

QK495  
H35R3

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
POSTGRADO EN ECOLOGIA TROPICAL

EFECTO DEL RÉGIMEN LUMÍNICO EN LA RESPUESTA  
FOTOSINTÉTICA Y CARACTERÍSTICAS MORFO-  
ANATÓMICAS DE *Heliconia bihai*.

www.bdigital.ula.ve

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

Estudiante: Lic. Sairo Rangel.

Tutor: Dr. Carlos García Núñez.

Cotutor: Dr. Ramón Jaimez.

Mérida, Venezuela.

2014

## AGRADECIMIENTOS

- Quiero agradecer muy especialmente al Dr. Carlos García Núñez tutor de este trabajo, por sus enseñanzas, colaboración, estímulo, paciencia y amistad que siempre me brindó.
- Al Dr. Ramón Jaimez cotutor por su apoyo y guía durante la realización de todo el trabajo.
- A la Dra. Francisca Ely por todo su valioso apoyo y guía, especialmente en el trabajo de anatomía.
- A la profesora Osmar Araque por su ayuda en la realización de las curvas de luz.
- Al profesor Daniel Castillo por toda su colaboración en el trabajo de campo e identificación de las especies de heliconías.
- Al Dr. Fermín Rada por todo su apoyo, buenas críticas y recomendaciones para mejorar el trabajo.
- Al Dr. Oranys Marín por revisar el presente manuscrito.
- A la Universidad Nacional Experimental Sur del Lago "Jesús María Semprum" por todo su apoyo.
- A la estación INIA Chama, CORPOZULIA KM 41 y Finca Judibana por permitirme trabajar en sus instalaciones.

## Índice general

	Pag.
Lista de tablas	I
Lista de figuras	IV
Lista de anexos	VII
Resumen	IX
<b>Introducción</b>	1
Planteamiento del problema	16
Objetivos	17
Hipótesis	18
Materiales y Métodos	19
Área de estudio	23
Mediciones de intercambio de gases	24
Fluorescencia de la clorofila	25
Medición del estado hídrico	26
Fenología reproductiva	27
Medición del contenido de Nitrógeno y clorofila foliar	28
Anatomía Foliar	29
Ángulo de inclinación de la hoja	30
Vivero (ensayo de aclimatación)	31
<b>Resultados</b>	35
Variables microclimáticas	35
Relaciones hídricas	37

Intercambio de gases	39
Eficiencia Cuántica Máxima (Fv/Fm)	43
Rendimiento cuántico	44
Coeficiente de extinción fotoquímico y no fotoquímico	45
Transporte de electrones fotosintéticos	45
Anatomía Foliar	58
Contenido de clorofila y nitrógeno	54
Peso foliar específico y ángulo foliar	54
Fenología	55
<b>Ensayo de aclimatación</b>	
Fotoquímica	57
Intercambio de gases	64
Anatomía	69
Contenido de clorofila y nitrógeno foliar	72
Peso foliar específico y ángulo foliar	74
<b>Discusión</b>	75
Intercambio de gases	75
Fotoquímica	77
Anatomía	80
Contenido de clorofila y nitrógeno foliar	82
Fenología	85
Ensayo de Aclimatación	88
Fotoquímica	92

<i>Heliconia bihai</i> en el contexto ecológico del Sur del Lago de Maracaibo	95
<b>Conclusiones</b>	96
<b>Bibliografía</b>	97
<b>Anexos</b>	103

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

## Lista de tablas

Tabla		Pag.
1	Características generales de las hojas umbrófilas y heliófilas.	2
2	Fechas y área de estudio de mediciones de intercambio de gases.	24
3	Condiciones experimentales lumínicas en vivero bajo las cuales fueron sometidos los individuos de <i>H. bihai</i> .	34
4	Variables microclimáticas medidas en seis cursos diarios en los ecotipos de sombra y sol de <i>H. bihai</i> .	36
5	Valores promedios de variables microclimáticas para seis cursos diarios en los ecotipos de sombra y sol de <i>H. bihai</i> .	37
6	Potenciales hídricos en seis cursos diarios para los ecotipos de sombra y sol de <i>H. bihai</i> .	38
7	Valores promedios de los potenciales hídricos para seis cursos diarios en los ecotipos de sombra y sol de <i>H. bihai</i> .	39
8	Intercambio de gases medidos en seis cursos diarios en los ecotipos de sombra y sol de <i>H. bihai</i> . Asimilación, conductancia estomática, transpiración y eficiencia en el uso de agua (EUA)	42
9	Tasas promedio de intercambio de gases para seis cursos diarios en los ecotipos de sombra y sol de <i>H. bihai</i> .	43
10	Fotoquímica en tres cursos diarios los días 31/1/12, 3/2/12 y 13/4/12 en ecotipos de sol y sombra de <i>H. bihai</i> : Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), transporte de electrones (J), densidad de flujo de fotones (DFF) y temperatura (°C).	47
11	Tasas promedio de la eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción	

no fotoquímico (NPQ), transporte de electrones (J), densidad de flujo de fotones (DFF) y temperatura foliar (°C), para tres cursos diarios en los ecotipos de sombra y sol de *H. bihai*.

