gs y  $\Psi$ ) y en la palma *Chamaedorea bartlingiana* (3) ( $R^2 = 0.47$  en la relación entre Gs y DPV y  $R^2 = 0.0009$  en la relación entre Gs y  $\Psi$ ), aunque los valores de  $R^2$  de relación lineal son muy bajos.

Los mayores valores de DPV durante la época seca fueron alcanzados por la especies *Palicourea demissa* y *Chamaedorea bartlingiana* ( 2.4 y 2.3 KPa respectivamente), y en ambos casos las conductancias fueron tan bajas como las correspondientes a un DPV de 0.1 KPa; esto refleja el control estomático más riguroso en estas especies comparados con el que existe en *Diplazium hians* y *Psychotria aubletiana*. La magnitud de la respuesta parece depender, en gran parte, de la especie, las condiciones de crecimiento y el estado hídrico de la hoja.

### 3.3 - Relación entre transpiración (E) y conductancia estomática (Gs).

El paralelismo encontrado entre Gs y E en los cursos diarios mostrados, se vuelve a reflejar al representar varios cursos en cada época, siendo E la variable dependiente de Gs (figuras 13 y 14). Existe aquí una alta correlación en la época húmeda ( $R^2$  mucho mayor en la húmeda que en la seca). Esto es de esperarse puesto que en la época seca los estomas se cierran más rigurosamente disminuyendo la conductancia, provocando de esta forma que la disminución de la transpiración (E) sea mucho mayor que en la época húmeda. Esta disminución de la transpiración concuerda con la hipótesis de la optimización del uso de agua y el mantenimiento de una constante en la relación A/E. En todo caso, la disminución de la transpiración es una medida de economía y está en función directa de la conductancia estomática a la difusión de gases (tal como se muestra en los resultados obtenidos), y también a la diferencia de presión de vapor de agua dentro de la hoja y del aire (DPV).

Si hacemos una comparación entre especies vemos que la relación E/Gs es baja en todas ellas durante la época seca ( $R^2$  del orden  $10^{-2}$ ), pero en la época húmeda la relación cambia, siendo bastante alta, llegando a tener un  $R^2 = 0.78$  en el helecho *Diplazium hians*,  $R^2 = 0.73$  en la palma *Chamaedorea bartlingiana*,  $R^2 = 0.54$  en *Psychotria aubletiana* y  $R^2 = 0.32$  en *Palicourea demissa*. Como era de esperarse los mayores valores de transpiración en ambas épocas corresponden al helecho *Diplazium hians* por tener menor control estomático, en las otras especies se obtuvieron valores máximos similares (cerca de  $3 \text{ mMol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

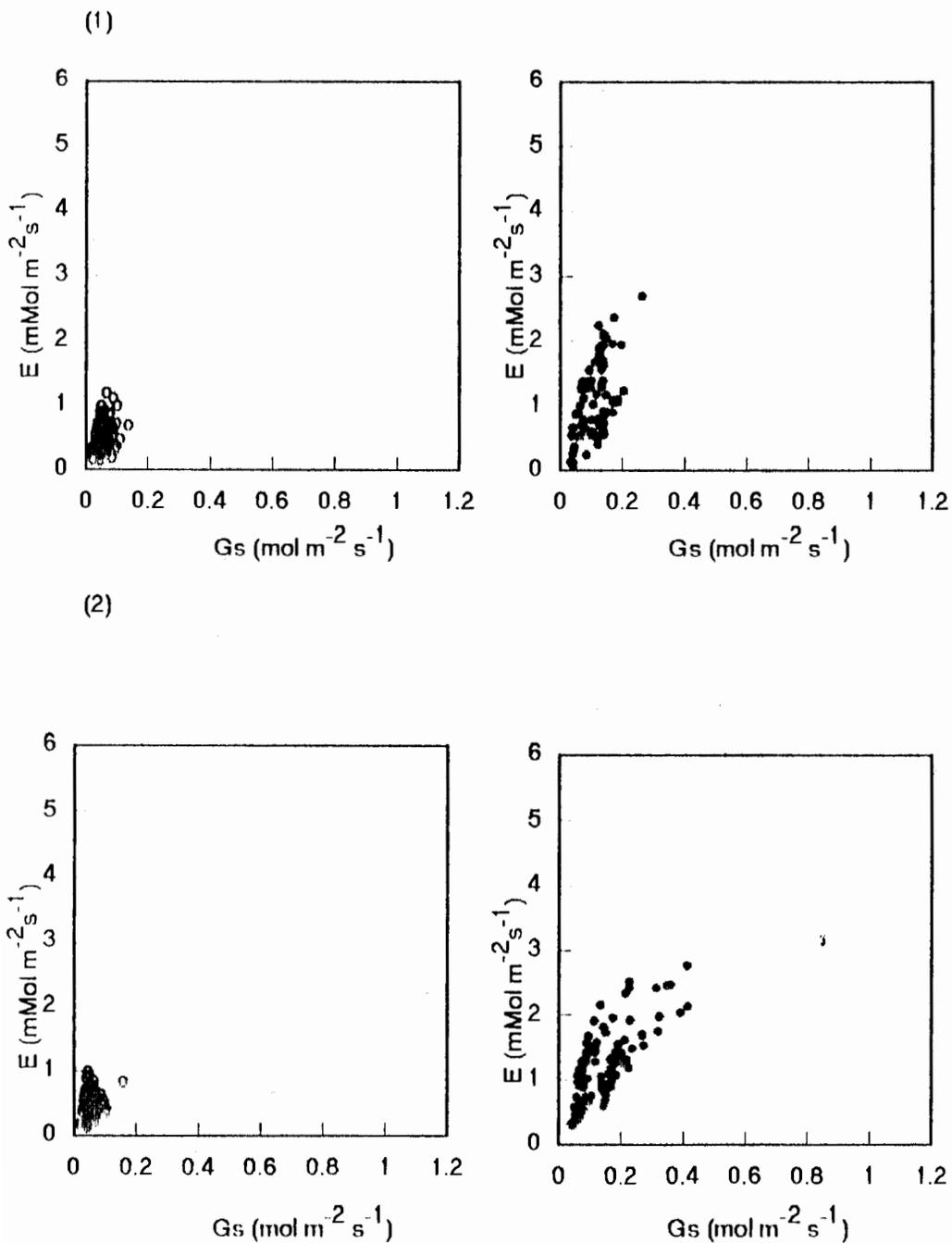


Figura 13. Relación entre transpiración (E) y conductancia estomática (Gs), en las épocas seca (o) y húmeda (•), en las especies *Palicourea demissa* (1) y *Psychotria Aubletiana*(2).

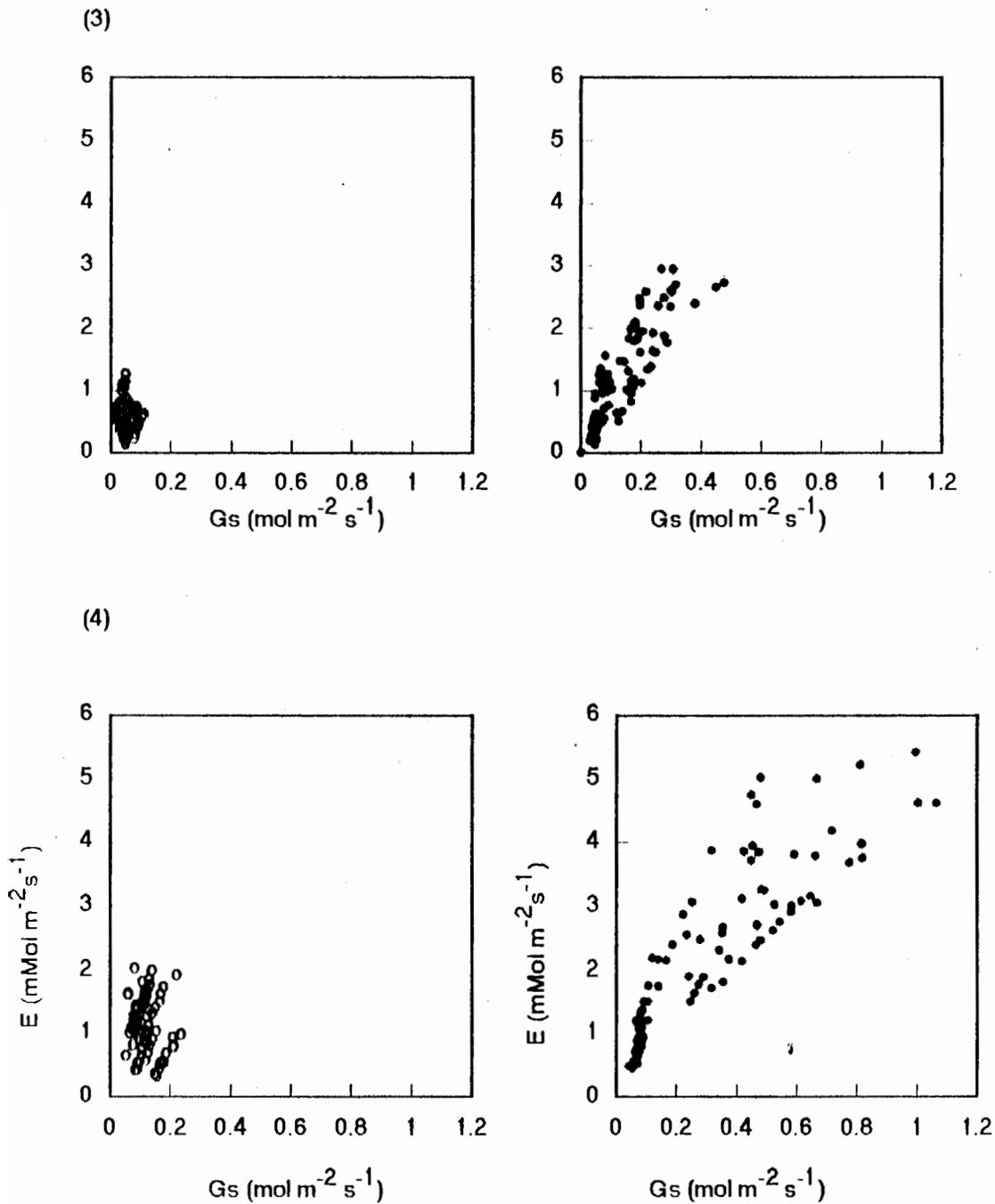


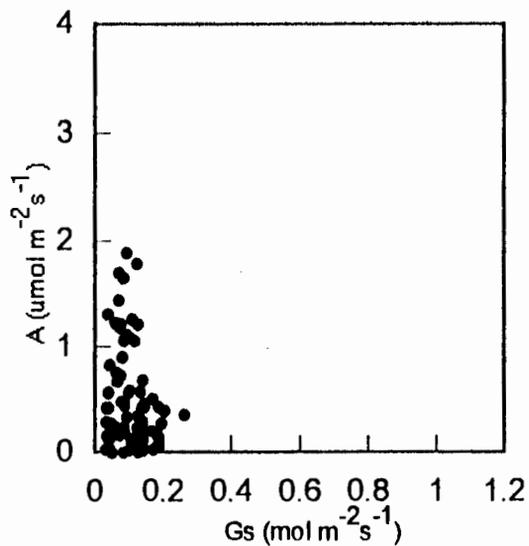
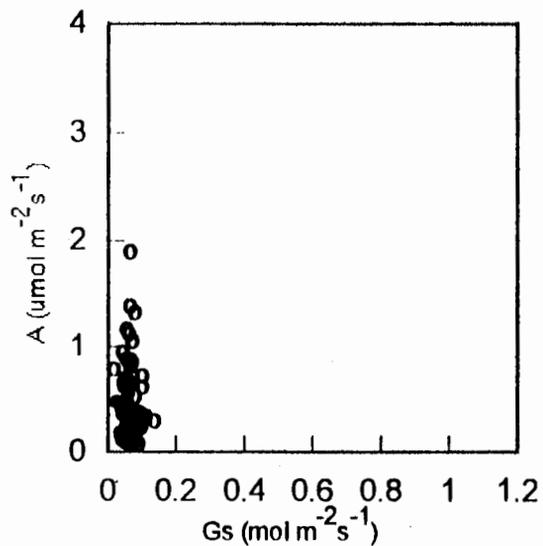
Figura 14. Relación entre transpiración (E) y conductancia estomática (Gs), en las épocas seca (o) y húmeda (•), en las especies *Chamaedorca bartlingiana* (3) y *Diplazium hians* (4).

### **3.4 -Relación entre asimilación (A) y conductancia estomática (Gs).**

No se observa ninguna tendencia hacia una alta relación entre las variables; esto puede deberse a que los puntos de conductancia representados corresponden a un rango muy amplio y variable de valores de radiación, desde 5 hasta 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; ya que los datos son tomados en el campo y no en condiciones controladas de laboratorio.

De todas formas, sólo existe una relación lineal entre estas variables cuando los valores de conductancia son bajos (Larcher, 1977); por otra parte, la variación de cada una no es proporcional entre sí. Como se mencionó antes, no se observa en las figuras 15 y 16 ninguna relación entre las variables en ninguna especie, ni para conductancias altas ni bajas; ni siquiera en los cursos diarios por separado, descritos anteriormente, se puede encontrar relación, salvo en el helecho, en el que las curvas de Gs y A son similares. Inclusive, las tasas máximas de asimilación ocurrieron en los períodos de máxima RFA (generalmente al mediodía), que coinciden con el período del día de mayor demanda evaporativa y menor conductancia estomática. Esto pareciera indicar que durante las variaciones ambientales y de las condiciones internas de la planta, la asimilación de  $\text{CO}_2$  y la conductancia foliar cambian de una manera no proporcional, lo cual implica que la eficiencia en el uso de agua no se mantiene constante. Esto podría verificarse a través de la relación entre asimilación y transpiración, esto es, la eficiencia en el uso de agua en las épocas húmeda y seca. Sin embargo, nuestros resultados concuerdan con lo afirmado por

(1)



(2)

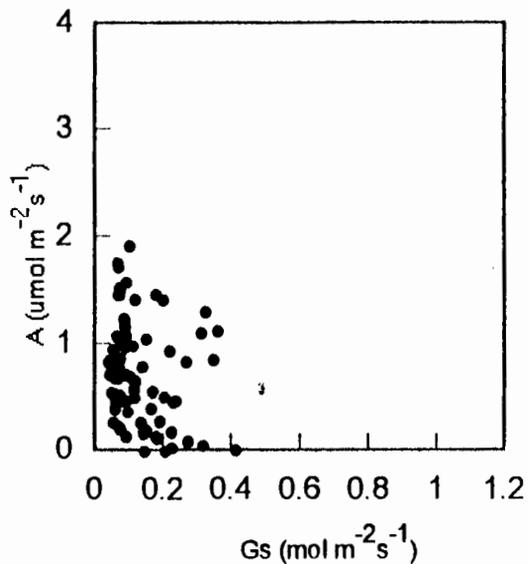
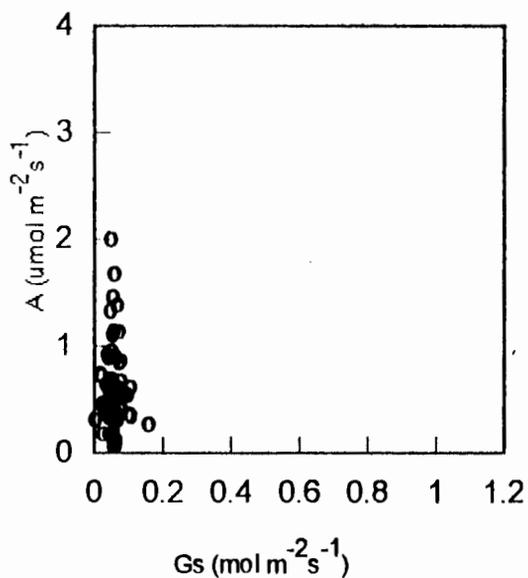


Figura 15. Relación entre asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y conductancia estomática (Gs), en las épocas seca (○) y húmeda (●), en las especies *Ptilicourea demissa* (1) y *Psychotria aubletiana* (2).

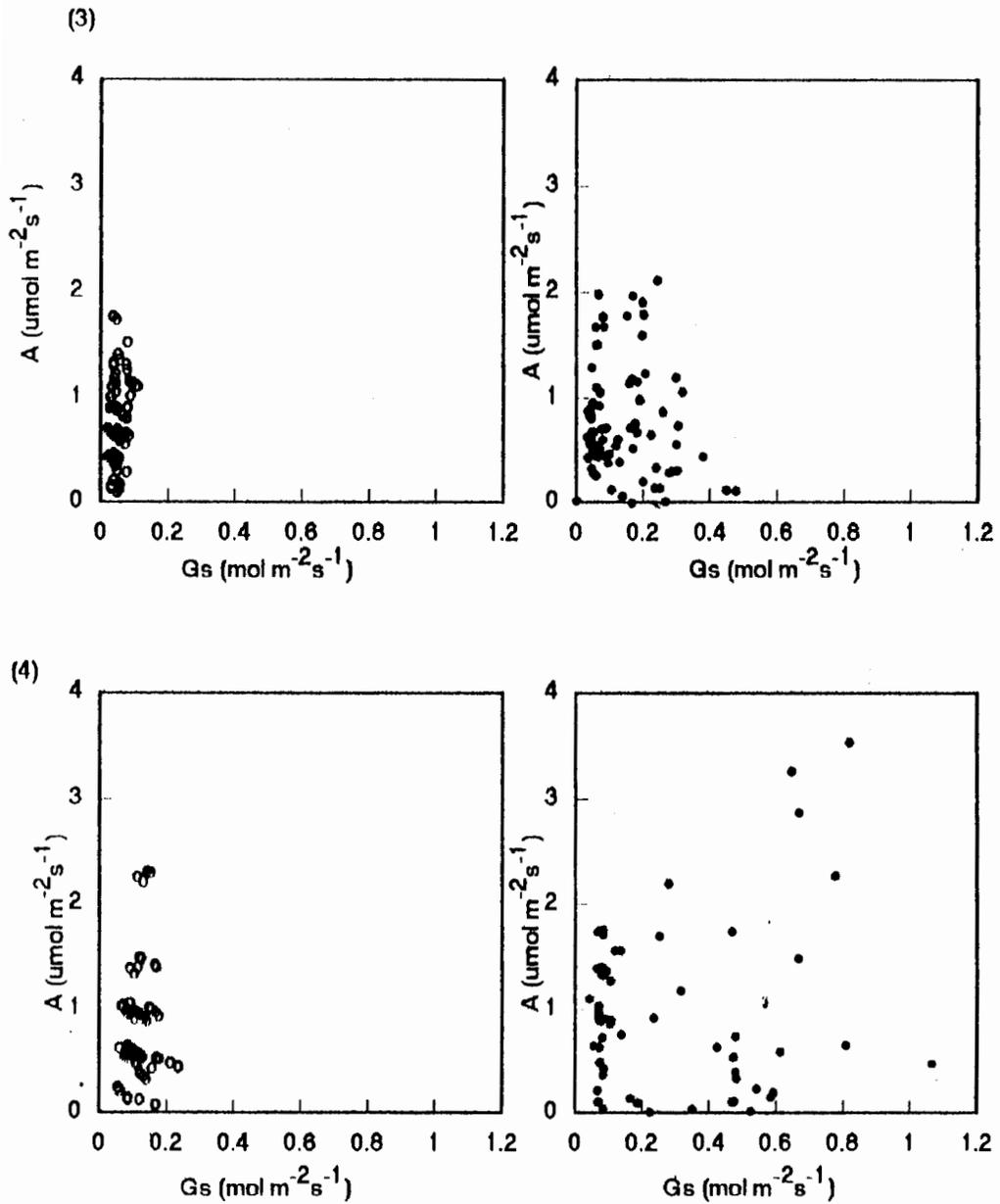


Figura 16. Relación entre asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y conductancia estomática (Gs), en las épocas seca (o) y húmeda (•), en las especies *Chamaedorea bartlingiana* (3) y *Diplazium hians* (4).

Cowan (1977) y por Björkman(1982) de que la tasa de asimilación no está totalmente relacionada con la conductancia estomática en fase gaseosa a menos que existan otros factores, además de la RFA, que provoquen el cierre estomático.

### **3.5 -Eficiencia en el uso del agua (EUA).**

La eficiencia en el uso del agua la definimos como la cantidad de  $\text{CO}_2$  fijado por cantidad de agua perdida, tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  dividida entre tasa transpiratoria ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{mMol de H}_2\text{O}$ ). Los promedios de los resultados del cociente A/E en cada época (tabla 2) muestran que éste es mayor en la época seca, lo cual indica que las plantas ajustan sus estomas de manera de mantener condiciones hídricas de la hoja adecuadas y que les permita alcanzar altas eficiencias en el uso del agua y al mismo tiempo mantener el nivel de la tasa fotosintética (Cowan, 1977). La tendencia general es hacia el aumento de la EUA; sin embargo, hay que tener en cuenta que estos resultados se encuentran influenciados por la combinación de factores como DPV, temperatura y  $\text{CO}_2$  interno y externo.

Especie	A/E	A/E	A/Gs	A/Gs
	E.S.	E.H.	E.S.	E.H.
<i>P. demissa</i>	1.20± 0.38	0.55±0.25	9.79±5.77	4.60± 3.61
<i>P. aubletiana</i>	1.25± 0.38	0.55±0.34	8.59±2.69	5.39± 4.24
<i>C. bartlingiana</i>	1.70± 0.54	0.79±0.47	12.26±5.06	7.52± 5.01
<i>D. hians</i>	0.71± 0.21	0.47±0.35	5.27±1.77	5.54±5.55

**Tabla 2.** Eficiencia en el uso del agua (A/E) y eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/Gs) de las especies estudiadas para cada época (E.S. = época seca y E.H. = época húmeda)

Para comparar la eficiencia en el uso del agua entre diferentes especies es conveniente utilizar una expresión que permita eliminar el efecto de los factores externos sobre la transpiración, y para esto existe el concepto de Eficiencia Intrínseca en el Uso del Agua (A/Gs), que es la cantidad de CO<sub>2</sub> asimilado para una conductancia estomática dada, tal como fue establecido por Farquhar y Sharkey (1982). Los resultados de dicha relación, para las especies estudiadas (tabla 2), muestran que se mantiene la tendencia de A/E (lo cual significa que aumenta durante la época seca), salvo en el helecho. También se destaca que la palma *Chamaedorea bartlingiana* es la que mayores valores alcanza. Por último, se observa que en las Rubiacas la relación tiene valores semejantes entre las dos especies, y la disminución ocurre aproximadamente en la misma proporción.

Cabe mencionar que en las gráficas, en las cuales  $A$  es la variable dependiente y  $E$  la independiente (figuras 17 y 18), se observa, al comparar entre épocas cada especie por separado, que en la época seca los puntos se agrupan, en su mayoría, entre valores de  $E \leq 1 \text{ mMol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para un amplio rango de valores de  $A$ , mientras que en la húmeda la relación es un poco mas proporcional. Por último, es importante señalar que los valores máximos de  $A$  para ambas épocas se mantienen en *P. demissa*, *P. aubletiana* y *C. bartlingiana*.

Todos estos resultados parecen indicar que los estomas responden a los cambios en las condiciones ambientales prevalecientes en la época seca, ya que disminuye la conductancia para que la transpiración no sea excesiva a medida que el DPV se hace mayor; y también el potencial hídrico se hace menor, lo cual representa una respuesta "feedback" (de retroalimentación).

Las variaciones en los componentes del potencial hídrico, que discutiremos a continuación, a partir de las curvas presión-volumen, permitirán verificar si el comportamiento estomático afecta o no a la tasa fotosintética.

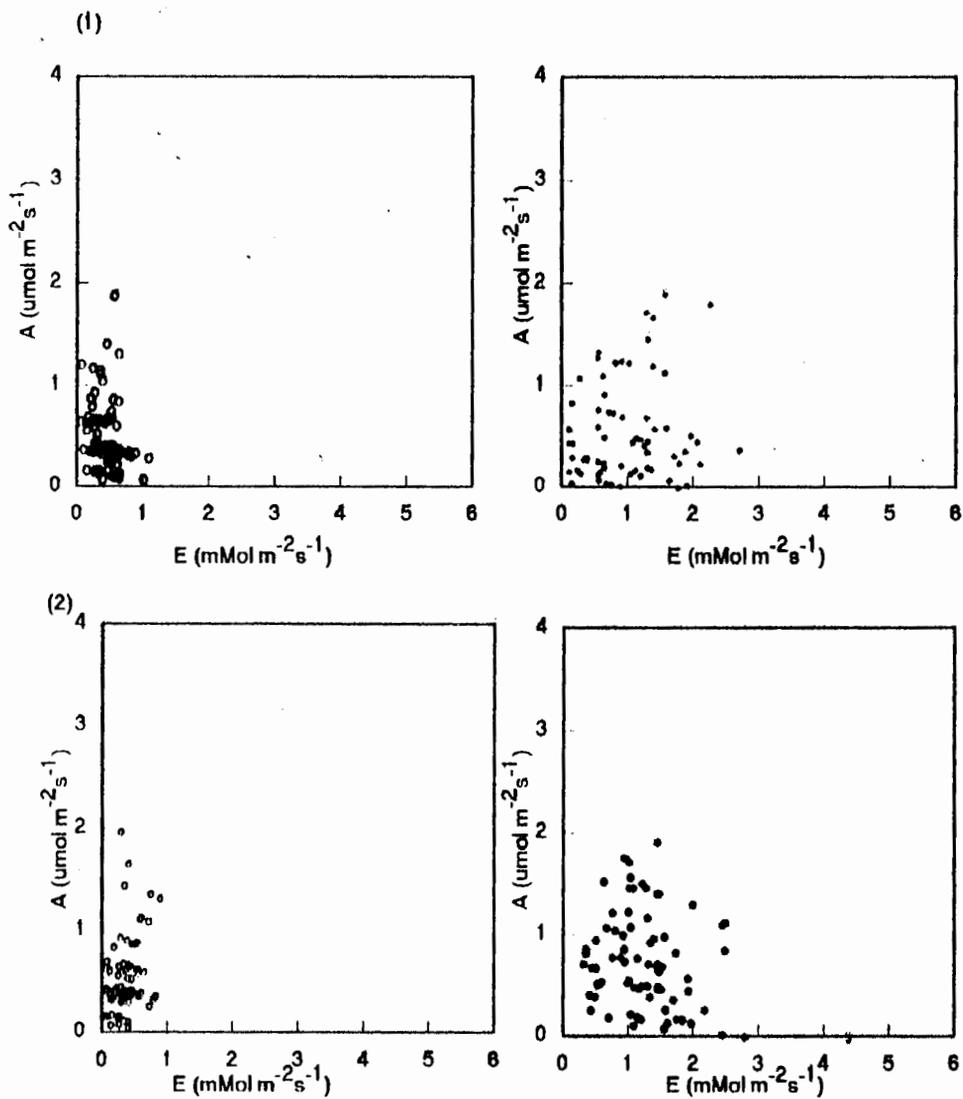


Figura 17. Relación entre asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y transpiración (E), en las épocas seca (o) y húmeda (•), en las especies *Palaqurea demissa* (1) y *Psychotria sublettiana* (2).

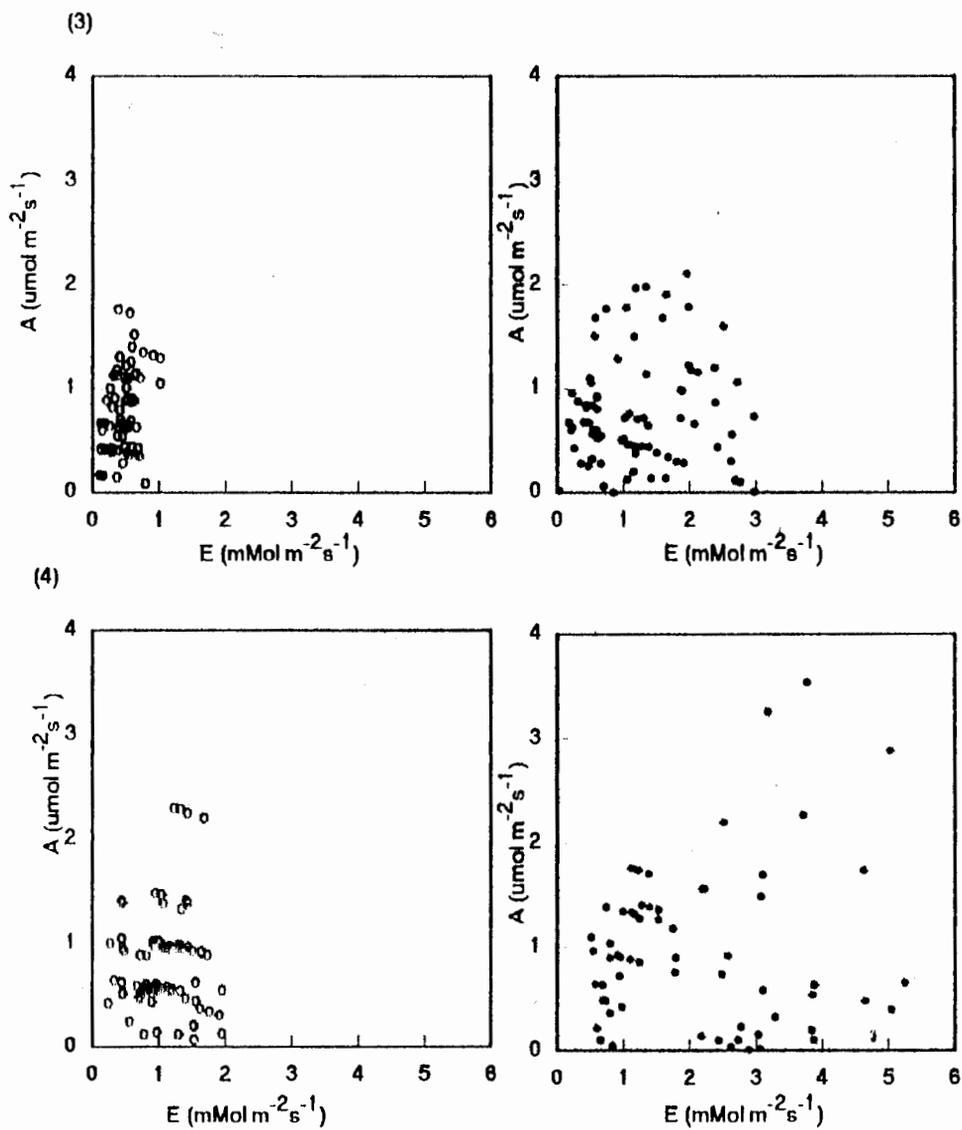


Figura 18. Relación entre asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y transpiración (E), en las épocas seca (○), y húmeda (●), en las especies *Chamaedorea bartlingiana* (3) y *Diplazium hians* (4).

### 3.6- Variación del potencial hídrico y sus componentes en las épocas húmeda y seca.

Las tablas 3 , 4, 5, 6 y 7, y figuras 19, 20 y 21 presentan la variación estacional del  $\Psi$  a partir de los cursos diarios, y la de los componentes del mismo obtenidos por medio de 5 curvas presión-volumen realizadas en febrero (2), marzo, junio y diciembre de 1995.

Especie	Epoca Seca (E.S.)		Epoca húmeda (E.H.)	
	$\Psi_{\text{máx}}$	$\Psi_{\text{mín}}$	$\Psi_{\text{máx}}$	$\Psi_{\text{mín}}$
<i>Palicourea demissa</i>	-0.43± 0.05	-0.77±0.05	-0.27±0.02	-0.50±0.07
<i>Psychotria cubletiana</i>	-0.53± 0.22	-1.03±0.20	-0.12±0.06	-0.475±0.06
<i>C. hartlingiana</i>	-0.55±0.14	-0.78±0.10	-0.23±0.06	-0.54±0.07
<i>Diplazium hians</i>	-0.78±0.06	-1.33±0.08	-0.40±0.11	-0.80±0.18

**Tabla 3** Variación estacional del potencial hídrico foliar máximo y mínimo en las especies.

<i>Palicourea demissa</i>	Epoca Seca (E.S.)	Epoca Húmeda (E.H.)
$\Psi_{11}^{100}$	-1.12 $\pm$ 0.20	-1.20 $\pm$ 0.01
$\Psi_{11}^0$	-1.40 $\pm$ 0.29	-1.42 $\pm$ 0.02
$\Psi_{11}^{100} - \Psi_{11}^0$	0.28 $\pm$ 0.10	0.21 $\pm$ 0.02
e (elasticidad)	4.06 $\pm$ 0.50	2.70 $\pm$ 1.40
Vt (vol. total)	1.697 $\pm$ 0.11	1.66 $\pm$ 0.14
CRH <sub>ppt</sub>	93.64 $\pm$ 1.13	87.38 $\pm$ 1.10

**Tabla 4.** Variación estacional de los componentes del potencial hídrico foliar ( $\Psi_{11}^{100}$  y  $\Psi_{11}^0$ ), (MPa), diferencia entre ellos, módulo de elasticidad (e), volúmen total (Vt) (g) y contenido relativo de humedad (CRH) (%) en la especie *Palicourea demissa*.

<i>Psychotria aubletiana</i>	Epoca Seca (E.S.)	Epoca Húmeda (E.H.)
$\Psi_{11}^{100}$	-1.17 $\pm$ 0.11	-1.15 $\pm$ 0.09
$\Psi_{11}^0$	-1.44 $\pm$ 0.12	-1.32 $\pm$ 0.09
$\Psi_{11}^{100} - \Psi_{11}^0$	0.27 $\pm$ 0.02	0.49 $\pm$ 0.32
e (elasticidad)	2.67 $\pm$ 0.49	1.39 $\pm$ 0.59
Vt (vol. total)	0.920 $\pm$ 0.22	1.304 $\pm$ 0.20
CRH <sub>ppt</sub>	89.89 $\pm$ 0.14	89.08 $\pm$ 0.75

**Tabla 5.** Variación estacional de los componentes del potencial hídrico foliar ( $\Psi_{11}^{100}$  y  $\Psi_{11}^0$ ), (MPa), diferencia entre ellos, módulo de elasticidad (e), volúmen total (Vt) (g) y contenido relativo de humedad (CRH) (%) en la especie *Psychotria aubletiana*.

<i>C. bartlingiana</i>	Epoca Seca (E.S.)	Epoca Húmeda (E.H.)
$\Psi_{II}^{100}$	$-1.27 \pm 0.22$	$-1.39 \pm 0.02$
$\Psi_{II}^0$	$-1.50 \pm 0.23$	$-1.675 \pm 0.08$
$\Psi_{II}^{100} - \Psi_{II}^0$	$0.23 \pm 0.07$	$0.31 \pm 0.03$
e (elasticidad)	$3.26 \pm 1.06$	$3.94 \pm 0.51$
Vt (vol. total)	$3.446 \pm 1.47$	$4.130 \pm 0.88$
CRH <sub>ppt</sub>	$93.61 \pm 2.09$	$91.21 \pm 0.46$

**Tabla 6.** Variación estacional de los componentes del potencial hídrico foliar ( $\Psi_{II}^{100}$  y  $\Psi_{II}^0$ ), (MPa), diferencia entre ellos, módulo de elasticidad (e), volumen total (Vt) (g) y contenido relativo de humedad (CRH) (%) en la especie *Chamaedorea bartlingiana*.

<i>Diplazium hians</i>	Epoca Seca (E.S.)	Epoca Húmeda (E.H.)
$\Psi_{II}^{100}$	$-1.66 \pm 0.15$	$-0.98 \pm 0.11$
$\Psi_{II}^0$	$-1.94 \pm 0.23$	$-1.20 \pm 0.06$
$\Psi_{II}^{100} - \Psi_{II}^0$	$0.28 \pm 0.11$	$0.22 \pm 0.06$
e (elasticidad)	$0.81 \pm 0.21$	$2.05 \pm 0.79$
Vt (vol. total)	$2.282 \pm 0.86$	$3.458 \pm 0.03$
CRH <sub>ppt</sub>	$85.96 \pm 3.33$	$88.46 \pm 1.38$

**Tabla 7.** Variación estacional de los componentes del potencial hídrico foliar ( $\Psi_{II}^{100}$  y  $\Psi_{II}^0$ ) (MPa), diferencia entre ellos, módulo de elasticidad (e), volumen total (Vt) (g) y contenido relativo de humedad (CRH) (%) en la especie *Diplazium hians*.