48

12 Características anatómicas de cortes transversales de la parte media de la lámina foliar de los ecotipos de sol y sombra de *H. bihai*. 50

13 Características de los estomas de la parte media de la lámina foliar de los ecotipos de sol y sombra de *H. bihai*. 52

14 Contenido de Nitrógeno y clorofila en ecotipos de sol y de sombra de *H. bihai*. 54

15 Peso foliar específico (n=10) y Angulo de la hoja (n=30) en ecotipos de sol y de sombra de *H. bihai*. 55

16 Características de las sinflorescencia para los ecotipos de sol y sombra de *H. bihai*. 56

17 Fenología reproductiva en los ecotipos de sol y sombra de *H. bihai*. 56

18 Nivel de significancia entre los tiempos de mediciones de fotosíntesis en curvas de luz en plantas de *H. bihai* bajo los diferentes tratamientos de intensidad lumínica en el experimento de aclimatación 68

19 Características anatómicas en plantas de *H. bihai* de los diferentes tratamientos de intensidad lumínica en el experimento de aclimatación 70

20 Características de los estomas en plantas de *H. bihai* de los diferentes tratamientos de intensidad lumínica en el experimento de aclimatación 72

21 Contenido de nitrógeno y clorofila foliar en plantas de *H. bihai* de los diferentes tratamientos de intensidad lumínica en el experimento de aclimatación. 73

- 22      Peso foliar específico (n=5) y Angulo de la hoja en plantas (n=5) de los diferentes tratamientos de intensidad lumínica en el experimento de aclimatación de H. bihai.

74

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

iii

### Lista de figuras.

Figura		Pag.
1	Sistema de reemplazo en el Sur del Lago de Maracaibo.	7
2	Relicto de selva Vera de Agua entre los límites de los estados Zulia y Mérida.	7
3	Bosque de galería estación INIA-CORPOZULIA. Km 41 El Vigía Santa Bárbara del Zulia.	8
4	Eco-región Sur del Lago de Maracaibo.	8
5	<i>Heliconia marginata</i> . Creciendo a plena exposición solar (A). Sinflorescencia (B).	10
6	<i>Heliconia platystachys</i> . Borde de bosque (A). Sinflorescencia (B).	10
7	<i>Heliconia mariae</i> . Planta dentro del bosque (A). Sinflorescencia (B).	11
8	<i>Heliconia latispatha</i> .	11
9	<i>Heliconia episcopalis</i> . Borde de bosque (A). Sinflorescencia (B).	12
10	<i>Heliconia hirsuta</i> .	12
11	<i>Heliconia bihai</i> . Creciendo a plena exposición solar (A). Creciendo al borde de bosque (B). Sinflorescencia (C).	13
12	Distribución mundial de <i>Heliconia bihai</i> según Lennart (1981).	14
13	Patrón de distribución de precipitación y temperatura. Estación El Vigía Fuerza Aérea Venezolana (08° 36' N 71° 37'W). Estado Mérida para el periodo 2000-2012.	21
14	Patrón de precipitación y temperatura. Estación La Glorieta. Santa Bárbara de Zulia (08° 57' N 72° 01' W). Estado Zulia para el periodo 2007-2013.	21
15	Forma en que se midió el ángulo foliar.	31

- 16 Protocolo del experimento de aclimatación de plantas del ecotipo de sombra de *H. bihai* a un incremento en la radiación. 34
- 17 Curso diario de temperatura de la hoja y aire (°C), asimilación de CO<sub>2</sub> (A), conductancia estomática (gs), tasa de transpiración (E), eficiencia en el uso del agua (EUA), densidad de flujo de fotones (DFF) y potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ) el día 31/1/2012 para ecotipos de sol y sombra de *H. bihai*. 41
- 18 Fluorescencia máxima de la clorofila (Fv/Fv) para los días 31/1/12 y 13/4/12 en la finca Judibana en ecotipos de sol y sombra de *H. bihai*. 44
- 19 Fotoquímica para un curso diario realizado en Judibana el 31/1/2012 en ecotipos de sol y sombra de *H. bihai*: rendimiento cuántico de fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), transporte de electrones (J), densidad de flujo de fotones (DFF) y temperatura (°C). 46
- 20 Corte transversal de la parte media de la lámina foliar de planta del ecotipo de sol de *H. bihai*. 51
- 21 Corte transversal de la parte media de la lámina foliar de planta del ecotipo de sombra de *H. bihai*. 51
- 22 Estomas de la parte media de la lámina foliar del ecotipo de Sol de *H. bihai*. 40X. 53
- 23 Estomas de la parte media de la lámina foliar del ecotipo sombra de *H. bihai*. 40X. 53
- 24 Eficiencia cuántica máxima del fotosistema II  $\Phi_{PSII}$  (Fv/Fm) para los diferentes tratamientos de DFF en el experimento de aclimatación de *H. bihai*. ●  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ○  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ▼ plena exposición. 57
- 25 Eficiencia cuántica de fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), tasa de transporte de electrones (J) a los 7 días de aclimatación de *H. bihai*. ●  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ○  $\approx 600$

- $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ▼ plena exposición. 59
- 26 Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), tasa de transporte de electrones (J). A los 40 días de aclimatación de *H. bihai*. ●  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ○  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ▼ plena exposición. 61
- 27 Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), tasa de transporte de electrones (J). A los 70 días de aclimatación de *H. bihai*. ●  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ○  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ▼ plena exposición. 63
- 28 Asimilación a los 7, 40, 70 y 120 días en respuesta a la radiación fotosintéticamente activa en plantas de *H. bihai* aclimatadas a diferentes intensidades lumínicas. ●  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ○  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ▼ plena exposición. 67
- 29 Corte transversal de la parte media de la lámina foliar de una planta de *H. bihai* crecida a  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . 40x. 71
- 30 Corte transversal de la parte media de la lámina foliar de una planta de *H. bihai* crecida a Plena exposición. 40x. 71