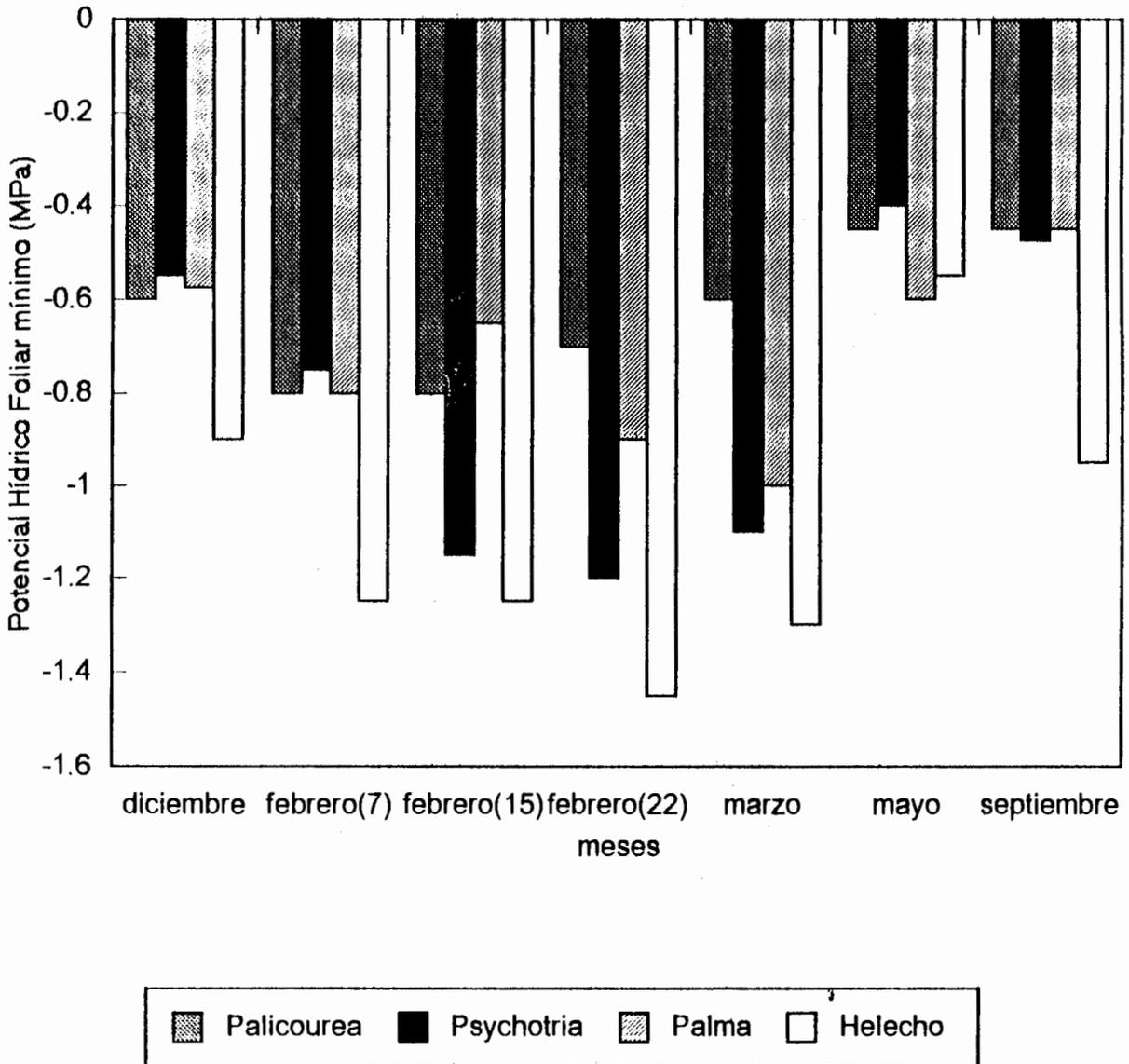


Figura 19. Variación estacional del potencial hídrico foliar mínimo en las especies estudiadas (diciembre corresponde al año 1994, el resto de los meses corresponden a 1995; (7), (15) y (22), son las fechas en las que se realizaron las mediciones durante el mes de febrero).

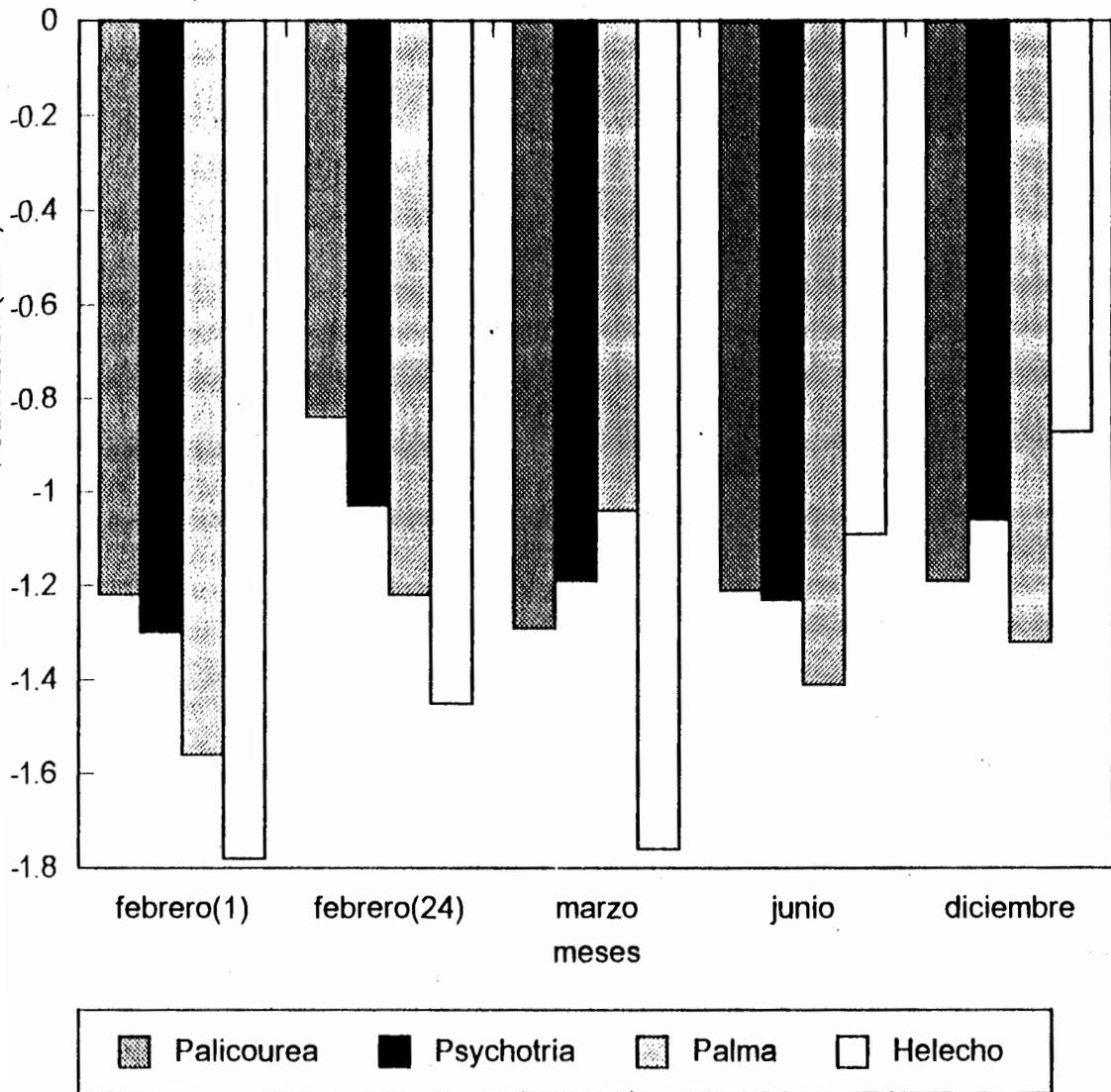


Figura 20. Variación estacional del potencial osmótico de saturación, en las especies estudiadas (todos los meses indicados corresponden al año 1995, (1) y (24) son las fechas en que se realizaron las curvas presión volumen durante el mes de febrero).

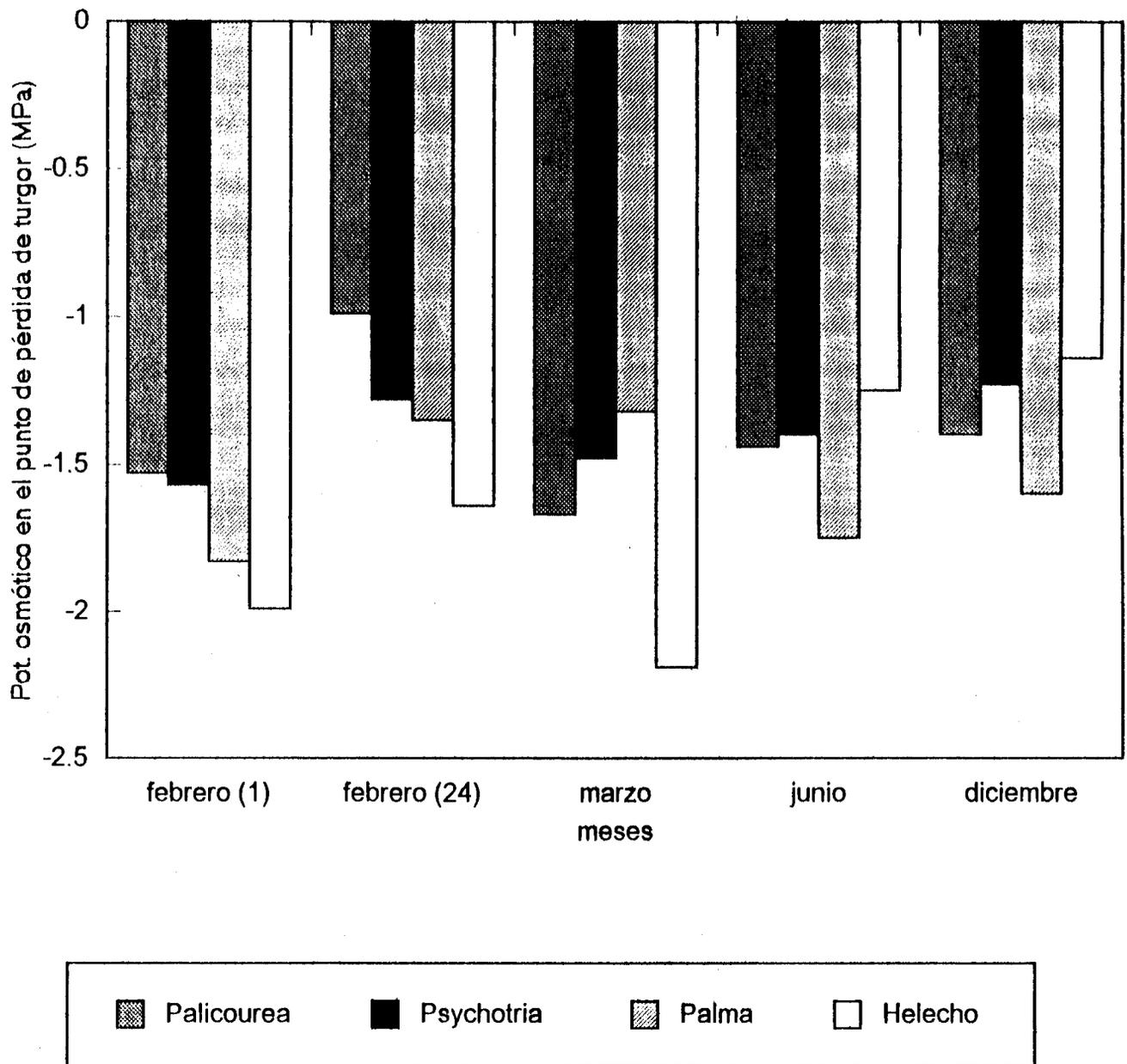


Figura 21. Variación del potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor en las especies estudiadas (todos los meses corresponden al año 1995, (1) y (24) son las fechas en las que se realizaron las mediciones durante el mes de febrero).

Los valores máximo y mínimo del  $\Psi$  disminuyeron en mayor o menor grado (más negativo en la época seca). La menor diferencia en el  $\Psi_{\min}$  fue la registrada en la palma y la mayor en el helecho y en *P. aubletiana*. Sin embargo, los valores mínimos no alcanzaron en ninguna especie el punto de pérdida de turgor. Estos resultados concuerdan con lo que sostiene García (1992), que la regulación del balance hídrico en ambas especies no estaría limitado por la disponibilidad de agua en el suelo, sino más bien por la demanda evaporativa del ambiente; además se corrobora al observar la relación  $G_s/DPV$  y  $G_s/\Psi$  en las figuras anteriores.

En las figuras 20 y 21 (y en las tablas 9, 10, 11, 12 y 13 de anexos), se observa la variación de los componentes del potencial hídrico en algunos meses del año; ellos son indicadores de la capacidad de osmorregulación de los tejidos vegetales. Según Goldstein et al. (1989) la existencia de valores más negativos en cualquiera de estos componentes durante el período de sequía, se consideran como una medida de la habilidad de la planta para ajustarse osmóticamente y por lo tanto mantener parcialmente el turgor de sus tejidos.

Los potenciales osmóticos de saturación y en el punto de pérdida de turgor no mostraron una tendencia hacia una disminución de la época húmeda a la seca en ninguna de las especies, exceptuando al helecho, en el que si se nota que los valores fueron ligeramente menores (más negativos) en los meses de febrero y marzo en comparación con los de junio y diciembre; de todas maneras hay que tener en cuenta de que se trata de datos puntuales y que marzo, y diciembre son meses de

transición. La variación fue muy poca en todas las especies; el helecho (*Diplazium hians*) y la palma (*Chamaedorea bartlingiana*) registraron los valores más negativos del potencial osmótico de saturación en las fechas de febrero (época seca), mientras que en junio y diciembre la situación fue muy pareja en todas las especies; la misma situación se presentó en el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor. Si comparamos entre épocas (tablas 4, 5, 6 y 7) observaremos que en general los valores son menores (más negativos) en la época seca, salvo en *P. aubletiana* en la que son muy similares e incluso menores en la época húmeda, lo que indica que no hay un ajuste marcado en estos componentes para esta especie. La mayor variación se registra en el helecho. Esta poca variación o relativa constancia en estos parámetros es un indicativo de que probablemente no hay deficiencias hídricas estacionales marcadas para ninguna especie, en este ambiente de selva nublada (García, 1992).

Los otros parámetros obtenidos a partir de las curvas presión-volumen, como la diferencia entre los componentes ( $\Psi_{11}^{100} - \Psi_{11}^0$ ), módulo de elasticidad, volumen total y Contenido Relativo de Humedad en el punto de pérdida de turgor, muestran también algunas variaciones. La diferencia entre los componentes ( $\Psi_{11}^{100} - \Psi_{11}^0$ ), que es la capacidad de ajuste osmótico pasivo durante la deshidratación del tejido, (Meinzer et al., 1984); presentó valores promedio anuales similares en todas las especies (entre 0.25 y 0.38 MPa), sin embargo, entre épocas, los resultados son diferentes y en algunos casos contrarios a lo esperado, es decir, se encontraron

valores más altos en la época húmeda. Esto indica también que no hay un ajuste pasivo marcado, y que además junio y diciembre no son totalmente de época húmeda sino de transición, por lo que no se pueden contrastar.

Lo mismo ocurre con el módulo de elasticidad (e). Aunque en la mayoría de los casos este parámetro es mayor en la época seca, en la palma *C. bartlingiana* y en el helecho *Diplazium hians* los valores se mantienen o son menores.

Los valores del volumen total de agua contenida en la hoja son menores en los meses de la época seca en todas las especies menos en el arbusto *P. demissa* en el que son muy similares ( $1.697 \pm 0.11$ E.S. y  $1.66 \pm 0.14$  g E.H.). Esto indica que podría existir una ligera deshidratación en los tejidos durante la época seca.

Finalmente, si observamos el contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor vemos que no hay diferencias notables entre épocas e incluso en la época seca hay valores mayores que en la húmeda como es el caso de *Palicourea demissa* y *Chamaedorea bartlingiana*.

### 3.7 - Efecto de la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) sobre la tasa fotosintética ( $\Lambda$ ).

Según Larcher (1977), la relación entre captación luminosa y fotosíntesis neta sigue una *curva de saturación*, en la cual pueden distinguirse: 1) el punto de compensación, que indica la intensidad luminosa en la cual la fotosíntesis fija una cantidad similar de  $\text{CO}_2$  liberado en la respiración. 2) el punto de saturación, que ocurre cuando el rendimiento de la fotosíntesis aumenta poco o incluso nada con un mayor incremento de la radiación, y por lo tanto la reacción está saturada en lo que a luz se refiere. En este punto la velocidad de fijación de  $\text{CO}_2$  ya no queda limitada por procesos fotoquímicos sino a través de los enzimáticos y suministros de  $\text{CO}_2$ .

Larcher (1977), propuso que las plantas de sombra respiran menos que las de sol y por ello tienen el punto de compensación a menor iluminación (entre 0.5 y 1 % de la luz diurna total). Por otro lado, Jones (1986) sostiene que plantas de sombra pueden saturarse a radiaciones menores a  $100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , lo cual representa, aproximadamente un 5% de la radiación total.