## Lista de anexos.

Anexo		Pag.
1	Condiciones microclimáticas en ecotipos de sol y sombra para el 7/10/2011. Densidad de flujo de fotones (DFF), temperatura aire (°C), temperatura foliar (°C) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).	104
2	Potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) e intercambio de gases para ecotipos de sol y sombra el 7/10/2011. Asimilación (A), transpiración (E), conductancia estomática (gs) y eficiencia en el uso del agua (EUA).	105
3	Condiciones microclimáticas en ecotipos de sol y sombra el 8/10/2011. Densidad de flujo de fotones (DFF), temperatura aire (°C), temperatura foliar (°C) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).	106
4	Potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) e intercambio de gases para ecotipos de sol y sombra el 8/10/2011. Asimilación (A), transpiración (E), conductancia estomática (gs) y eficiencia en el uso del agua (EUA).	107
5	Condiciones microclimáticas en ecotipos de sol y sombra el 4/11/2011. Densidad de flujo de fotones (DFF), temperatura aire (°C), temperatura foliar (°C) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).	108
6	Potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) e intercambio de gases para ecotipos de sol y sombra el 4/11/2011. Asimilación (A), transpiración (E), conductancia estomática (gs) y eficiencia en el uso del agua (EUA).	109
7	Condiciones microclimáticas en ecotipos de sol y sombra el 3/02/2012. Densidad de flujo de fotones (DFF), temperatura aire (°C), temperatura foliar (°C) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).	110
8	Potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) e intercambio de gases para ecotipos de sol y sombra el 3/02/2012. Asimilación (A), transpiración (E), conductancia estomática (gs) y eficiencia en el uso del agua	

	(EUA).	111
9	Condiciones microclimáticas en ecotipos de sol y sombra el 13/04/2012. Densidad de flujo de fotones (DFF), temperatura aire (°C), temperatura foliar (°C) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).	112
10	Potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) e intercambio de gases para ecotipos de sol y sombra el 13/04/2012. Asimilación (A), transpiración (E), conductancia estomática (gs) y eficiencia en el uso del agua (EUA).	113
11	Promedio de medidas microclimáticas en las seis mediciones en ecotipos de sol y sombra. Densidad de flujo de fotones (DFF), temperatura aire (°C), temperatura foliar (°C) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).	114
12	Promedio de medidas de potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) e intercambio de gases en las seis mediciones en ecotipos de sol y sombra. . Asimilación (A), transpiración (E), conductancia estomática (gs) y eficiencia en el uso del agua (EUA).	115
13	fotoquímica para ecotipos de sol y sombra el 3/2, 2012: Rendimiento cuántico del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), transporte de electrones (J), densidad de flujo de fotones (DFF) y temperatura foliar (°C).	116
14	fotoquímica para ecotipos de sol y sombra el 13/4/2012: rendimiento cuántico del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), transporte de electrones (J), densidad de flujo de fotones (DFF) y temperatura foliar (°C).	117
15	Promedio de medidas fotoquímica en ecotipos de sol y sombra para las tres mediciones en campo: Rendimiento cuántico del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), transporte de electrones (J), densidad de flujo de fotones (DFF) y Temperatura foliar (°C).	118

## Resumen

El género *Heliconia* pertenece a la familia Heliconaceae del orden de los Zingiberales, se distribuye principalmente en el neotrópico, en ambientes lumínicos muy variables, desde especies adaptadas a condiciones umbrófilas, bordes de bosques, hasta ambientes marcadamente heliófilos. En Venezuela se han reportado 24 especies de heliconias de las cuales 9 se encuentran en el Sur del Lago de Maracaibo. Una de ellas, *Heliconia bihai* crece naturalmente en ambientes contrastantes de luminosidad, por lo que en este trabajo se estudiaron algunos aspectos ecofisiológicos relacionados con la respuesta fotosintética in situ en poblaciones asociadas a condiciones contrastantes de radiación así como su plasticidad morfoanatómicas y su fenología reproductiva. Con el fin de estudiar su plasticidad o capacidad de aclimatación a diferentes condiciones lumínicas, se estudio la respuesta fotosintética bajo condiciones experimentales controladas en vivero, exponiendo las plantas a  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y plena exposición solar. Se realizaron cursos diarios de variables microambientales, intercambio gaseoso y potenciales hídricos foliares en condiciones naturales. Se estudiaron características morfológicas y anatómicas foliares como grosor del mesofilo y densidad estomática y se determinaron concentraciones de nitrógeno y clorofila en las hojas de campo y en vivero. La fenología reproductiva se estudio en 30 plantas por condición lumínica durante un año. La respuesta ecofisiológica in situ reveló diferencias significativas entre los ecotipos de sol/sombra respecto a los siguientes caracteres estudiados: tasa máxima de asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $6,00 \pm 0,3$  y  $3,46 \pm 0,2 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ ), espesor del parénquima esponjoso ( $74,03 \pm 0,7$  y  $79,02 \pm 1,0 \mu\text{m}$ ), espesor de epidermis ( $12,11 \pm 0,6$  y  $8,48 \pm 0,4 \mu\text{m}$ ), tamaño de estomas ( $20,26 \pm 2,0$  y  $32,66 \pm 1,6 \mu\text{m}$ ), densidad de los estomas ( $243,38 \pm 12,9$  y  $177,75 \pm 8,2 \text{ n}^\circ/\text{mm}^2$ ) peso específico ( $58,42 \pm 1,46$  y  $44,13 \pm 1,28 \text{ g/m}^2$ ), ángulo de inclinación de la hoja ( $160,2 \pm 3,27$  y  $115,2 \pm 4,22^\circ$ ), contenido de clorofila total ( $2,32 \pm 0,22$  y  $7,00 \pm 0,50 \text{ mg/g}$ ). Mientras que para el ensayo de aclimatación A los 7 días se observó una disminución significativa de  $A_{\text{max}}$  y del  $F_v/F_m$  en los

tratamientos de  $\approx 600$  y plena exposición ( $4 - 5 \mu\text{mol m}^2 \text{ s}^{-1}$ ;  $0,79 - 0,74$  respectivamente) con respecto al control ( $7,29 \mu\text{mol m}^2 \text{ s}^{-1}$ ;  $0,81$  respectivamente). Entre los 40 y 70 días la  $A_{\text{max}}$  de los tratamientos  $\approx 600$  y plena exposición se habían recuperado alcanzando los mismos valores que el control. Finalmente a los 120 días en el tratamiento de plena exposición se registraron valores de  $A_{\text{max}}$  similares al control, indicando que en plena exposición el aparato fotosintético se recuperó de la regulación descendente inicial. Las características anatómicas foliares de los tratamientos  $\approx 600 \mu\text{mol m}^2 \text{ s}^{-1}$  y plena exposición no mostraron diferencias entre sí, pero ambos se diferenciaron del control, mientras que el ángulo foliar vario entre los tres tratamientos. Se determinó que *H. bihai* posee una importante plasticidad ecofisiológica y anatómica que le permiten adaptarse exitosamente a diferentes condiciones lumínicas, y desempeñar un papel ecológico importante como planta pionera en los fragmentos de bosques húmedos del Sur del Lago de Maracaibo.

Palabras Clave: aclimatación, anatomía foliar, ecotipos sol/sombra, fotosíntesis, curvas de luz, fluorescencia de la clorofila a.

## 1) Introducción

El orden de los Zingiberales abarca un grupo de monocotiledóneas tropicales que está constituida por ocho familias: Musaceae, Strelitziaceae, Lowiaceae, Heliconiaceae, Zingiberaceae, Costaceae, Cannaceae y Marantaceae. La familia de Heliconiaceae comprende únicamente el género *Heliconia* con 250-300 especies distribuidas en áreas del neotrópico desde el norte de México hasta el sur del Brasil (Kress 1990), e incluye un grupo conformado por ocho especies que se encuentran en el Pacífico Sur (Kress 1985).

Las heliconias son plantas, herbáceas, perennes, con rizoma simpodialmente ramificado, un pseudotallo aéreo, erecto, formado por un eje constituido por las bases de hojas alternas que se solapan. Hojas grandes de nervadura generalmente peni-paralela que se prolonga hasta los bordes del limbo. Su verdadero tallo está constituido por un vigoroso rizoma provisto de yemas vegetativas y abundantes. Las raíces son largas, fuertes y fibrosas (Jerez 2007).

Además posee varias características que las hace de fácil reconocimiento; hojas de lamina amplia y grandes inflorescencias, protegidas por brácteas endurecidas de vistosos colores (Jerez 2007).

### 1.1) Distribución del género *Heliconia*

Están presentes en casi todos los ambientes de la franja tropical de América, en especial por debajo de los 2000 metros de altitud, la mayoría crece en zonas húmedas entre los 500 a 1000 m con temperaturas que oscilen entre los 18 y 34 °C y precipitaciones entre 800 y 2000 mm (Jerez 2007). Para la producción comercial de sus flores se utiliza una temperatura promedio de 28°C con un rango entre 25 y 32 °C y se realiza en sitios con una precipitación superior a los 2000 mm anual y una humedad relativa mayor de 80% (Sosof y col. 2006).

Por su importancia ecológica como flora originaria de las selvas húmedas tropicales, las heliconias han sido utilizadas como especie indicadora de cambios en la estructura de los bosques, producto de la fragmentación. Bruna y

col. (2002) usaron *Heliconia acuminata* para estudiar los cambios en el desarrollo que puede presentar esta especie, producto de las alteraciones de las condiciones abióticas inducida por la fragmentación de la selva amazónica del Brasil, demostrando que *H. acuminata* tiene un 20% menos de crecimiento, posiblemente inducido por un aumento del estrés dentro de los fragmentos durante la época seca, en donde existe aumento de la temperatura y del déficit hídrico.

### 1.1) Efecto de las condiciones de luz en el género *Heliconias*

Existen dos tipos de plantas según su aclimatación a diferentes ambientes lumínicos, las de sombra umbrófilas y las de ambientes expuestos a plena exposición solar heliófitas. Muchas características desde el punto de vista fisiológico, morfológico, anatómico y fenológico se han descrito como respuestas de aclimatación a diferentes regimenes lumínicos (Boardman 1977). En la tabla 1, se presentan las características generales de las hojas umbrófilas y heliófilas adaptada Boardman 1977.

Tabla 1: Características generales de las hojas umbrófilas y heliófitas. Adaptado de Boardman 1977.

Rasgos	Sol	Sombra
Respuesta fotosintética a la luz		
Punto de saturación de la fotosíntesis	Alta	Baja
Punto de compensación de la fotosíntesis	Alta	Baja
Respiración en la oscuridad	Alta	Baja
Bioquímica		
Contenido de N, rubisco y proteína soluble/peso	Alta	Baja

Clorofila total	Baja	Alta
Clorofila <i>a</i> / clorofila <i>b</i>	Alta	Baja
Clorofila / Proteína soluble	Baja	Alta
Anatomía y Morfología		
Espesor de la epidermis	Alto	Bajo
Espesor de la hipodermis	Alto	Bajo
Espesor del parénquima esponjoso	Bajo	Alto
Espesor del parénquima empalizada	Alto	Bajo
Tamaño de los cloroplastos	Pequeño	Grande
Tilacoide / Grana	Baja	Alta
Peso de hoja / Área	Alta	Baja
Tamaño de los estomas	Pequeño	Grande
Densidad estomática	Alta	Baja
Mesofilo empalizada / Mesofilo esponjoso	Alta	Baja
Área mesofilo / Área foliar	Alta	Baja
Orientación de la hoja	Vertical	Horizontal

El género *Heliconia* presenta un amplio espectro de distribución a lo largo de gradientes lumínicos, desde especies adaptadas a ambientes sombríos, muy húmedos, hasta especies que crecen en bordes de bosque y ambientes totalmente expuestos a la radiación solar (Rundel y col. 1998). Esta distribución de las heliconias implica el desarrollo de una plasticidad que le permite adaptarse a condiciones lumínicas muy variables.