En las figuras 22 y 23 se observa que, en todas las especies y en ambas épocas, un alto porcentaje de los valores de asimilación corresponden a radiaciones muy bajas ( $5$  a  $50 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ); por otra parte, no hay grandes diferencias en las radiaciones alcanzadas entre las dos épocas. En *Palicourea demissa* las tasas máximas de fotosíntesis son de  $1.0 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (dentro de un rango de Gs

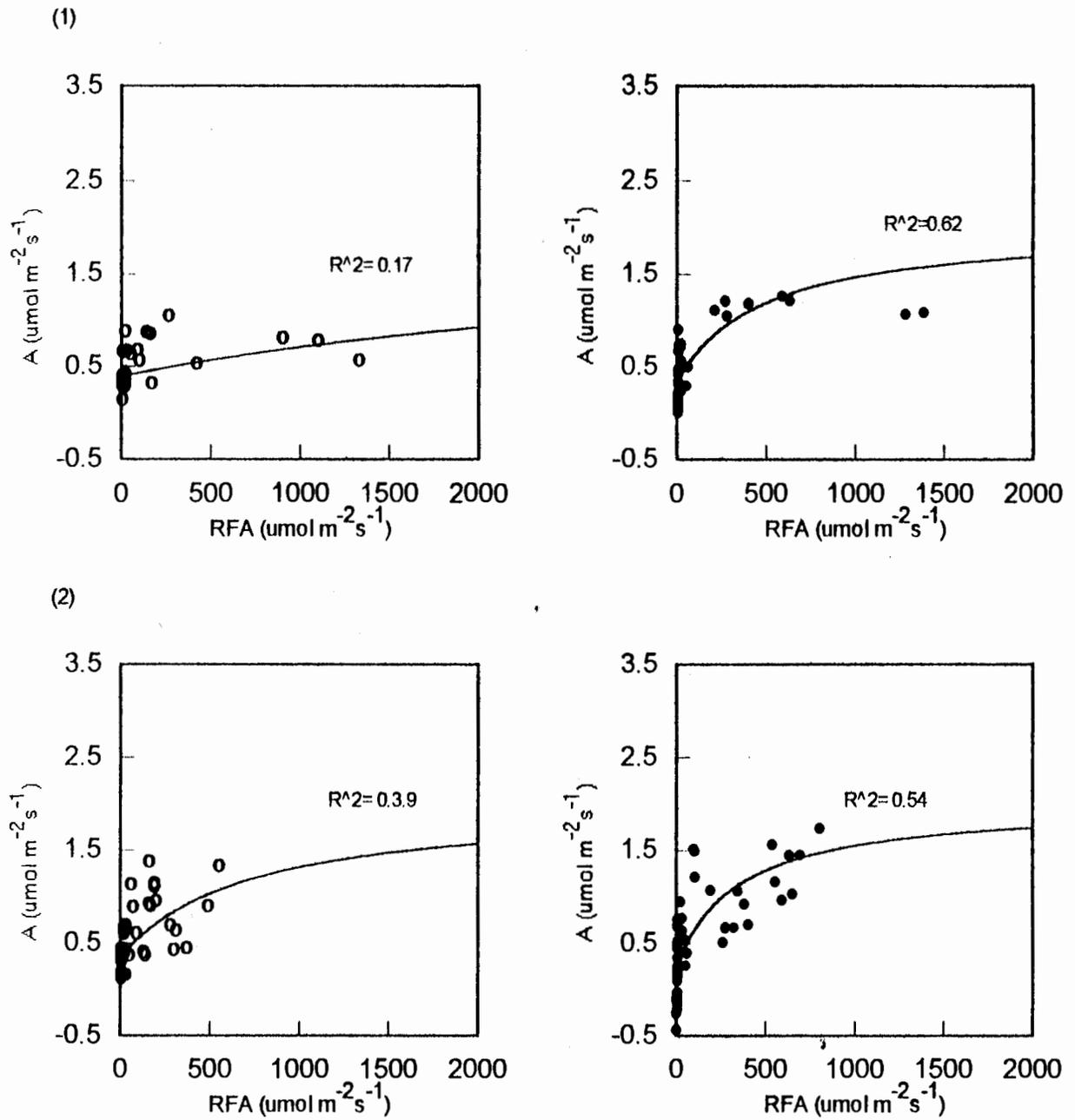


Figura 22. Relación entre asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y radiación fotosintéticamente activa (RFA), en las épocas seca (○) y húmeda (●), en las especies *Palicourea demissa* (1) y *Psychotria aubleifiana* (2). (Los valores de A corresponden a un rango de conductancia estomática entre 0.05 y 0.15 mol/m<sup>2</sup>s en la especie (1); y entre 0.04 y 0.16 mol/m<sup>2</sup>s en la especie (2).)

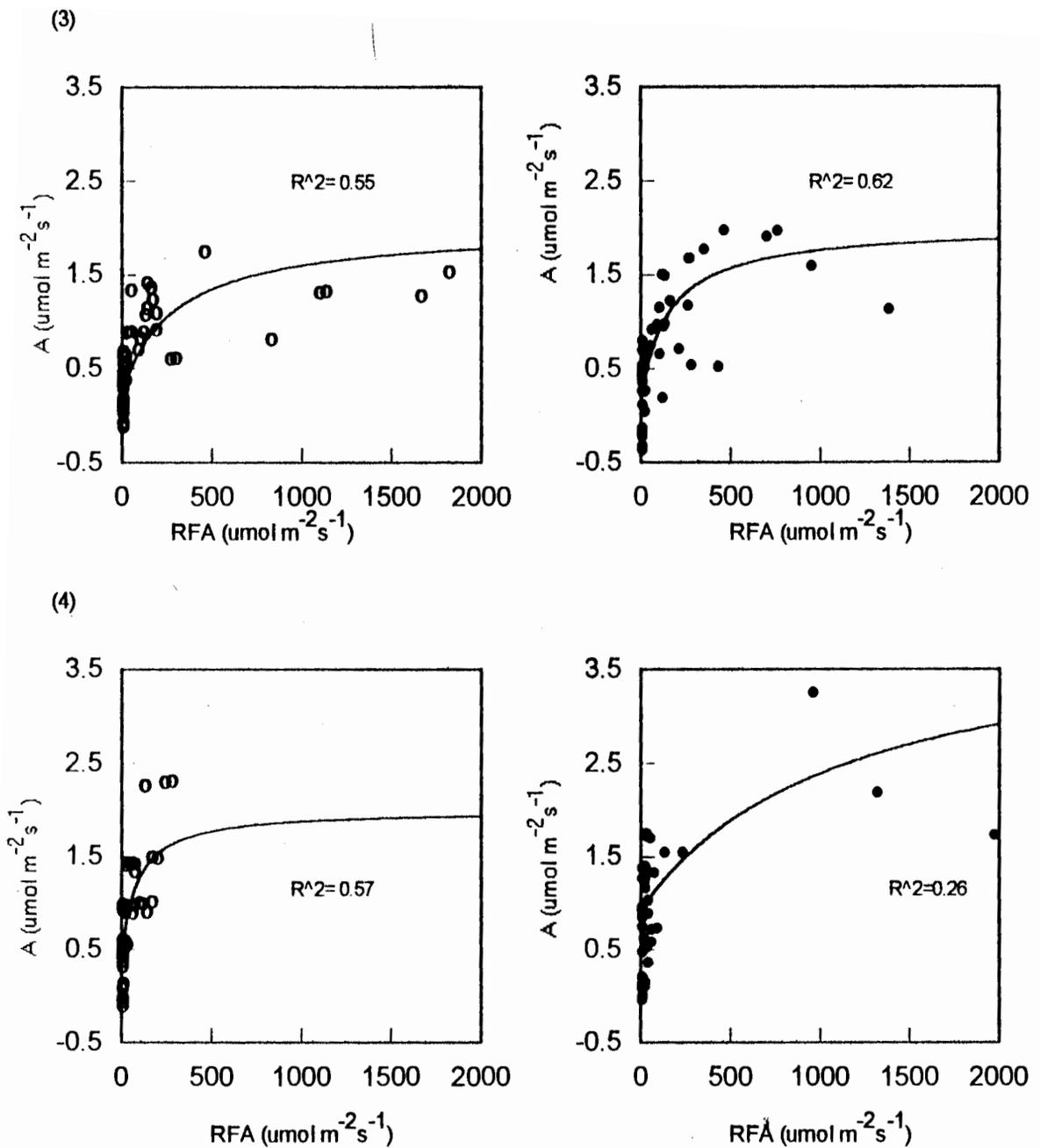


Figura 23. Relación entre asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y radiación fotosintéticamente activa (RFA), en las épocas seca (○) y húmeda (●), en las especies *Chamaedorea bartlingiana* (3) y *Diplazium hians* (4). (Los valores de A corresponden a un rango de conductancias entre 0.04 y 0.2 mol/m<sup>2</sup>s en la especie (3), y entre 0.05 y 0.6 mol/m<sup>2</sup>s en la especie (4).)

seleccionado: entre 0.05 y 0.08 en E.S y entre 0.06 y 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> en E.H. ), mientras que en la época húmeda las tasas máximas son de 1.3 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> ; el punto de saturación de luz general es de aproximadamente 250 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> ( ver también tabla 8) . Cabe mencionar que para una misma radiación, por ejemplo de 400 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> , el valor de la tasa de asimilación es menor en la época seca (≈0.5 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) comparado con el alcanzado en la húmeda (≈ 1.2 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)

En *Psychotria aubletiana* las tasas máximas de fotosíntesis en la época seca son de 1.3 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> , que corresponden al punto de saturación lumínica (≈ 380-400 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) y en la época húmeda la tasa máxima es de 1.8 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (todos estos valores dentro de un rango de conductancias entre 0.04 y 0.08 en época seca y entre 0.04 y 0.16 en época húmeda). Sin embargo, en este caso, para una misma radiación, los valores de A se mantienen en el mismo nivel en ambas épocas.

En la palma *Chamaedorea bartlingiana* los valores máximos de la tasa de asimilación son mayores que en las especies anteriores; en la época seca el valor máximo se encuentra alrededor de 1.7 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> y corresponde al punto de saturación lumínica (250-300 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); y en la época húmeda los valores máximos son de ≈ 2 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (todos los valores de A contenidos en un rango de conductancias entre 0.04 y 0.08 en E.S. y entre 0.05 y 0.2 en E.H.).

En el helecho *Diplazium hians* también se observan diferencias entre épocas; la tasa máxima de asimilación es de 2.25 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> y en la época húmeda es de

$3.27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (dentro de un rango de conductancias entre 0.1 y 0.2 en E.S. y entre 0.05 y 0.8 en E.H.); y, se nota también que para una RFA =  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  la tasa de asimilación tiene un amplio rango de valores en la época húmeda. El punto de saturación de luz es alrededor de  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

En todas las especies se encuentra una ligera disminución de la tasa de asimilación máxima en la época seca. Los puntos de compensación de luz son los mismos entre épocas en c/u de las especies ( $< 5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Finalmente se puede agregar que es evidente que las tasas de asimilación son bajas en cualquier época en comparación con plantas de sol; por ejemplo García (1992) encontró que plántulas de *Decusucarpus rospigliossi* crecidas en sombra tuvieron tasas fotosintéticas máximas de  $1.57 \pm 0.04$ , mientras que las mismas plántulas crecidas en un claro alcanzaron tasas fotosintéticas máximas de  $4.01 \pm 0.26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Es importante indicar que el comportamiento de la conductancia estomática frente a la luz, en el punto de saturación, no impone una limitación grande sino que la responsable de la baja capacidad de asimilación en dicho punto es la poca proteína soluble y poca actividad RuBP carboxilasa, que impiden una rápida asimilación en el sitio de carboxilación (García, 1992).

Especie	Pto.Comp	Pto.Satur. luz	Amáx.	Cont. de N	Cont. de Clo	Cl/N	Clo. a /b
<i>P. demissa</i>	0-5	220-250	1.30*	24.87	0.8614	0.03457	0.9215
<i>P. aubletiana</i>	0-5	380-400	1.80*	28.63	2.4147	0.08407	0.8764
<i>C. hartlingiana</i>	0-5	250-300	2.00*	27.19	4.3745	0.16080	0.9374
<i>D. hians</i>	0-5	200-220	3.55*	35.10	2.0979	0.05980	0.8594

**Tabla 8.** Algunos parámetros relacionados con la tasa de asimilación en las especies estudiadas: punto de compensación de luz (Pto. Comp.) en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , punto de saturación de luz (Pto. Satur. luz) en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , tasa máxima de asimilación (Amáx) en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , [\* = valores seleccionados a partir de la curva A/RFA en la cual los valores de A corresponden a rangos establecidos de conductancia estomática ], contenido de nitrógeno (cont. de N) en mg de N por g de muestra, contenido de clorofila (cont. de Clo.) en mg/g de peso seco, relación clorofila/nitrógeno (Cl/N), y relación clorofila a, clorofila b (Clo. a/b).

### 3.8 --Relación entre la asimilación (A) y el cociente clorofila nitrógeno (Cl/N).

Los valores máximos de la tasa fotosintética están en general entre 2.5 y  $3.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , y se encuentran relacionados con el bajo contenido de nitrógeno total por unidad de peso (tabla 8). Esto implica que al existir bajo contenido de nitrógeno existe baja cantidad de la enzima ribulosa bifosfato carboxilasa (RUBISCO) en comparación con la cantidad de dicha enzima en las plantas de sol, y se considera que el contenido más bajo de proteína soluble les confiere a las plantas de sombra un ahorro importante que no afecta su tasa de fotosíntesis a bajas intensidades de luz, pero que a su vez sugiere que es la causa por la cual las plantas

obligadas de sombra no son capaces de tener tasas altas de fotosíntesis a luz saturante (García, 1992).

Las plantas de sombra se caracterizan por tener mayor cantidad de clorofila (a+b) por unidad de peso seco que las plantas de sol. La cantidad de clorofila total por unidad de peso seco fue mayor en la palma *Chamaedorea bartlingiana* ( $4.3745 \pm 0.75$  mg/g), lo cual es, en parte, la razón por la cual presenta tasas fotosintéticas mayores que las Rubiáceas. El helecho *Diplazium hians* posee las mayores tasas fotosintéticas debido principalmente a las altas conductancias estomáticas alcanzadas en las dos épocas y a la mayor cantidad de nitrógeno en relación con las de las demás especies. Siguen en este orden *Chamaedorea bartlingiana*, *Psychotria aubletiana* y con los valores más bajos *Palicourea demissa*.

La relación clorofila/nitrógeno puede utilizarse como un índice para caracterizar las plantas de sombra (García, 1992). En el presente estudio las relaciones fueron muy bajas en relación a las encontradas por García en plántulas de árboles del sotobosque de una selva nublada (La Carbonera); sin embargo, se puede observar (en la tabla 8) que nuevamente la palma es la que presenta mayores valores, seguida por *P. aubletiana*, *Diplazium hians* y finalmente *Palicourea demissa*. La palma muestra el mayor valor de la relación clorofila a/b (0.93), la mayor cantidad de clorofila total por unidad de peso seco, y el mayor valor de la relación Cl/N, los cuales valores contribuirían a mantener la tasa fotosintética. Es importante indicar que la arquitectura del follaje también juega un papel importante en la cantidad de

radiación que puede capturar la planta y en la tasa de asimilación alcanzada; dicha arquitectura incluye tamaño, forma y orientación espacial de las hojas, ramas y tallos (Hogan, 1988); además, la estructura de la palma tiene una gran plasticidad. Entonces, al observar la arquitectura de la palma vemos que es diferente a la de las Rubiáceas: hojas más largas que anchas, orientadas en una posición más horizontal que las de las Rubiáceas, lo cual le puede ayudar a una mayor intercepción de luz (además de poseer la mayor cantidad de clorofila por unidad de peso, la mayor relación C/N, y la mayor relación clorofila a/b). Sin embargo, hay que tener en cuenta que la mayor cantidad de radiaciones altas (por encima de  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) se registraron en la palma y esto ayuda a que las tasas obtenidas sean más altas que las de las rubiáceas.

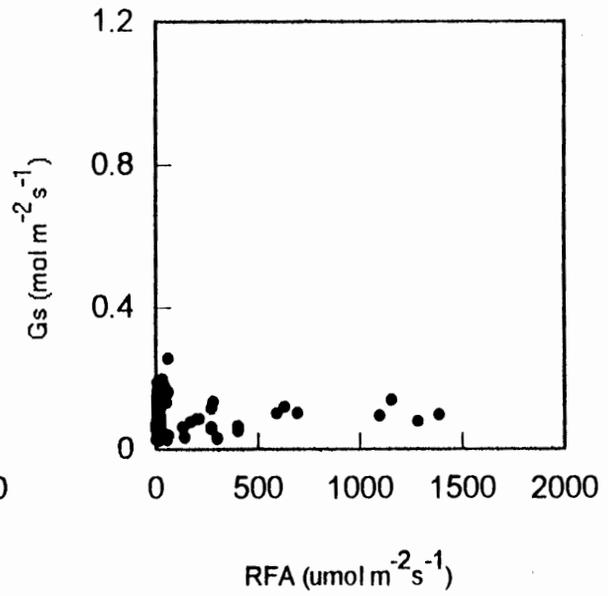
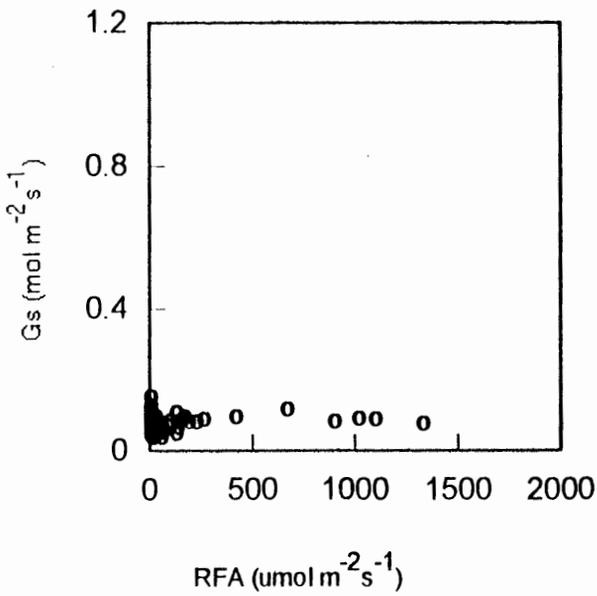
Los datos presentados en la tabla 8 se encuentran dentro del rango señalado por varios autores, entre ellos García (1992), quien encontró un contenido de nitrógeno foliar igual a 21.25 mg/g para plántulas de *Alchornea triplinervia* crecidas en la sombra y de 11.31 mg/g para la plántula de *Decuscarpus rospigliosii* también crecidas en la sombra; en cuanto al contenido de clorófila por unidad de peso de 8.31 y 9.56 mg/g para *A. triplinervia* y *D. rospigliosii* respectivamente; los valores están muy por encima de los obtenidos aquí, al igual que en la relación clorofila/nitrógeno y clorofilas a/b.

### **3.9 - Relación entre conductancia estomática ( $G_s$ ) y radiación fotosintéticamente activa (RFA).**

En las figuras 24 y 25, resalta que un rasgo obvio de la respuesta estomática a cambios en la intensidad de luz es su variabilidad. Teóricamente el comportamiento de la conductancia estomática ( $G_s$ ) frente a la RFA sigue un patrón similar al de A (asimilación), es decir, como una curva de saturación. Sin embargo, en los resultados obtenidos la situación no es la misma; se observa en todas las especies que durante la época seca los valores de conductancia estomática son muy bajos para cualquier valor de RFA. Esto podría significar que la humedad ambiental es la determinante del comportamiento de la conductancia estomática, especialmente durante la época seca.