Para el caso específico del género *Heliconia* Rundel y col. (1998) estudiaron adaptaciones estructurales y fisiológicas en diferentes especies adaptadas a diferentes ambientes de luz, sometiendo plantas a diversas densidades de flujo fotonico, encontrando que *H. latispatha* que crece a plena exposición solar presentó saturación a una densidad de flujo fotonico (DFF) de  $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , y una tasa de asimilación ( $A_{\text{max}}$ ) de  $14\text{-}16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; mientras que la especie que crece al borde de los bosques *H. mathiasiae* presentó saturación a una DFF de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $A_{\text{max}}$  de  $7.5\text{-}8.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y la especie de sotobosque *H. irrasa* a una DFF de  $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  la  $A_{\text{max}}$  fue de  $3.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

De igual modo, He y col. (1996) estudiaron la respuesta fotosintética para las especies: *H. rostrata*, *H. psittacorum* y *H. psittacorum x H. spathocircinata* bajo tres intensidades lumínicas: plena exposición solar ( $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), sombra moderada ( $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y sombra intensa ( $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y registraron una menor eficiencia fotosintética en las plantas bajo plena exposición solar. Estos autores además señalan que los incrementos observados en la extinción fotoquímica sugerían que la fotoinhibición ocurría probablemente por la disipación de energía como parte de un proceso de fotoprotección, pero también He y col. (2000) encontraron que este proceso de fotoinhibición, se produce cuando el aporte de nutrientes a las plantas era limitado, y que desaparece cuando se aplican nutrientes y en particular de nitrógeno.

Las heliconias también presentan características morfoanatómicas que le permiten distribuirse en un amplio intervalo de intensidades lumínicas, Simao y Scatena (2001) reportaron que en *Heliconia angusta* y *Heliconia velloziana* caracteres como: canales de aire en diferentes órganos, lamina foliar ancha con un mesófilo delgado y células epidérmicas con una delgada pared celular, son propias de plantas adaptadas a las condiciones de sotobosque en donde viven y en donde prácticamente no hay escases de agua. Por otra parte Rundel y col. (1998) señalan que especies de heliconias que crecen en sitios abiertos como *H. latispatha* presenta menor área foliar, mayor masa específica y un colénquima

más grueso comparado con las especies de sombra *H. mathiasiae* y *H. irrasa* que presentan hojas más grandes y delgadas con menor densidad estomática.

Grubb y Jackson (2007) señalan que las heliconias poseen sus hojas jóvenes plegadas o enrolladas hasta que alcanza un 75-100% de su tamaño final que les permiten ganar rigidez estructural, pero sugieren que esta característica puede tener además una función de protección ante herbívoros invertebrados, ya que la carencia de un borde libre, puede ser un efectivo impedimento al ataque de muchos invertebrados. En el mismo orden de ideas, Henao y Ospina (2008), reportan la ausencia de insectos fitófagos en heliconias, pero un gran número de entomofauna benéfica para cultivos presentes en los agroecosistemas en los cuales se cultivan comercialmente en Colombia.

## 1.2) Distribución del género *Heliconia* en Venezuela

En Venezuela se han citado 24 especies de heliconia y el centro de diversidad se encuentra principalmente en las laderas orientales y occidentales de los Andes, desde el nivel del mar hasta los 1400 m. A pesar de que la mayoría de las especies se encuentran distribuidas en la región de los Andes y del Amazonas; al Norte de la Cordillera de la Costa, se localizan dos especies endémicas *H. villosa* y *H. rodriguensis* (Kress 1997).

Entre las especies de heliconias que se han reportado para Venezuela, *H. bihai* presenta un amplio intervalo de distribución geográfica (Anzoátegui, Sucre, Monagas, Nueva Esparta, Bolívar, Delta Amacuro, Apure, Portuguesa, Aragua, Carabobo, Distrito Federal, Miranda, Yaracuy, Falcón, y Zulia). Varios de sus biotipos han sido confundidos o identificados como una especie diferente, como es el caso de *H. caribae* y *H. humilis* por Aristeguieta y *H. schaeferiana* por Rodriguez (Kress 1997).

### 1.3) Distribución y hábitat del género *Heliconia* en la Eco-Región Sur del Lago de Maracaibo en el occidente de Venezuela

Como Eco-Región, el Sur del Lago de Maracaibo constituye un ecosistema propicio para el crecimiento y desarrollo de heliconias. Se han citado 9 especies para esta región: *H. marginata*, *H. latispatha*, *H. aurea*, *H. acuminata*, *H. platystachys*, *H. episcopalis*, *H. bihai*, *H. caribaeae* y *H. mariae*. (Castillo y Valbuena 2000) dos de estas, *Heliconia episcopalis* y *Heliconia caribaeae* fueron reportadas por Romero (1995) en los relictos de selva. Posiblemente pueden existir algunas otras especies en los bosques inundables, los cuales poseen un alto grado de endemismo florístico, y que Steyermark (1966) citado por Romero (1995) denominó "Centro Catatumbo".

El Sur del Lago de Maracaibo comprendía una selva húmeda tropical que fue deforestada para ser transformada y sustituida por un sistema de reemplazo ganadero (Figura 1) (Romero 1995), en donde los grandes árboles descritos por Goering en 1893 fueron sustituidos por pastizales en un proceso que comenzó en 1940, con una tasa de deforestación anual de 7,43% entre 1975-1988, periodo en el que se eliminó el 89,2% de la selva original y para 1995 solo quedaba el 3,0 % restringido a pequeños relictos selváticos (Figura 2 y 3) (Romero 1995), los cuales hoy en día están amenazados por el temor que poseen los propietarios de que los declaren como tierras ociosas.