Mooney *et al.* (1983) señalaron, en el caso de *Piper hispidum*, que los estomas responden más lentamente a distintos niveles de luz que el aparato fotosintético (el ajuste de la fotosíntesis a un cambio escalonado en la cantidad o calidad de luz está en el orden de unos pocos segundos a minutos mientras que la conductancia estomática responde mucho más lentamente, alrededor de 15 minutos). De esta forma, si se mantienen altas conductancias a bajos niveles de luz, aseguran que a medida que ésta se incrementa como resultado del amanecer o por flecos de luz, la difusión no estará severamente limitada; por ejemplo, para *P. hispidum* que no se satura con la luz difusa filtrada a través del dosel, los flecos de luz pueden incrementar drásticamente la fotosíntesis, pero solo si la conductancia ha sido pre-

(1)



(2)

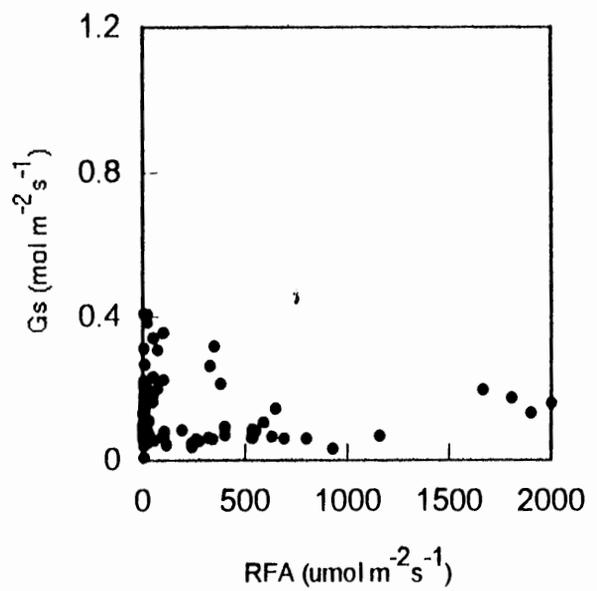
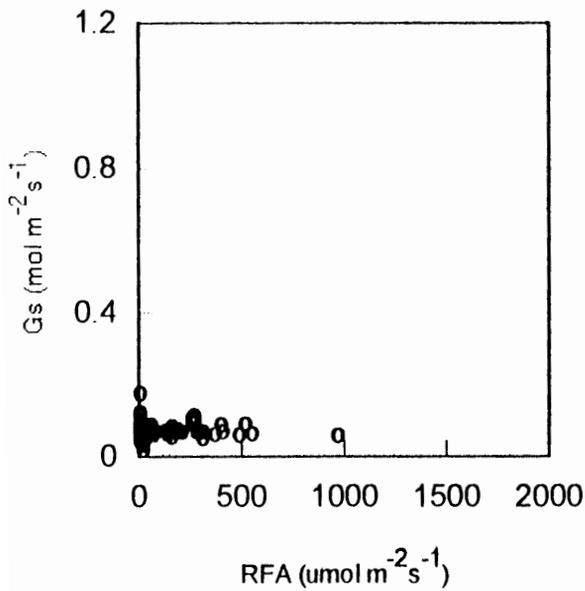


Figura 24. Relación entre conductancia estomática ( $G_s$ ) y radiación fotosintéticamente activa (RFA), en las épocas seca ( ) y húmeda ( ), en las especies *Palicourea demissa* (1) y *Psychotria aubletiana* (2).

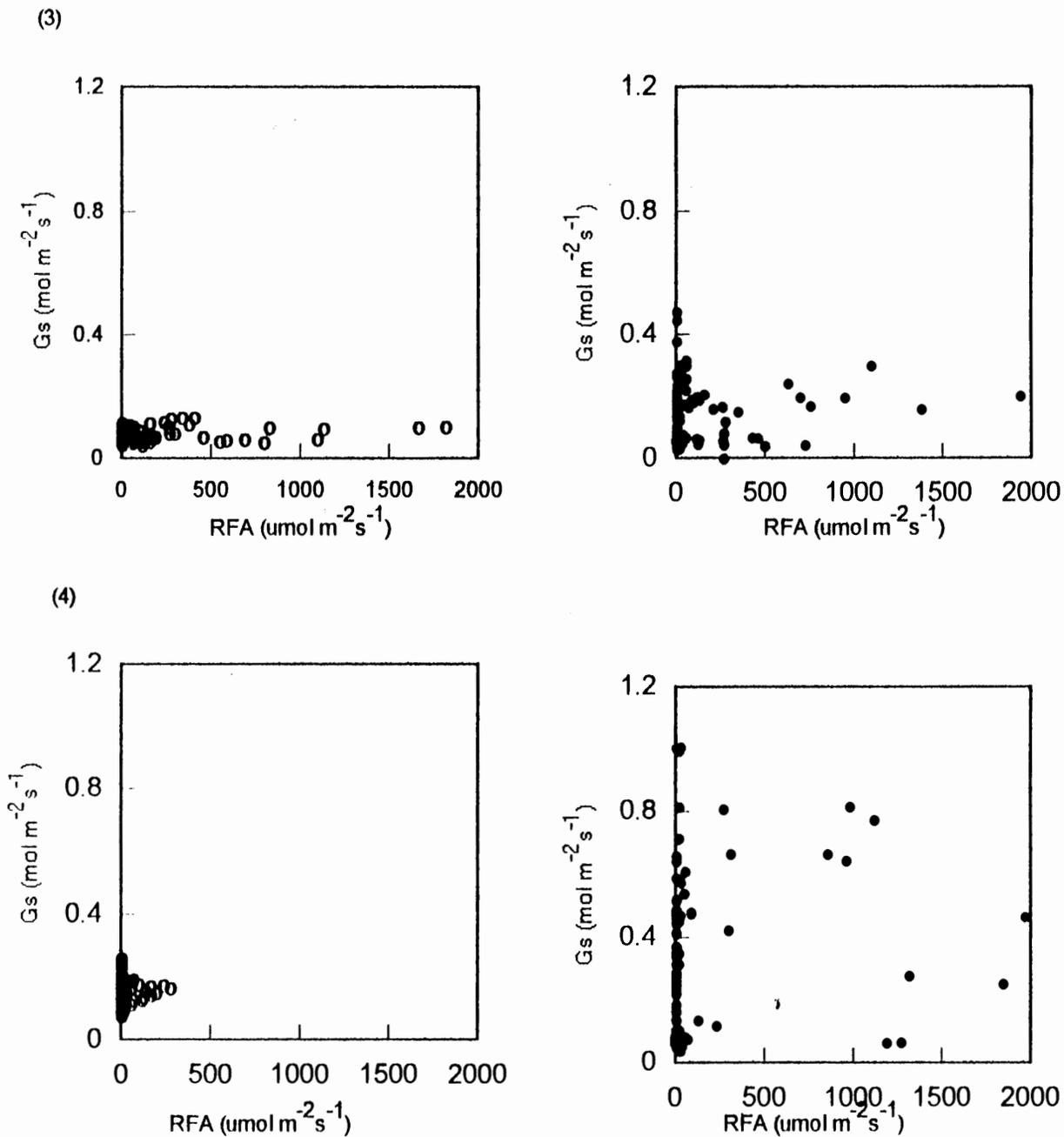


Figura 25. Relación entre conductancia estomática ( $G_s$ ) y radiación fotosintéticamente activa (RFA), en las épocas seca ( ) y húmeda ( ), en las especies *Chamaedorea bartlingiana* (3) y *Diplazium hians* (4).

establecida a un nivel apropiado para los flecos de luz. Además, encontraron que la fuerte respuesta de los estomas a la humedad actúa para conservar agua cuando la demanda evaporativa es alta, pero para maximizar la fotosíntesis cuando la demanda evaporativa es baja.

### **3.10 - Relación entre la tasa de asimilación (A) y el cociente entre las concentraciones interna y externa de Carbono (Ci/Ca).**

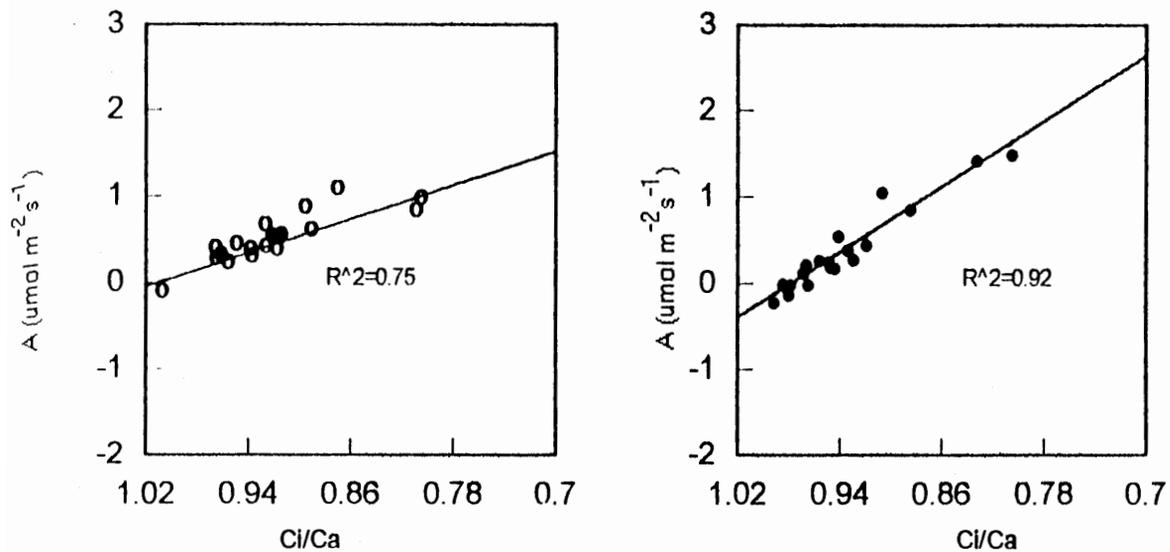
La función de los estomas es la de permitir la entrada de CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis y también limitar la salida de vapor de agua por transpiración. Este compromiso es efectivo sólo si las condiciones que favorecen una rápida asimilación de CO<sub>2</sub> tienden a aumentar la conductancia y las que favorecen una alta transpiración tienden a disminuir esta conductancia foliar, de tal manera que la relación  $dE/dA$  permanezca constante (Cowan, 1977). Por otro lado, se sostenía anteriormente que el control estomático era el único factor que influía sobre la tasa fotosintética en condiciones de estrés hídrico; pero, actualmente también se sabe que la capacidad del mesófilo para fijar CO<sub>2</sub> influye sobre la conductancia foliar (Wong et al, 1979; citado por Rada, 1993) pero esto no lo podremos saber con claridad en las especies analizadas puesto que sería necesario realizar curvas de asimilación (A)

vs concentración interna de carbono ( $C_i$ ) (curvas  $A/C_i$ ), en condiciones controladas de laboratorio, simulando las condiciones ambientales de ambas épocas.

Una forma de observar el comportamiento de la capacidad del mesófilo, aunque sea a partir de datos obtenidos en condiciones de campo no controladas, es a través de las variaciones del cociente entre las concentraciones interna y externa de carbono ( $C_i/C_a$ ) y su relación con la tasa de asimilación. En nuestros resultados se destaca que en todas las especies la diferencia entre el máximo y el mínimo valor de  $C_i/C_a$  oscila entre 0.07 y 0.12, (0.97 valor máximo y 0.83 valor mínimo en general), lo que indica que no hay mucha variación, pero que existe una leve tendencia a la disminución entre los valores de noviembre y diciembre de 1994 y los de febrero y marzo de 1995 (figuras 26 y 27). Además, se observa que son valores altos, lo cual indica una rápida inducción fotosintética por parte de los flecos de luz, (Mulkey et al. 1991). La concentración de  $CO_2$  intercelular es un parámetro fisiológico, que relaciona la respuesta del estoma frente a la luz con la inducción de cambios en la tasa fotosintética (Cowan, 1977); en este sentido, si observamos la concentración interna de  $CO_2$  a lo largo de la estacionalidad hídrica en las especies estudiadas, vemos que se mantiene relativamente constante, por lo que es de esperarse que no se induzcan cambios en la tasa de asimilación.

La correlación lineal es muy alta en todos los casos y en ambas épocas; mientras mayor es el valor de  $A$  la relación  $C_i/C_a$  es menor y esto se observa más claramente durante la época húmeda (Figuras 26 y 27). Entonces, si durante la época

(1)



(2)

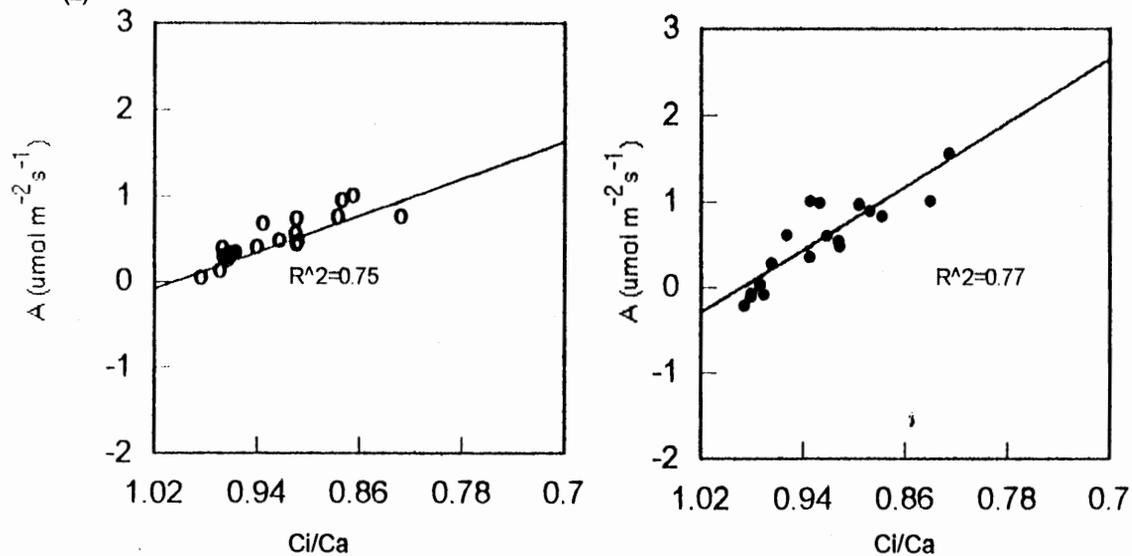
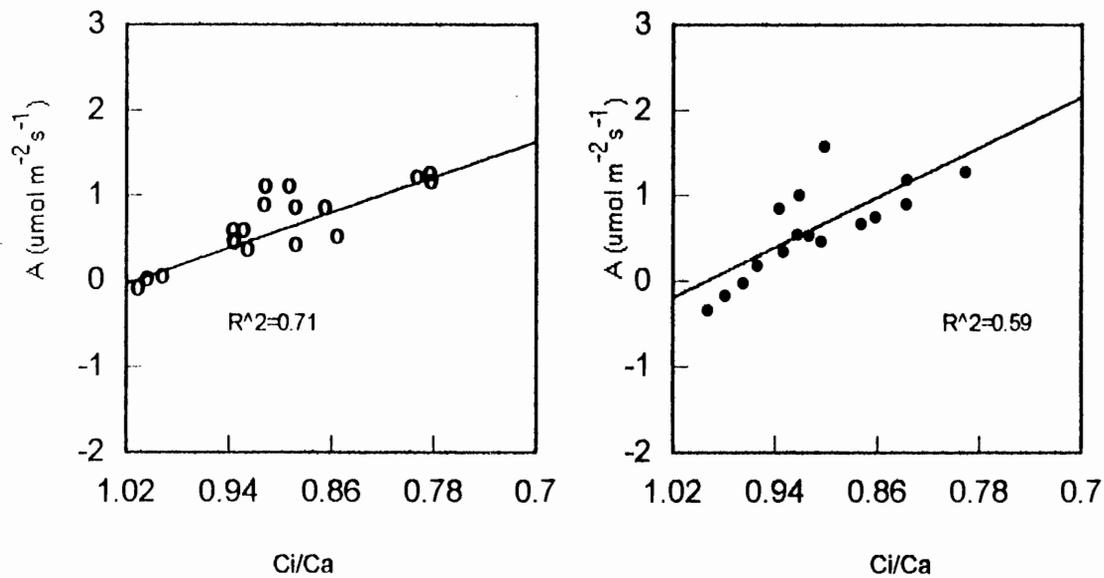


Figura 26. Relación entre asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y el cociente Ci/Ca, en las épocas seca (○) y húmeda (●), en las especies *Palicourea demissa* (1) y *Psychotria aubleifiana* (2).

(3)



(4)

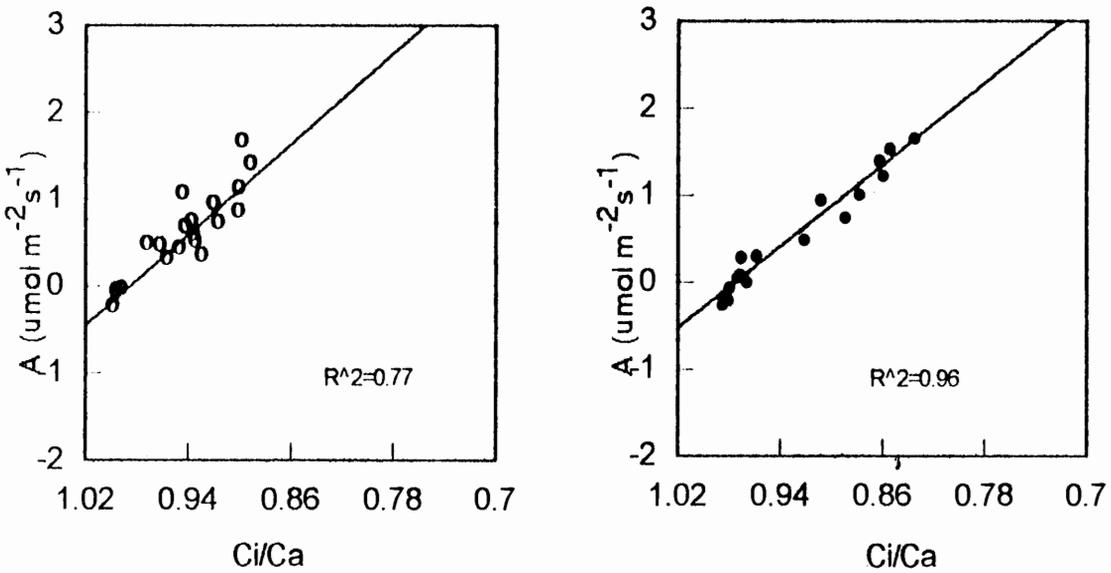


Figura 27. Relación entre asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y el cociente Ci/Ca, en las épocas seca (○) y húmeda (●), en las especies *Chamaedorea bartlingiana* (3) y *Diplazium hians* (4).

seca los valores de  $C_i/C_a$  son mayores quiere decir que también existe una ligera limitación en el mesófilo durante este período seco, pero que, sin embargo, no es extremo, ya que los valores de este cociente siguen siendo altos. Además, Boardman (1977) citado en Björkman, (1982) señala que la resistencia del mesófilo al movimiento de  $CO_2$  entre la pared celular del mesófilo y sitio de carboxilación en el cloroplasto es mayor en plantas de sombra que en plantas de sol.

#### 4.- Discusión

##### Respuesta estomática al DPV.

Cuando consideramos la asimilación de carbono y las relaciones hídricas de las plantas desde un punto de vista ecológico, resalta el hecho de que el problema más crucial que éstas enfrentan es el de minimizar las pérdidas de agua y la de asimilar suficiente carbono para el crecimiento, el cual es esencial para la sobrevivencia (Lange *et al.*, 1982). Este problema se puede canalizar a través de la respuesta estomática, ya que es en los estomas donde se realiza principalmente el intercambio gaseoso.

Se encontró una alta relación entre la conductancia estomática y la humedad ambiental. Todas las especies mostraron una variación proporcional en la época húmeda y una conductancia mínima para un amplio rango de valores de DPV en la época seca. La relación más alta fue encontrada en el arbusto *Palicourea demissa* y la menor en el helecho *Diplazium hians*; ésto es razonable puesto que la mayor altura del arbusto con respecto a las demás especies, su menor plasticidad y mayor resistencia en la conductividad hidráulica pueden hacer que una mayor regulación de la pérdida de agua se realice aumentando la sensibilidad de los estomas a las condiciones más extremas de humedad y temperatura del aire reflejadas en el aumento del DPV; mientras que en el helecho, al tener un menor control estomático,

la conductancia estaría regulada más equitativamente tanto por el DPV como por el estado hídrico de la planta y de la hoja específicamente.

La respuesta de la conductancia foliar a la humedad está presente en muchas especies con adaptaciones contrastantes, incluyendo, como en este caso, especies de hábitats húmedos; Schulze (1982) señaló que cuando los estomas de las plantas tienen altas conductancias máximas, ellos son más sensibles, tal y como puede ocurrir en este caso.

Este comportamiento también se puede observar en los cursos diarios en los que hay un cierre estomático parcial cuando el DPV es alto, por lo general en horas del mediodía, especialmente en el caso de la palma *Chamaedorea bartlingiana* y en menor grado en el subfrútice y en el arbusto.

García (1992) encontró el mismo comportamiento (regulación estomática controlada por el DPV) en plántulas de dos árboles de selva nublada y señala que Schulze (1986) observó cierre estomático, inclusive independientemente del estado hídrico del mesófilo, como aparentemente ocurre, desde el punto de vista estacional, en el caso del arbusto y de la palma estudiadas aquí. También, Mooney *et al.* (1983), en un trabajo realizado con arbustos del trópico húmedo, *Piper hispidum*, concluyeron que la fuerte respuesta de los estomas a la humedad ocurre cuando la demanda evaporativa es alta y para maximizar la fotosíntesis cuando la demanda es baja; incluso, afirman que los efectos de la humedad sobre la conductancia fueron mucho mayores en relación a los encontrados por los efectos de la luz, ya que, en la

oscuridad y a una humedad de 95% la conductancia obtenida fue mayor que la que se obtuvo con saturación de luz y a una humedad de 85%. Durante períodos de baja humedad, la respuesta a tal condición limita la fotosíntesis pero tiende a disminuir el estrés hídrico. Sin embargo, en *Piper hispidum*, que no está, por lo general, expuesto a baja humedad, la respuesta estomática, que limita el estrés hídrico, puede ser muy importante (Mooney *et al.* 1983). En nuestro caso la respuesta no es de tanta magnitud como en el caso de *P. hispidum*; de todos modos, la respuesta “feedforward”, es decir, la respuesta directa de los estomas a los cambios en la humedad ambiental es la predominante, posiblemente evita la salida excesiva de vapor de agua y de esta manera evita también grandes caídas del  $\Psi$ .

En este contexto, algunos autores (Mooney *et al.*, 1983; Schulze, 1986, Mulkey *et al.*, 1991) han señalado que los estomas de especies del sotobosque tropical pueden responder especialmente a variaciones en la humedad ambiental, y sostienen la hipótesis de que la variación diurna de  $G_s$  está, mayormente, bajo control de la humedad del ambiente durante la estación húmeda y principios de la seca, mientras que la sequía del suelo a largo plazo es lo que ocasiona una disminución progresiva de la máxima  $G_s$  diurna.

Hall, *et al.* (1976), citado por Schulze (1982) sostiene que la respuesta estomática a la humedad puede reflejar un mecanismo que previene tasas extremas de pérdidas de agua y de déficit hídricos extremos cuando las plantas están sujetas a altas demandas evaporativas.

Es importante señalar que aunque se trata de especies diferentes, los valores de conductancia, obtenidos, se encuentran dentro del rango de conductancias estomáticas observadas, por otros autores, en selva nublada en las dos épocas. Rada y Jaimez (1992), encontraron  $G_s$  de  $0.125 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en época húmeda y menores que  $0.05 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en época seca en la forma terrestre de *Anthurium bredemeyeri*; García (1992), encontró en plántulas de árboles de *Decuscarpus rospligiosii* y *Alchornea triplinervia* conductancias altas, entre  $0.1$  y  $0.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  tanto en cursos correspondientes a época seca como a la húmeda.

Oberbauer *et al.* (1987) encontraron en *Pentaclethra maculosa*, a nivel del sotobosque en la selva lluviosa tropical de Costa Rica, que las conductancias estomáticas durante el pico de la época seca fueron significativamente reducidas comparadas con las de la época húmeda ( $1.2 \text{ mm s}^{-1}$  en época seca vs una media de  $2.2 \text{ mm s}^{-1}$  en época húmeda, aunque esto se lo atribuyen a los  $\Psi$  más bajos de la época seca mas que al DPV). Mulkey *et al.* (1991) en *Psychotria limonensis* (Rubiaceae) registraron conductancias dentro del rango de las obtenidas aquí para las dos rubiáceas estudiadas (entre  $0.01$  y  $0.05 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en plantas soportando sequía y entre  $0.1$  y  $0.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en plantas que fueron regadas en este mismo período).

El comportamiento de la transpiración, es el más contundente y previsible de todos los de las demás variables. Además, la relación obtenida entre ésta y  $G_s$  es la más alta de todas (con  $R^2$  en el orden de  $0.9$ ), en especial durante la época húmeda,

lo cual indica que la pérdida de agua por transpiración está en función directa de la conductancia estomática a la difusión gaseosa y al DPV entre hoja y aire. Se observa también que en la época seca, al existir conductancias muy bajas la transpiración se reduce en un alto porcentaje, 61.29% en *C.bartlingiana*, 42.33% en *Diplazium hians*, 41.33% en *Palicourea demissa* y 34.62 % en *P. aubletiana*. Llama la atención el alto porcentaje de reducción de la tasa de transpiración (E) obtenido en el helecho; posiblemente la menor temperatura registrada en la época seca, producto de la menor radiación que recibió esta especie en particular, haya influido sobre la transpiración, junto con el efecto de la menor cantidad de humedad en el ambiente y las condiciones hídricas de la planta. Por otra parte, también fué ésta especie la que presentó los valores más altos en las dos épocas, posiblemente por tener un control estomático menos riguroso en comparación con el de las demás especies. Los valores más bajos se registraron tanto en *Palicourea demissa* como *Chamaedorea bartlingiana*; la primera, por ser un arbusto, puede presentar mayor resistencia hidráulica en el sistema de conducción y por tanto ocasionar conductancias menores que a su vez originan bajos valores de transpiración (tanto en época seca como en época húmeda); y la segunda por tener estomas de gran sensibilidad a los cambios en la humedad y temperatura del aire. En el subfrútice la disminución de la humedad del ambiente no se refleja claramente en los valores de transpiración (E) en época seca, a pesar de que su Gs disminuye en aproximadamente un 50%; esto indica que tal vez el estado hídrico de la planta también influya en la regulación de

la transpiración (a pesar de que también refleje alta relación entre E y Gs). De acuerdo con el modelo teórico del control estomático propuesto por Cowan y Farquhar (1977) (citado por Pearcy *et al.*, 1987, Rada, 1993), el estoma puede minimizar la transpiración diaria para una determinada ganancia de carbono diaria. En otras palabras, si una cierta cantidad de agua puede ser para la transpiración, el estoma debería actuar para maximizar la fotosíntesis (Cowan y Farquhar, 1977, citado por Pearcy *et al.*, 1987). Todo esto pone en evidencia que la respuesta estomática a la humedad y a la temperatura puede maximizar la eficiencia diaria en el uso de agua como describieron Cowan y Farquhar (1977) en su hipótesis de optimización (Schulze y Hall, 1982).

Por otra parte, Farquhar y Sharkey (1982) señalaron que la reducción en la conductancia estomática (independientemente de su causa) no es el factor principal en la reducción de A. En nuestro caso, durante la época seca, las conductancias estomáticas son muy pequeñas y podría ocasionar una leve limitación en la tasa de asimilación, marginal y pequeña en el caso de la palma y el arbusto, y un poco mayor en el sufrútice y en el helecho.

### Eficiencia de Uso de Agua

Durante la época seca hay un aumento en la eficiencia de uso de agua, principalmente por la reducción sustancial de E, y la misma tendencia se observó en

la eficiencia intrínseca de uso de agua (EIUA). La palma por tener un ajuste más severo en la conductancia presenta los mayores valores tanto en A/E (EUA) como en A/Gs (EIUA). Las rubiáceas tienen valores muy similares entre sí; sin embargo, el arbusto tiene un valor de una unidad mayor que el sufrútice en la relación A/Gs en la época seca, y el aumento de época húmeda a seca en EUA y EIUA en las dos especies es de la misma proporción. En el helecho los valores son mucho menores con respecto a los de las demás especies, y además el aumento durante la época seca es de menor proporción ( a pesar de tener las mayores tasas de transpiración). Hay que tener en cuenta que estos valores se encuentran también relacionados con la disminución (y variación) de la temperatura en forma directa, es decir, que junto con la disminución de la humedad son los responsables del aumento en estas relaciones. Este aumento indica que la reducción en la asimilación no es en la misma proporción. Estos resultados apoyan la hipótesis de que las plantas son capaces de tener un cercano control de la conductancia estomática que les permite alcanzar una máxima eficiencia en el uso de agua bajo un rango de condiciones, encontradas normalmente en sus respectivos ambientes naturales, mientras al mismo tiempo tratan de mantener una tasa fotosintética relativamente alta (Cowan, 1977).

#### Respuesta estomática a cambios en el potencial hídrico.

A pesar de que en el estudio de las relaciones hídricas de las plantas el comportamiento del estoma es el mecanismo principal, el estado hídrico reflejado en

su potencial y los componentes de éste también son indicadores de cómo son las relaciones, cómo se regula el proceso de intercambio de gases (incluso cómo es la interacción entre conductancia estomática y potencial hídrico) y cuál es su relación con la disponibilidad de agua en el suelo.

Jones (1986), Cowan (1977), Farquhar & Sharkey (1986) (entre otros), señalaron que los estomas son sensibles al estado hídrico de la hoja, tendiendo a cerrarse cuando disminuye el  $\Psi$ . Sin embargo, frente a un estrés hídrico, aunque existe una relación lineal entre las variables, el cierre estomático ocurre sobre un amplio rango de  $\Psi$ , es decir, hay una tendencia al cierre estomático desde valores tan bajos como los encontrados en la época húmeda (-0.3 MPa), manteniéndose invariable incluso al disminuir aún más el  $\Psi$ , para evitar que los estomas se vean afectados por el estrés hídrico; y esto se puso en evidencia en los resultados obtenidos, particularmente en las Rubiáceas, en las cuales las conductancias estomáticas menores a  $0.1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  se registraron desde  $\Psi = -0.3 \text{ MPa}$  hasta valores de -1.2 MPa.

Los cursos de potencial hídrico foliar realizados durante varios meses del año, que abarcan la estacionalidad hídrica del ecosistema en el que se realizó el estudio, mostraron que aunque existen variaciones, éstas no son de gran magnitud. Esto indica que no sólo disminuye la humedad del ambiente sino que la disponibilidad de agua también está restringida, aunque en un grado muy leve; y en algunos casos

como en el helecho y en el subfrútice reflejan distintas estrategias de control del balance hídrico.

Al parecer los potenciales hídricos, aunque disminuyeron, no llegaron a un valor umbral que originara una caída brusca en las tasas de asimilación. Comparando promedios de épocas (tabla 3), los menores potenciales hídricos (más negativos) fueron registrados en el helecho; puede decirse, entonces, que al no tener un control estomático riguroso, la planta ajusta su potencial, haciéndolo más negativo, lo cual aumenta la capacidad de extracción de agua del suelo. Los valores más altos (menos negativos) fueron registrados en el arbusto, seguidos muy de cerca por los de la palma y los del subfrútice; y en último lugar por los del helecho. Esto podría ser explicado basándonos en su anatomía y origen. El arbusto, por ser una planta semileñosa debe tener un sistema conductor bien desarrollado así como también un sistema radical más de mayor volumen y con mayor área de cobertura del suelo, que le permita una mayor capacidad para la obtención de agua en comparación con las demás especies. En el caso de la palma, el cierre estomático riguroso impide que los potenciales hídricos alcancen valores muy bajos, mientras que en el subfrútice y en el helecho la menor disponibilidad de agua en el suelo no puede ser evadida y por tanto deben tolerarla; lo cual quiere decir que deben ajustar más el potencial hídrico y sus componentes.

## Variaciones estacionales de los componentes del potencial hídrico.

Observando, la variación entre épocas del potencial osmótico en el punto de saturación y en el punto de pérdida de turgor, se nota que la variación es poca o nula en el arbusto y en la palma, solamente se observa un ajuste marcado en el helecho y muy levemente en el subfrútice. Esto significa que una leve disminución del potencial hídrico, permite una aclimatación a la sequía y que los potenciales de las plantas nunca llegan al punto de pérdida de turgor. También pone en evidencia que el arbusto y la palma, al evadir el déficit hídrico, no presentan una gran osmorregulación, mientras que el subfrútice y el helecho toleran la disminución de agua en el suelo y la mayor demanda evaporativa a través de una mayor osmorregulación. Lo mismo sucede con el módulo de elasticidad y el CRH (contenido relativo de humedad) en el punto de pérdida de turgor.

Los valores de potencial hídrico y de potencial osmótico tanto en el punto de saturación como en el de pérdida de turgor se encuentran dentro del rango de los registrados para especies de ambientes considerados “húmedos”. Mulkey *et al* (1991), registraron potenciales hídricos en el punto de pérdida de turgor de -1.49 MPa en plantas, bajo condiciones de sequía, del arbusto *Psychotria limonensis*, y de -1.32 MPa en plantas que fueron regadas durante el período de sequía. García (1992) encontró valores mayores de potenciales hídricos en plántulas de *Alchornea triplinervia* y *Decuscarpus rospigliosii* (entre 0.17 y 0.42 MPa en época húmeda y

entre 0.17 y 0.56 en época seca para la primera; y entre 0.23 y 0.53 en época seca y entre 0.23 y 0.89 MPa en época húmeda para la segunda), también, obtuvo potenciales osmóticos en el punto de saturación y en el de pérdida de turgor similares entre épocas y entre las dos especies, y más altos (menos negativos) que los obtenidos en nuestro caso. Wright (1991), registró potenciales hídricos a mediodía en diferentes especies del bosque lluvioso de la isla de Barro Colorado en Panamá, tanto en plantas soportando la época seca como en plantas que fueron regadas durante dicho período, y los resultados fueron los siguientes: en el género *Piper*, el  $\Psi$  en las plantas control fue de -1.1 MPa, mientras que en las plantas con riego el  $\Psi$  fue de -0.57 MPa; y en las plantas del género *Psychotria* se obtuvieron  $\Psi$  en un rango de -1.09 a -2.27 MPa en las plantas control y un rango de -0.46 hasta -1.07 MPa en plantas regadas (y a excepción de este último valor registrado, todos los demás estuvieron por debajo de -1.0 MPa).

Wright *et al.* (1992), en 5 arbustos del género *Psychotria* (Rubiaceae), encontraron que el potencial hídrico disminuyó entre febrero y abril (mediados y fin de época seca), pero el potencial de turgor no cambió. Esta reducción puede ser causada por diferencias estacionales en el déficit de saturación de aire que persiste a pesar de la irrigación. En el potencial osmótico de saturación los valores fueron entre -1.05 y -1.55 MPa en las plantas control; y entre -1.01 y -1.3 MPa en plantas regadas (agrupando las 5 especies). El potencial osmótico en el

punto de pérdida de turgor se encontró en el rango de valores registrados entre -1.1 y -1.7 MPa en las plantas control y entre -1.1 y -1.5 MPa en plantas regadas.

En general, el cierre estomático, originado por cambios en el DPV, determina que el arbusto y la palma no necesiten de un ajuste, del potencial hídrico y de sus componentes, tan severo como en el caso del subfrútice y del helecho (particularmente en el caso de la palma en que el mayor cierre estomático durante la época seca hace que se eviten grandes caídas en el  $\Psi$ ). El subfrútice y el helecho son entonces más tolerantes a la disminución de precipitación y humedad ambiental, tal vez por una adaptación genética que se refleja a través de la disminución del potencial hídrico y de sus componentes.

#### Respuesta Fotosintética.

Aunque a lo largo del trabajo se ha hecho mucho énfasis en el comportamiento del estoma frente a cambios en el DPV y  $\Psi$ , la respuesta fotosintética y del estoma específicamente, a las condiciones de luz son igualmente importantes. Debido a que tales condiciones de luz en el campo son muy variables y la cantidad de radiación (RFA) es impredecible y muy baja en la mayoría de los casos, los resultados obtenidos no permiten presentar conclusiones claras. Por una parte es importante indicar que las RFA registradas a lo largo de los meses en que se realizó el estudio no tienen un patrón, es decir, no hubo mayores

radiaciones en promedio durante el mes de febrero en comparación con marzo, mayo, noviembre y diciembre (tal como se señaló en la introducción), sino que los flecos de luz son los determinantes en las condiciones lumínicas del sotobosque en cualquier mes del año. Y, por otra parte, también resalta el hecho de que un alto porcentaje de las radiaciones registradas son de  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en todos los cursos diarios realizados, lo cual es característico de un ambiente de sombra.