El Sur del Lago de Maracaibo constituye una unidad regional con fines de administración y planificación que ocupa unas 795.000 ha y sus límites son: al Este el río Mucujepe, al Oeste los ríos Zulia y Catatumbo, al Norte las márgenes cenagosas del Lago y al Sur la carretera panamericana en la cota de los 90 m. Políticamente comprende entidades federales de los estados Mérida, Táchira y Zulia. Se excluye el estado Trujillo, entidad que indiscutiblemente comprende territorios que forman parte de la gran unidad ecológica-socio-económica que es el Sur del Lago (Figura 4) (Romero 1995).



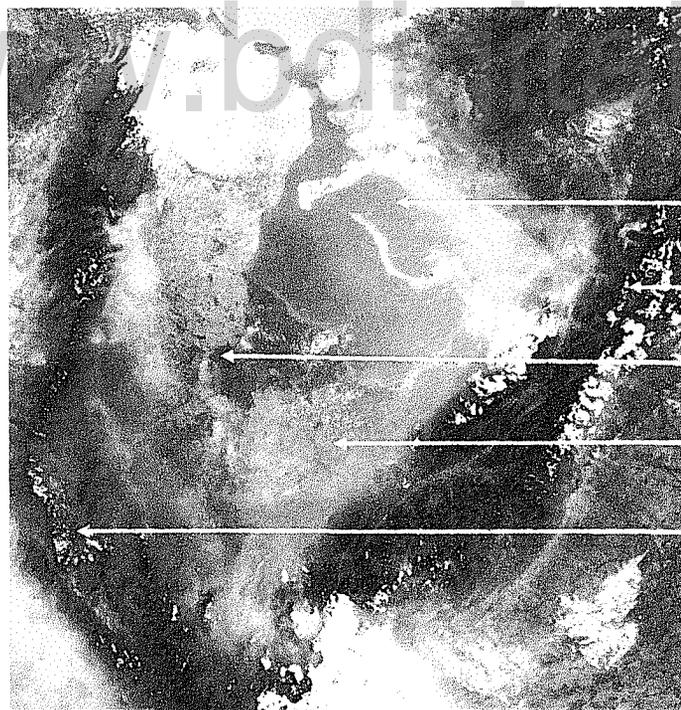
**Figura 1: Sistema de reemplazo en el Sur del Lago de Maracaibo.**



**Figura 2: Relicto de selva Vera de Agua entre los límites de los estados Zulia y Mérida.**



**Figura 3: Bosque de galería estación INIA-CORPOZULIA. Km 41 El Vigía Santa Bárbara del Zulia.**



Lago de Maracaibo

Sierra Nevada de Mérida

Rio Catatumbo

Sur del Lago de Maracaibo

Sierra de Perijá

**Figura 4: Eco-región Sur del Lago de Maracaibo.**

La distribución de las especies de heliconias apreciadas por el autor de este trabajo en los pequeños relictos de selva y áreas intervenidas indican que:

*H. marginata*: Plena exposición solar, pero en suelos saturados de agua. Alta presencia en las ciénagas de Juan Manuel (Figura 5).

*H. platystachys*: Sombra parcial al borde de bosques (Figura 6).

*H. mariae*: Sombra, dentro del bosque (Figura 7).

*H. latispatha*: Sombra parcial al borde de bosques. Pie de monte (Figura 8).

*H. episcopalis*: Sombra parcial al borde de bosques, puede observarse a plena exposición solar si está a la orilla de caños (Figura 9).

*H. hirsuta*. Sombra parcial al borde de bosques al pie de monte (Figura 10).

*Heliconia bihai*: es una especie que se observa creciendo al borde de los relictos de selva, orillas de carretera y márgenes de los ríos, bajo sombra y a plena exposición solar, desde las planicies aluviales hasta pie de monte, demostrando una alta capacidad de adaptarse a diferentes ambientes lumínicos (Figura 11).

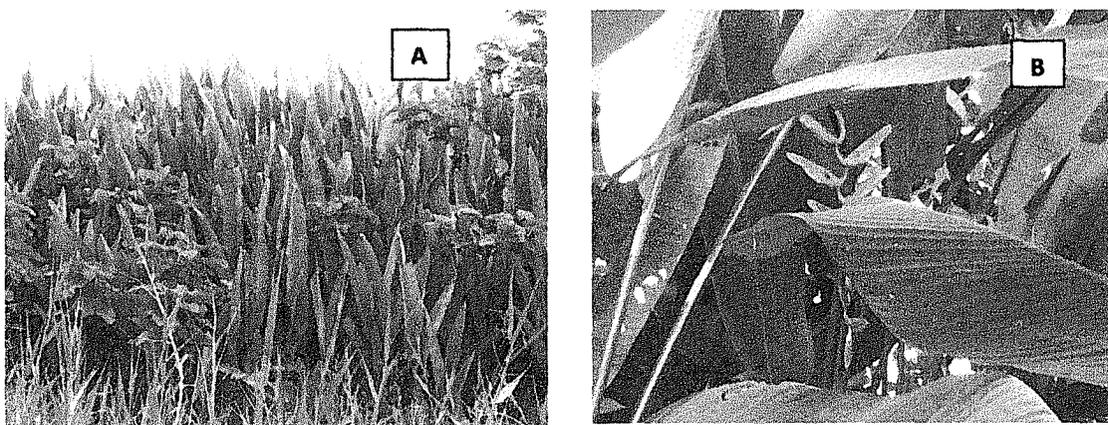
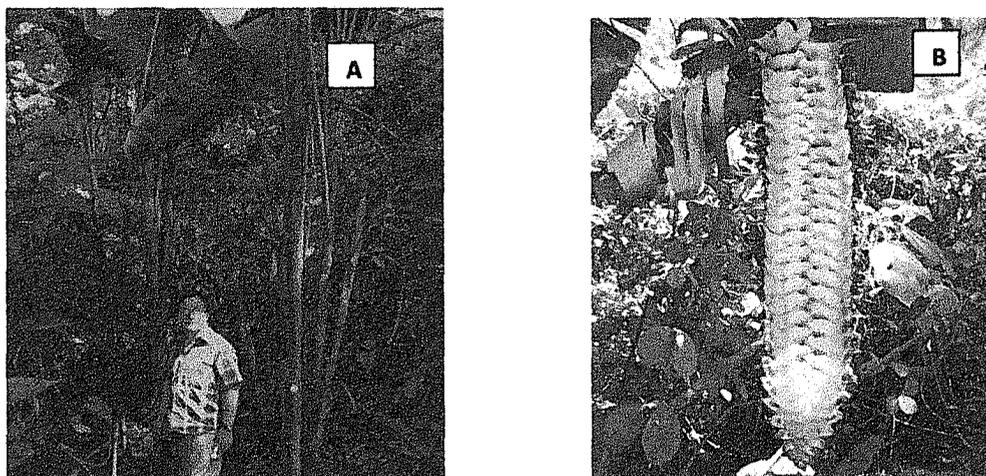