Tomando en cuenta las previsiones hechas anteriormente, se puede notar, que las curvas de asimilación/radiación (A/RFA) indican que todas las especies están adaptadas a las condiciones de baja luminosidad puesto que para una RFA de  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  existe un amplio rango de valores de A y de Gs, que alcanzan inclusive valores de  $0.7-0.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de tasas de asimilación, y que van desde bajas a altas Gs. Los puntos de compensación de luz están por debajo de  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En general, los valores de la tasa de asimilación son bastante bajos, típicos de plantas de sombra, y se encuentran dentro del rango registrado por otros autores en especies del mismo género de las estudiadas aquí. Mulkey *et al.* (1991) investigaron las respuestas fisiológicas de *Psychotria limonensis* (un arbusto de la familia Rubiaceae) y encontraron que las tasas de fotosíntesis neta, en la época seca, se encontraban alrededor de  $0.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a lo largo del día, tanto para las plantas en condiciones normales como en plantas que se regaron durante todo el período seco. Hogan (1988), encontró para dos especies de palmas de la selva lluviosa tropical de la isla de Barro Colorado en Panamá tasas fotosintéticas máximas, en la sombra, de

1.16 y 1.61  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para *Socratea durissima* (Oerst.) H. Wendl. y *Scheelea zonenzis* Baley respectivamente.

En condiciones de alta humedad, la respuesta de A al flujo de radiación se observa mas claramente, lo cual podría indicar que el ajuste estomático en relación a la cantidad de luz es más directo, mientras que en la época seca el ajuste estomático está más influenciado por la humedad. Si tomamos como base de discusión las curvas de A/RFA obtenidas en este trabajo, podría decirse que a pesar de que existe una variabilidad amplia en la cantidad de RFA debido a los flecos de luz durante la época de menor humedad ambiental, el punto de saturación de luz es ligeramente menor, lo cual podría significar una medida de adaptación para evitar fotoinhibición (ya que no hay una buena disponibilidad de agua). En el subfrútice *Psychotria aubletiana* se registró el mayor punto de saturación; esto concuerda con lo anteriormente dicho de que ésta planta junto con el helecho son más tolerantes a las variaciones en las condiciones ambientales que el arbusto y la palma.

Como se mencionó en los resultados la palma registró un mayor porcentaje de tasas altas de asimilación; la mayor relación C/N y la mayor cantidad de clorofila por unidad de peso seco hacen que esté mejor adaptada a la sombra. En el caso del helecho cuyas tasas de asimilación también fueron altas (en comparación con las otras especies) la razón puede tener base en el mayor contenido de nitrógeno que le sirve para la rápida asimilación frente a la aparición de un fleco de luz. En las rubiáceas se registraron valores más bajos, por lo general, que en las dos anteriores

(sobre todo durante la época seca); la causa, como ya se mencionó anteriormente, puede ser la menor cantidad de clorofila y nitrógeno que poseen estas plantas. Además, como mencionan Pearcy *et al.* (1987) y Hogan (1988), la arquitectura juega un rol importante en la determinación de cuánta luz es interceptada por una hoja cualquiera y por lo tanto de su tasa fotosintética; nuestros resultados muestran que las plantas que recibieron o que interceptaron mayor cantidad de RFA son la palma y el helecho (ver anexos), y esto podría tener relación con una mayor plasticidad de estas especies y con su particular morfología. Durante las horas del mediodía ocurrieron la mayoría de los flecos de luz responsables de las tasas de A más altas, y se encuentran dentro del rango de valores encontrados en especies de sombra, aunque la tendencia es a valores muy bajos.

La incertidumbre que se plantea ahora, es saber en qué medida la disminución en la conductancia estomática afecta a la tasa de asimilación y si existe o no una limitación en el mesófilo a tal asimilación, durante el período de menor humedad en el ambiente.

Para comenzar a dilucidar esta pregunta es conveniente señalar algunas conclusiones en relación con este punto; por ejemplo, Björkman (1982), citando un trabajo de Björkman *et al.* (1972), señaló que aunque la conductancia estomática fue, por lo general, más baja en plantas C<sub>3</sub> de sombra que la encontrada en plantas C<sub>3</sub> de sol, dicha conductancia impuso solamente una pequeña limitación en la fotosíntesis. También, Björkman (1982) citó a Wong (1979), quien sostuvo que los

ajustes en la apertura estomática y en la frecuencia de estomas en la hoja tienden a mantener relativamente constante la presión intercelular de  $\text{CO}_2$  (lo cual se observa en los resultados obtenidos). Asimismo, von Caemmerer & Farquhar (1981) señalaron que cualquier cambio en la tasa de asimilación neta refleja cambios tanto en la conductancia estomática como en la capacidad del mesófilo; por lo tanto, en nuestro caso podría suceder dicho fenómeno, y no podemos saber, utilizando solamente la metodología y los datos obtenidos aquí, cuál es el que más influye en la disminución de la tasa de asimilación durante la época seca.

Aunque se observó que las condiciones ambientales crean un cierto déficit hídrico en el ecosistema, reflejado por la disminución en la humedad del aire durante la época de menor precipitación, los resultados muestran que las tasas de asimilación, en la mayoría de los casos, disminuyeron en respuesta a una disminución en la cantidad de RFA. Sin embargo, si observamos con detenimiento las tablas 1-8 en los anexos, en las que se describen promedios de cursos diarios, vemos que hay ocasiones en que la tasa de asimilación es menor cuando la humedad también lo es, a pesar de una mayor radiación (en todas las especies). De todas formas, hay que tener en cuenta que al no existir control en las demás variables (temperatura, potencial hídrico del sustrato, disponibilidad de nutrientes, etc.) no se puede atribuir esta disminución de manera contundente a la disminución en  $G_s$  y en el potencial hídrico foliar en el caso del subfrútice y del helecho. De todas maneras, hay que señalar que no hay una limitación severa de la asimilación causada por el

mayor cierre estomático durante la época seca, es decir, la tasa de asimilación es afectada pero sólo marginalmente, puesto que la relación Ci/Ca tiene muy poca variación a lo largo de los cursos diarios en los meses que abarcan la estacionalidad hídrica, al igual que la cantidad de nitrógeno por unidad de peso seco.

Wright (1991) encontró evidencias que sugieren que en caso de un verdadero estrés hídrico éste rara vez limita la ganancia de Carbono en *Psychotria*, y que se reduce el tiempo de crecimiento, pero no el crecimiento total anual (como podría ser en nuestro caso). Mulkey et al. (1991) también señalaron que el arbusto *Psychotria limonensis* se aclimata a la sequía a través del ajuste osmótico manteniendo incluso las tasas máximas de asimilación durante la época seca; y que la homeostasis con respecto a la ganancia de Carbono es esencial, probablemente, para continuar el crecimiento durante la época seca. En el caso de las Rubiáceas estudiadas aquí, el subfrutice *Psychotria aubletiana*, es el que se comporta de forma similar a sus congéneres, ya que al mostrar un pequeño grado de ajuste osmótico indica un cierto grado de aclimatación a las condiciones ambientales, mientras que en el arbusto no se presenta ajuste osmótico (aunque se produce en el potencial hídrico). De todas formas la reducción en la conductancia estomática, como se mencionó antes, limita ligeramente la asimilación. En este caso, entonces, podría ocurrir que durante la época seca se reduzca el tiempo de crecimiento, pero no el crecimiento total anual, tal y como lo encontró Wright. En la palma lo que destaca es su capacidad de evasión al estrés hídrico por su riguroso cierre estomático frente a un aumento en el

DPV y una disminución apenas perceptible en la tasa de asimilación debido a esto mismo; incluso también debido a bajas RFA. En el helecho el rasgo más resaltante es su capacidad de tolerancia a la disminución en la humedad ambiental y disponibilidad hídrica, así como también que las diferencias entre los valores de las variables con respecto a épocas son mayores incluso en la asimilación de CO<sub>2</sub>.

Finalmente y como resultado de lo expuesto hasta aquí, se destaca el hecho de que las plantas de selva nublada se sirven de diversos mecanismos de adaptación para enfrentar las condiciones ambientales de su ecosistema, notándose más claramente algunos de ellos durante el período de menor disponibilidad hídrica. En este sentido, el mayor control estomático, reflejado a partir de la disminución sustancial de la conductancia estomática, en todas las especies, incluso en *Diplazium hians* (el helecho) es el mecanismo más sobresaliente, respondiendo parcialmente a la hipótesis general planteada. Entre otras adaptaciones que se pudieron observar resaltan el ajuste en el potencial hídrico y sus componentes y el aumento de la EUA, aunque en mucha menor proporción; en general, los datos de clorofila y nitrógeno, las bajas tasas de asimilación, así como también la observación de la anatomía y morfología de las hojas (a simple vista) de las especies estudiadas, reflejan y comprueban que son plantas de “sombra” adaptadas a la recepción de poca cantidad de RFA.

A pesar de que la disminución en la tasa de asimilación fue real, aunque no provocada específicamente por el mayor control estomático existente durante la

época seca, se puede afirmar que éste afecta a la tasa de asimilación, pero marginalmente, lo cual, responde a una de las hipótesis específicas planteadas.

Es obvio que no todas las especies responden de la misma manera durante la época seca (aunque pertenezcan al mismo género), por lo cual resulta más o menos sencillo ubicarlas dentro de un gradiente de tolerancia y evasión a un estrés hídrico. A la palma y el arbusto, tal vez por tener una alta sensibilidad en los estomas con respecto a los cambios en la humedad ambiental, se los puede considerar como evasores, ya que además sus potenciales hídricos disminuyen en menor medida que los de las otras dos especies, y lo mismo sucede con sus tasas de asimilación; mientras que el subfrútice y el helecho son más tolerantes pues se les observa un ligero ajuste en su potencial osmótico, además de una mayor disminución en sus potenciales hídricos. De todas maneras su respuesta directa (feedforward) a la humedad ambiental, también es resaltante. Todo esto comprueba la otra hipótesis específica planteada al comienzo del trabajo.

Es necesario aclarar que aunque a lo largo del trabajo sólo se representaron resultados de relaciones hídricas e intercambio de gases de la planta masculina de la palma *Chamaedorea bartlingiana*, también se obtuvieron resultados de la planta femenina, pero éstos no fueron diferentes significativamente a los de la planta masculina; la razón de este resultado puede ser que al comienzo del estudio, las plantas no fueron seleccionadas en base a su etapa fenológica, es decir, no se hicieron distinciones en cuanto a la etapa fenológica de los individuos en los cuales

se realizaron las mediciones. Además, el ciclo reproductivo femenino es bastante complejo, incluso a veces pueden existir individuos que no presenten ninguna actividad reproductiva (Ataroff y Schwarzkopf, 1992). Posiblemente, diferencias a nivel de relaciones hídricas e intercambio de gases entre plantas masculinas y femeninas puedan encontrarse cuando la planta femenina se encuentra en algún momento específico de la etapa de fructificación o producción de semilla. Mediante el estudio en las condiciones de campo se logra ver el efecto (en conjunto) de las condiciones ambientales sobre el comportamiento fisiológico de las plantas, pero, para poder llegar a conocer realmente el grado de limitación en la tasa de asimilación por parte de la conductancia estomática durante la época seca, y la limitación por parte del mesófilo (si existe) es necesario realizar experiencias en condiciones controladas, particularmente curvas  $\Lambda/C_i$ , y también, para conocer el comportamiento estomático y fotosintético es necesario realizar curvas de saturación de luz.

## 5.- Conclusiones Generales

A pesar de que no existe una época seca marcada y extrema, la humedad ambiental disminuye, así como también el tiempo de cobertura del ecosistema por la neblina, y posiblemente también, aunque en menor proporción, la disponibilidad de agua en el suelo; y como las plantas son muy sensibles a los cambios en las condiciones ambientales, en especial, de la humedad ambiental, el control estomático representa uno de los mecanismos principales para evitar la salida excesiva de vapor de agua.

Aunque hay un control estomático diferencial más riguroso en todas las especies, la disminución de la tasa de asimilación, por causa de este mayor cierre estomático es sólo marginal. lo cual quiere decir, que la concentración interna de  $\text{CO}_2$ , no se ve altamente afectada. La capacidad de asimilación del mesófilo posiblemente se vea ligeramente afectada, sólo en los caso en que la disponibilidad de agua disminuya en grandes proporciones (lo cual podría suceder en el caso del subfrútice y del helecho).

Las variaciones de luz ocurren durante todo el año, y la tasa de asimilación se ve beneficiada principalmente por los flecos de luz de alta RFA. De todas formas se observa que las plantas son muy eficientes a bajas cantidades de RFA, ya que para radiaciones de  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  se obtuvieron valores de A en un amplio rango y llegando a valores cercanos a  $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Durante la época húmeda de altas precipitaciones y bajo DPV, el factor limitante de la fotosíntesis es la luz , pero durante la época seca, de menor humedad ambiental, éste fenómeno se sobrepone, tal vez, a las condiciones de baja luminosidad y representan una limitación, aunque marginal, de las tasas de asimilación.

Las formas de crecimiento influyen sobre los mecanismos de adaptación y aclimatación, ya que, el arbusto al tener posiblemente un sistema radical mas desarrollado al igual que el sistema de conducción, y la palma un control estomático riguroso, permiten que las especies con estas formas de crecimiento desarrollen mecanismos de evasión; mientras que formas mas simples como el helecho y el subfrútice se ven obligados a tolerar los efectos de la menor disponibilidad de agua en el ecosistema. Además, la arquitectura de la planta puede jugar un papel importante en la captación de luz; y pareciera ser que el helecho y la palma, al tener una arquitectura foliar mas compleja, y, ayudadas por una alta relación clorofila/nitrógeno, son mas eficientes, y por tanto alcanzan mayores valores de las tasas de asimilación que las de las Rubiáceas.

## 6.- Referencias

Ataroff, M.; y Schwarzkopf; T. (1992). Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecología*. 92: 250-256.

Ataroff, M. (1994). Dinámica y balance hídrico en una Selva Nublada Andina. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales (CIELAT). Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

Björkman, O. (1982). Response to Different Quantum Flux Densities. En: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (Eds.). *Physiological Plant Ecology I. Encyclopedia of plant physiology. New Series. Vol.12A*, Springer-Verlag, Berlin. Heidelberg. New York. pp. 57-107

Caemmerer von, S.; y Farquhar, G.D. (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*. 153:376-387.

Chacón, M. (1995). Composición y distribución en tamaños de las Nayades de Ephemeroptera que derivan en la corriente de dos ríos andinos de alta montaña en el

Edo. Mérida, Venezuela. Tesis de Maestría. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. pp:73.

Castillo, J.B. (1975). Clasificación de algunos suelos de Los Andes Venezolanos según el método numérico y la séptima aproximación. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Los Andes. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Mérida. Venezuela.

Cowan, I.R. (1977). Stomatal behavior and environment. *Advances in Botanical Research*, 4; pp. 117-122.

Díaz P., R. A. (1995). Caracterización ecológica del clima en una Selva Nublada Andina, (datos no publicados). Proyecto de tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

Doley, D.; Yates, D.J.; y Unwin. G.L. (1987). Photosynthesis in an Australian rain forest tree, *Argyrodendron peralatum* during the rapid development and relief of water deficits in dry season. *Oecología* (Berlin) 74: 441-449.

- Farquhar, G.D. y Sharkey, T.D. (1982). Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 33: 317-345.
- García, C. (1992). Efectos del Ambiente de Luz en la Respuesta Fotosintética, Anatomía Foliar y Relaciones Hídricas en Plántulas de dos Especies Arbóreas de la Selva Nublada de la Carbonera. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias. Postgrado de Ecología Tropical. Mérida. Venezuela. pp 164.
- Goldstein, G.; Rada, F.; Orozco, A.; Montilla, M; Zabala, O; Cavalier, J.; y Azocar, A. (1989). Mantenimiento de turgor en especies leñosas tropicales: Un modelo basado en cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. Medellín. Simposio. pp37-49.
- Hogan, K.P. (1988). Photosynthesis in two new neotropical palm species. *Functional Ecology*. 2: 371-377.
- Jones, H.G. (1986). *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology.* Cambridge University Press. Cambridge. London. New York. New Rochelle. Melbourne. Sydney. pp 321.

Lamprecht, H. (1954). Estudios Silviculturales en los bosques del valle de La Mucuy. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela.

Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B.; Ziegler, H. (1982). Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation. En: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (Eds.). Encyclopedia of plant physiology. New Series. Vol.12B, Springer-Verlag, Berlin. Heidelberg. New York. pp 747.

Larcher, W. (1977). Ecofisiología Vegetal. Ediciones Omega. S.A. Barcelona. España. pp 305.

Long, S.P. (1985). Leaf Gas Exchange. Photosynthetic Mechanisms and the Environment. J. Barber and N.R. Baker (eds.). Elsevier Science Publisher B.V. pp: 455-495.

Masini P., L. (1977). Proyecto de un sendero de interpretación de la naturaleza en el área de La Mucuy. Trabajo de ascenso (asistente). Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela.

Meinzer, F.; Goldstein, G.; y Jaimes, M. (1984). The effect of atmospheric humidity on stomatal control of gas exchange in two tropical coniferous species. *Can. J. Bot.* 62: 591-585.

Mooney, H.A.; Field, C. Vasquez Yanes, y Chu, C. (1983). Environmental controls on stomatal conductance in a shrub of the humid tropics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 80, pp. 1295-1297.

Mulkey, S.S.; Wright, S.J.; y Smith, A.P. (1991). Drought Acclimation of an understory shrub (*Psychotria limonensis*; Rubiaceae) in a Seasonally Dry Forest in Panama. *American Journal of Botany.* 18: 579-587.

Myers, R.J.; Robichaux, R.H.; Unwin, G.L.; y Craig, I.E. (1987). Leaf water relations and anatomy of a tropical rainforest tree species vary with crown position. *Oecología.* 74: 81-85.

Oberbauer, S.F.; Strain, B.R.; y Riechers, G.H. (1987). Field water relations of a wet-tropical forest tree species, *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae). *Oecología,* 71: 369-374.

- Pearcy R.W.; y Calkin, H.W. (1983). Carbon dioxide exchange of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecología*. 58: 26-32.
- Pearcy, R.W.; Björkman, O.; Caldwell, M.M.; Keeley, J.E.; Monson R.K.; y Strain, B.R. (1987). Carbon Gain by Plants in Natural Environments. Carbon assimilation analysis provides an understanding of how plants function in diverse environments. *BioScience*. Vol. 37. No.1, pp: 21-29
- Rada, F.; y Jaimez, R. (1992). Comparative Ecophysiology and Anatomy of Terrestrial and Epiphytic *Anthurium bredemeyeri* Schott in a Tropical Andean Cloud Forest. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 43. No. 250, pp: 723-727.
- Rada, F. (1993). Respuesta estomática y asimilación de CO<sub>2</sub> en plantas de distintas formas de vida a lo largo de un gradiente altitudinal en la Alta Montaña Tropical Venezolana. Tesis de Doctorado. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias. Postgrado de Ecología Tropical Mérida. Venezuela, pp: 125.
- Ramirez, W.J.;y Quintero, C.B. (1990). Elaboración de un plan de Sitio en el área recreativa de La Mucuy, Parque Nacional Sierra Nevada, con fines turísticos, recreativos, educacionales. Universidad de los Andes. INPARQUES. Parque Nacional Sierra Nevada. Mérida. Venezuela; pp: 23-30.

Robichaux, R.H.; Rundel, P.W. , Steemmerman, L., Canfield, J.E.; Morse, S.R.; Friedman, W.E.(1984). Tissue water deficits and plant growth in wet tropical environments. En: Medina, E. Mooney, H.A.; Vazquez-Yanez C. (eds). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. W. Junk, The Hague, pp 99-112.

Sarmiento, G.; Monasterio, M., Azocar, A.; Castellanos, E.; y Silva, J. (1971). *Estudio integral de la cuenca los ríos Chama y Capazón*. Subproyecto III. *Vegetación Natural*. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela. pp: 63.

Schulze, E.D.; y Hall, A.E. (1982). Stomatal Responses, Water Loss and CO<sub>2</sub> Assimilation Rates of Plants in Contrasting Environments. En: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (Eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series. Physiological Plant Ecology II. Water Relation and Carbon Assimilation*. Vol. 12B. Springer. Berlin. Heidelberg. New York pp: 181-230.

Schulze, E.D. (1982). Plant Life Forms and their Carbon, Water and Nutrient Relations. En: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (Eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology, Physiological Plant Ecology II, Vol 12B*. Springer, Berlin, pp: 616-676.

Steyermark, J.A.; y Huber, O. (1978). Flora del Avila. Flora y vegetación de las montañas del Avila, de la Silla y del Naiguatá. Publicación especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales y del Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR). Caracas. Venezuela; pp: 971.

Tyree, M.T.; y Hammel, H.T. (1972). The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. J. Exp. Bot. 23: 267-282.

Wright, S.J. (1991). Seasonal Drought and the Phenology of Understory Shrubs in a Tropical Moist Forest. Ecology, 72(5), pp: 1643-1657.

Wright, S.J.; Machado J.L.; Mulkey, S.S.; y Smith, A.P. (1992). Drought acclimation among forest shrubs (*Psychotria*, Rubiaceae). Oecología. 89: 457-463.

Yoshie, F. (1986). Intercellular CO<sub>2</sub> concentration and water-use efficiency of temperate plants with different microhabitats. Oecología. 68: 370-374.

Tablas 1.2 y 3. Variables microambientales y de respuesta de las especies estudiadas en la selva nublada de La Mucuy. Se presenta la temperatura foliar ( $T_f$ ) diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_{\min}$ ), conductancia estomática (Gs), tasa de transpiración (E), fotosíntesis (A) y eficiencia de uso de agua (A/E); valores mínimos, medios y máximos (f. palma femenina. m. palma masculina).

03/11/94+HR94.25	$T_f$	DPV	RFA	Gs mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			E mMol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			A umol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			A/E
				Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	
Especie		KPa	umol m s										
<i>P. demissa</i>	20.43	0.0660	13.96	0.0949	0.1397	0.2638	1.06	1.76	2.72	-0.44	0.11	0.59	0.06
<i>P. aubletiana</i>	19.66	0.0515	100.2	0.0755	0.1982	0.4138	0.95	1.81	2.80	-0.46	0.26	1.13	0.14
<i>C. bartlingiana f.</i>	19.80	0.0756	88.69	0.0947	0.1616	0.2490	0.92	1.67	2.24	-0.16	0.31	1.49	0.19
<i>C. bartlingiana m</i>	19.74	0.2700	92.80	0.0951	0.2074	0.3175	1.06	2.17	2.97	-0.29	0.44	1.24	0.20
<i>D. hians</i>	18.41	0.0695	135.8	0.1664	0.4744	1.0667	1.93	3.57	5.45	-0.71	0.06	1.71	0.26

14/12/94 HR 88.7	$T_f$	DPV	RFA	$\Psi_{\min}$	Gs mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			E mMol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			A umol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			A/E
					Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	
Especie		KPa	umol m s	MPa										
<i>P. demissa</i>	20.69	0.3120	304.0	-0.60	0.0846	0.1396	0.2043	0.28	0.80	1.20	-0.04	0.28	1.28	0.35
<i>P. aubletiana</i>	19.91	0.3925	406.6	-0.55	0.1397	0.2127	0.4147	0.63	1.30	2.16	-0.29	0.38	1.47	0.29
<i>C. bartlingiana f.</i>	20.20	0.2771	364.1	-0.46	0.1082	0.2028	0.3695	0.46	1.32	2.73	-0.37	0.59	2.25	0.45
<i>C. bartlingiana m</i>	20.27	0.2770	314.4	-0.58	0.1210	0.2193	0.2999	0.54	1.46	2.76	-0.34	0.63	2.12	0.43
<i>D. hians</i>	18.92	0.2169	336.2	-0.90	0.2472	0.5115	0.8176	1.53	2.92	5.25	-0.59	0.76	3.55	0.26

7/2/95 HR%65.5	$T_f$	DPV	RFA	$\Psi_{\min}$	Gs mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			E mMol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			A umol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			A/E
					Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	
Especie		KPa	umol m s	MPa										
<i>P. demissa</i>	17.73	0.6660	50.00	-0.80	0.0386	0.0589	0.0898	0.18	0.46	1.02	-0.43	0.39	1.83	0.85
<i>P. aubletiana</i>	17.16	0.6465	125.6	-0.75	0.0025	0.0548	0.0854	0.16	0.40	0.76	-0.42	0.57	1.93	1.43
<i>C. bartlingiana f.</i>	17.12	0.6642	57.72	-0.55	0.0316	0.0480	0.0958	0.05	0.24	0.50	-0.72	0.37	1.45	1.53
<i>C. bartlingiana m</i>	16.68	0.6450	98.33	-0.80	0.0317	0.0522	0.0855	0.06	0.39	0.66	-0.18	0.52	1.71	1.33
<i>D. hians</i>	17.72	0.6680	44.44	-1.25	0.0719	0.1161	0.2214	0.34	1.13	1.83	-1.22	0.56	2.25	0.50

Tablas 4.5 y 6. Variables microambientales y de respuesta de las especies estudiadas en la selva nublada de La Mucuy. Se presenta la temperatura foliar ( $T_f$ ), diferencia de presión de vapor hoja-aure (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_{\text{mín}}$ ), conductancia estomática (Gs), tasa de transpiración (E), fotosíntesis (A) y eficiencia de uso de agua (A/E), valores mínimos, medios y máximos (f. palma femenina, m. palma masculina).

Especie	$T_f$ °C	DPV KPa	RFA umol m <sup>2</sup> s <sup>-1</sup>	$\Psi_{\text{mín}}$ MPa			Gs mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			E mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			A umol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			A/E
				Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	
<i>P. demissa</i>	17.92	0.6843	50.00	-0.80	0.0582	0.0826	0.1357	0.11	0.42	0.90	0.02	0.44	0.99	1.05		
<i>P. aubletiana</i>	16.85	0.6088	125.6	-1.15	0.0457	0.0781	0.1575	0.07	0.27	0.74	-0.19	0.36	0.80	1.43		
<i>C. bartlingiana</i> f.	17.64	0.6355	195.0	-0.54	0.0692	0.0870	0.1326	0.00	0.27	0.54	-0.18	0.51	1.33	1.87		
<i>C. bartlingiana</i> m	17.94	0.6873	344.79	-0.65	0.0586	0.0828	0.1110	0.15	0.35	0.63	-0.06	0.64	1.47	1.83		
<i>D. hians</i>	15.96	0.5335	29.46	-0.80	0.1185	0.1723	0.2358	0.24	0.59	0.95	-0.49	0.44	1.36	0.75		

Especie	$T_f$ °C	DPV KPa	RFA umol m <sup>2</sup> s <sup>-1</sup>	$\Psi_{\text{mín}}$ MPa			Gs mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			E mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			A umol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			A/E
				Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	
<i>P. demissa</i>	19.76	0.5642	10.83	-0.70	0.0350	0.0474	0.0663	0.16	0.43	1.10	-0.08	0.40	0.88	0.93		
<i>P. aubletiana</i>	18.79	0.3370	8.50	-1.20	0.0420	0.0495	0.0612	0.05	0.34	0.55	0.01	0.34	0.62	1.00		
<i>C. bartlingiana</i> f.	19.69	0.3602	7.00	-0.84	0.0280	0.0467	0.0626	0.09	0.38	0.75	0.10	0.42	0.59	1.09		
<i>C. bartlingiana</i> m	18.90	0.4510	19.00	-0.90	0.0317	0.0484	0.0703	0.13	0.33	0.80	0.04	0.46	1.30	1.39		
<i>D. hians</i>	19.37	0.3156	6.60	-1.45	0.0655	0.0992	0.1312	0.49	1.09	1.64	0.49	0.73	1.00	0.67		

Especie	$T_f$ °C	DPV KPa	RFA umol m <sup>2</sup> s <sup>-1</sup>	$\Psi_{\text{mín}}$ MPa			Gs mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			E mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			A umol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			A/E
				Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	
<i>P. demissa</i>	22.04	0.4880	21.50	-0.60	0.0220	0.0352	0.0500	0.08	0.44	0.90	0.28	0.64	1.35	1.45		
<i>P. aubletiana</i>	21.79	0.5118	103.3	-1.10	0.0250	0.0325	0.0467	0.09	0.40	0.90	-0.15	0.37	1.27	0.93		
<i>C. bartlingiana</i> f.	22.36	0.5108	90.00	-0.95	0.0163	0.0320	0.0585	0.08	0.56	1.58	-0.13	0.68	1.51	1.21		
<i>C. bartlingiana</i> m	23.06	0.5380	157.8	-1.00	0.0210	0.0344	0.0504	0.42	0.76	1.18	0.08	0.75	1.27	0.99		
<i>D. hians</i>	20.67	0.4190	14.5	-1.30	0.0611	0.0940	0.1392	0.73	1.38	1.95	-0.07	0.54	1.33	0.39		

Tablas 7 y 8. Variables microambientales y de respuesta de las especies estudiadas en la selva nublada de La Mucuy. Se presenta la temperatura foliar ( $T_f$ ), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), potencial hídrico foliar mínimo ( $\Psi_{\min}$ ), conductancia estomática (Gs), tasa de transpiración (E), fotosíntesis (A) y eficiencia de uso de agua (A/E), valores mínimos, medios y máximos (f.=palma femenina, m.=palma masculina)

Especie	$T_f$ °C	DPV KPa	RFA $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\Psi_{\min}$ MPa	Gs $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$			E $\text{mMol m}^{-2} \text{s}^{-1}$			A $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$			A/E
					Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	
23/5/95HR81.98														
<i>P. demissa</i>	21.32	0.4169	96.17	-0.45	0.0418	0.0747	0.1267	0.16	1.05	2.27	-0.03	0.76	1.90	0.72
<i>P. aubletiana</i>	20.19	0.3811	30.82	-0.40	0.0496	0.0845	0.1187	0.61	1.26	2.19	0.14	0.84	1.92	0.67
<i>C. bartlingiana f.</i>	21.38	0.4087	40.31	-0.51	0.0348	0.0650	0.1104	0.24	0.99	2.18	0.27	0.70	1.25	0.71
<i>C. bartlingiana m.</i>	20.95	0.3913	52.00	-0.60	0.0015	0.0603	0.1318	0.21	0.86	1.60	-0.01	0.69	1.99	0.80
<i>D. hians</i>	21.26	0.4131	117.7	-0.55	0.0429	0.0881	0.1392	0.51	1.25	2.22	0.77	1.31	1.77	1.05

Especie	$T_f$ °C	DPV KPa	RFA $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\Psi_{\min}$ MPa	Gs $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$			E $\text{mMol m}^{-2} \text{s}^{-1}$			A $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$			A/E
					Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	Mín.	Med.	Máx.	
28/9/95HR88.55														
<i>P. demissa</i>	18.15	0.3965	26.75	-0.45	0.0316	0.0524	0.0804	0.12	0.40	0.70	-0.04	0.73	0.92	1.83
<i>P. aubletiana</i>	17.54	0.2303	203.0	-0.50	0.0403	0.0725	0.1394	0.32	0.58	1.04	-0.47	0.56	1.58	0.97
<i>C. bartlingiana f.</i>	18.96	0.2049	184.5	-0.42	0.0310	0.0533	0.0768	0.08	0.48	1.06	-0.27	0.52	1.54	1.08
<i>C. bartlingiana m.</i>	17.71	0.1839	120.5	-0.50	0.0359	0.0597	0.0934	0.17	0.48	0.79	-0.61	0.72	1.78	1.50
<i>D. hians</i>	18.03	0.1678	17.50	-0.95	0.0568	0.0742	0.0882	0.48	0.73	0.98	-0.09	0.33	1.05	0.45

Fecha	<i>P. demissa</i>		<i>P. aublettiana</i>		<i>C. bartlingiana</i>		<i>D. hians</i>	
(MPa)=>	$\Psi_{\max}$	$\Psi_{\min}$	$\Psi_{\max}$	$\Psi_{\min}$	$\Psi_{\max}$	$\Psi_{\min}$	$\Psi_{\max}$	$\Psi_{\min}$
14/12/94	-0.25	-0.60	-0.10	-0.55	-0.15	-0.575	-0.55	-0.90
07/02/95	-0.40	-0.80	-0.25	-0.75	-0.45	-0.80	-0.70	-1.25
15/02/95	-0.40	-0.80	-0.80	-1.15	-0.45	-0.65	-0.80	-1.25
22/02/95	-0.50	-0.70	-0.55	-1.20	-0.75	-0.90	-0.85	-1.45
20/03/95	-0.30	-0.60	-0.80	-1.10	-0.70	-1.00	-0.70	-1.30
23/05/95	-0.25	-0.45	-0.15	-0.40	-0.30	-0.60	-0.35	-0.55
28/09/95	-0.30	-0.45	-0.10	-0.475	-0.25	-0.45	-0.30	-0.95
promedio	-0.34	-0.63	-0.39	-0.80	-0.44	-0.71	-0.61	-1.07
(E.S.)	$\pm 0.09$	$\pm 0.14$	$\pm 0.29$	$\pm 0.32$	$\pm 0.21$	$\pm 0.18$	$\pm 0.20$	$\pm 0.30$

Tabla 9. Variación mensual del  $\Psi$  máximo y mínimo para las especies estudiadas.

Tablas 10, 11, 12 y 13. Variación a lo largo de algunos meses del año y promedio anual del potencial osmótico en el punto de saturación ( $\Psi_{II}^{100}$ ), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{II}^0$ ), diferencia entre ellos ( $\Psi_{II}^{100} - \Psi_{II}^0$ ), módulo de elasticidad (e), volumen total de agua contenida en la hoja y contenido relativo de humedad (CRH); en las especies estudiadas.

*Palicourea demissa*

Variable	Feb. 1	Feb.2	Marzo	Junio	Dic.	promedio
$\Psi_{II}^{100}$	-1.22	-0.84	-1.29	-1.21	-1.19	-1.15 $\pm$ 0.16
$\Psi_{II}^0$	-1.53	-0.99	-1.67	-1.44	-1.40	-1.41 $\pm$ 0.23
$\Psi_{II}^{100} - \Psi_{II}^0$	0.31	0.15	0.38	0.23	0.19	0.256 $\pm$ 0.08
e	4.45	3.35	4.39	1.30	4.10	3.52 $\pm$ 1.12
Vol. total	1.685	1.846	1.566	1.804	1.516	1.682 $\pm$ 0.13
CRH <sub>ppl</sub> %	95.08	93.5	92.33	93.08	81.67	91.13 $\pm$ 4.82

*Psychotria aubletiana*

Variable	Feb. 1	Feb.2	Marzo	Junio	Dic.	promedio
$\Psi_{II}^{100}$	-1.30	-1.03	-1.19	-1.23	-1.06	-1.16 $\pm$ 0.1
$\Psi_{II}^0$	-1.57	-1.28	-1.48	-1.4	-1.23	-1.39 $\pm$ 0.13
$\Psi_{II}^{100} - \Psi_{II}^0$	0.27	0.25	0.29	0.17	0.81	0.358 $\pm$ 0.23
e	2.31	3.36	2.34	0.88	1.90	2.16 $\pm$ 0.8
Vol. total	0.654	0.908	1.199	1.106	1.501	1.074 $\pm$ 0.28
CRH <sub>ppl</sub> %	88.5	88.25	92.92	89.83	88.33	89.57 $\pm$ 1.77

*Chamaedorea bartlingiana*

Variable	Feb. 1	Feb.2	Marzo	Junio	Dic.	promedio
$\Psi_{II}^{100}$	-1.56	-1.22	-1.04	-1.41	-1.37	-1.31 $\pm$ 0.18
$\Psi_{II}^0$	-1.83	-1.35	-1.32	-1.75	-1.60	-1.57 $\pm$ 0.21
$\Psi_{II}^{100} - \Psi_{II}^0$	0.27	0.13	0.28	0.34	0.28	0.26 $\pm$ 0.07
e	2.96	2.14	4.68	3.43	4.45	3.53 $\pm$ 0.94
Vol. total	2.243	2.585	5.510	3.244	5.010	3.72 $\pm$ 1.31
CRH <sub>ppI</sub> %	90.67	95.25	94.92	91.67	90.75	92.65 $\pm$ 2.02

*Diplazium hians*

Variable	Feb. 1	Feb.2	Marzo	Junio	Dic.	promedio
$\Psi_{II}^{100}$	-1.78	-1.45	-1.76	-1.09	-0.87	-1.39 $\pm$ 0.36
$\Psi_{II}^0$	-1.99	-1.64	-2.19	-1.25	-1.14	-1.64 $\pm$ 0.41
$\Psi_{II}^{100} - \Psi_{II}^0$	0.21	0.19	0.43	0.16	0.27	0.25 $\pm$ 0.1
e	0.53	1.03	0.88	1.26	2.84	1.31 $\pm$ 0.80
Vol. total	1.148	2.469	3.229	3.489	3.427	2.75 $\pm$ 0.88
CRH <sub>ppI</sub> %	89.50	86.88	81.50	89.83	87.08	86.96 $\pm$ 2.98

Especie	nov./94	feb./95	marzo/95	junio/95
<i>P. demissa</i>	0.0283	0.0257	0.0256	0.0245
<i>P. aubletiana</i>	0.0268	0.0268	0.0255	0.0284
<i>C. bartlingiana</i>	0.0278	0.0249	0.0264	0.0326
<i>D. hians</i>	0.0297	0.0370	0.0304	0.0398

Tabla 10. Variación mensual de la cantidad de nitrógeno foliar en mg de N<sub>2</sub>/mg de peso seco