Figura 5: *Heliconia marginata*. Creciendo a plena exposición solar (A). Sinflorescencia (B).



Figura 6: *Heliconia platystachys*. Borde de bosque (A). Sinflorescencia (B).

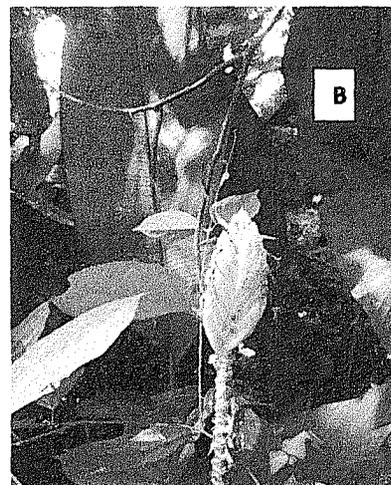


**Figura 7: *Heliconia mariae*. Planta dentro del bosque (A). Sinflorescencia (B).**

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)



**Figura 8: *Heliconia latispatha*.**



**Figura 9: *Heliconia episcopalis*. Borde de Bosque (A). Sinflorescencia (B).**

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)



**Figura 10: *Heliconia hirsuta*.**



**Figura 11: *Heliconia bihai*. Creciendo a plena exposición solar (A). Creciendo al borde de bosque (B). Sinflorescencia (C).**

#### 1.4) Distribución mundial de *H. bihai*

La distribución mundial de *H. bihai* comprende las Antillas Menores, Brasil, Colombia, Guyana, Haití, Jamaica, República Dominicana, Surinam y Venezuela. Siendo específicamente de distribución tropical (Lennart 1981, Kress y col. 2004) (Figura 12). Por su parte Standley y Steyermark (1946) citado por Sosof y col. (2006) la reportan también en Guatemala.

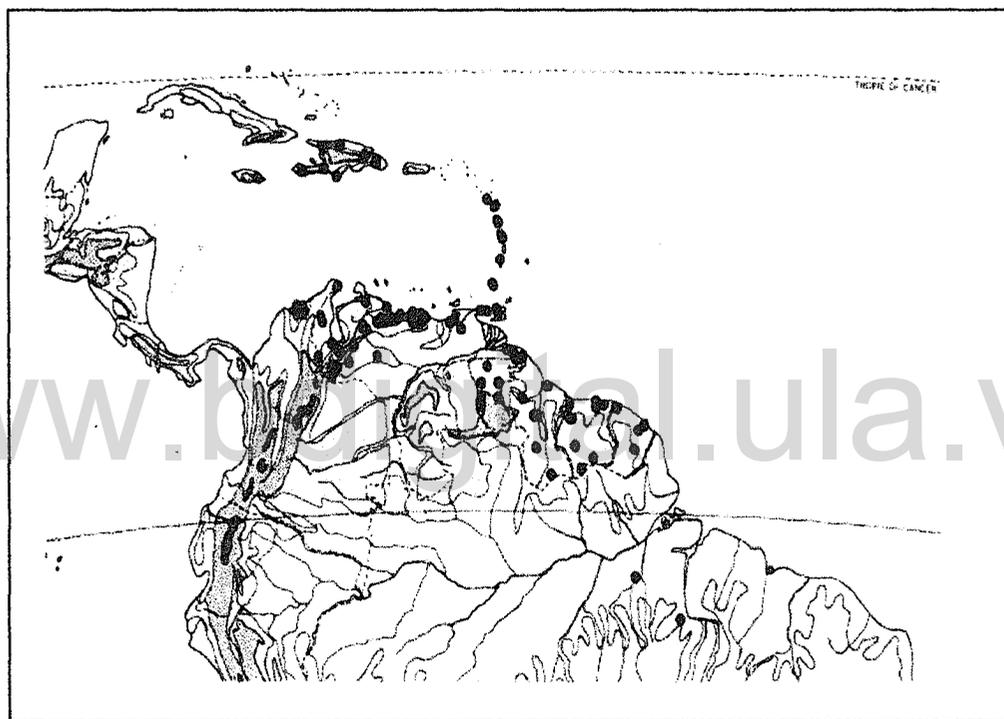


Figura 12: Distribución mundial de *Heliconia bihai* según Lennart (1981).

#### 1.5) Características de *H. bihai*

Kress y col. (2004), describen a *H. bihai* como un musoide, de 2-5 metros de altura. Hoja con pecíolo de 50-130 cm de largo y lámina de 100-240 por 25-30 cm. Inflorescencias erecta, de 30-55 cm de largo. Raquis recto, por lo general rojo, algunas veces con amarillo y verde, y glabro. Espatas dísticas, 7-11 por inflorescencias, orientadas 40-70°, rojas a anaranjadas, márgenes amarillo-

verdosas, glabras y de 10-18 por 10-14 cm. Flores blancas hacia la base con un tercio distal verde pálido, sépalos esparcidamente hirsutos hacia el ápice, y débilmente parabólica a sigmoides. Standley y Steyermark (1946) citado por Sosof y col. (2006) señalan que las flores de aproximadamente 3 cm de largo con segmentos verdes brillante y fruta turquesa-azul.

Por su importancia económica como planta de cultivo en la floricultura tropical, *H. bihai* cuenta con estudios dirigidos a alcanzar un manejo agronómico, entre ellos se encuentran: germinación utilizando métodos de escarificación mecánica (Gomez-Merino y col. 2010), aclimatación de explantes provenientes de cultivos *in-vitro* (Viegas y col. 2005) y manejo de sombra para la producción comercial de inflorescencias (Ospino y Piñeros 2006).

En cuanto al sombreado de *H. bihai* en cultivos de flores, Ospino y Piñeros (2006) indican que algunas variedades requieren 100% de radiación solar y otras 50% aunque Maciel y Rojas (1991) señalan que no encontraron diferencias significativas en cuanto al área foliar entre plantas de *H. bihai* que crecían a plena exposición solar y bajo umbráculos con 40% de radiación. Ospino y Piñeros (2006) recomiendan que para la producción comercial en condiciones de campo abierto se deben sembrar de forma intercalada con árboles como la Melina (*Melina arbórea*), La Higuera (*Ricinus communis*), el Poro (*Eritrina sp*) u otro tipo de árbol que no compita por nutrientes ni luminosidad.

## 1.6) Planteamiento del problema

La posible plasticidad de *H. bihai* de adaptarse a diferentes condiciones lumínicas, que van desde condiciones heliófitas hasta áreas expuestas a plena exposición solar hacen que surjan las siguientes preguntas:

¿Cómo se afectan las características fisiológicas y morfoanatómicas en ambientes contrastante de luminosidad para esta especie?

¿Cuál es la condición lumínica en la que podría ocurrir fotoinhibición en individuos de poblaciones expuestas y en individuos de poblaciones que crecen bajo sombra?

¿Cuál es la plasticidad fotosintética de la especie cuando se someten plantas de condiciones de baja radiación ( $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a moderada ( $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y plena exposición solar?

¿Cómo es la fenología reproductiva en poblaciones que crecen en condiciones naturales en cuanto a la producción de flores en ambientes de luminosidad contrastantes?

Para responder estas preguntas, el problema lo vamos a abordar estudiando los patrones de intercambio de gases en individuos de poblaciones que crecen naturalmente en ambientes contrastantes de luminosidad (bajo sombra en relictos de bosque y a plena exposición) en campo y experimentalmente utilizando diferentes condiciones de sombra (exposición total y sombra parcial ( $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )).

### 1.7) Objetivos:

#### Objetivo general:

Estudiar la respuesta ecofisiológica, concretamente el intercambio de gases, la morfoanatómicas y la fenología reproductiva de *Heliconia bihai* en condiciones lumínicas contrastantes.

#### Objetivos específicos:

- 1) Evaluar la respuesta fotosintética de individuos de poblaciones de *Heliconia bihai* que se encuentren en condiciones contrastantes de luz (sombra y plena exposición solar).
- 2) Comparar la conductancia estomática y tasas de transpiración en *Heliconia bihai* bajo sombra y plena exposición solar.
- 3) Comparar el potencial hídrico foliar de individuos que crecen bajo sombra y a plena exposición solar.
- 4) Comparar contenido de clorofila y nitrógeno por unidad de peso seco (relación clorofila/nitrógeno) en individuos que se encuentren en condiciones contrastantes de luz.
- 5) Comparar las características anatómicas foliares y la fenología reproductiva de individuos de sol y de sombra.
- 6) Conocer la capacidad de aclimatación fotosintética de plantas de *H. bihai* del ecotipo de sombra en un gradiente lumínico bajo condiciones controladas de luz en vivero.

### 1.8) Hipótesis:

- 1) La amplia distribución de *H. bihai* en condiciones lumínicas contrastantes indica que esta planta podría tener una alta plasticidad fenotípica a cambios en el ambiente luz, lo cual se manifestaría por una alta capacidad de aclimatación del aparato fotosintético y de la morfología y anatomía de la hoja debido a cambios repentinos en la irradiancia.
- 2) Los individuos que se encuentran creciendo en condiciones naturales heliófitas presentarán mayores tasas fotosintéticas, conductancia estomática y de transpiración en respuesta a una mayor cantidad de luz y DPV, así como una menor cantidad de clorofila por unidad de nitrógeno foliar, en comparación a las que crecen en condiciones naturales umbrófilas.
- 3) Los individuos que se encuentran en condiciones heliófitas, presentarán una lamina foliar más gruesa, mayor densidad estomática, mesófilo más diferenciado y mayor peso foliar específico en comparación a los que crecen bajo sombra.
- 4) Los individuos que se encuentran en condiciones heliófitas, podrían presentar mayores niveles de producción de flores, posiblemente debido a las altas tasas fotosintéticas; no obstante el tamaño de las sinflorescencias podrían variar entre las poblaciones.

## **2) MATERIALES Y METODOS:**

### **2.1) Eco Región Sur del Lago de Maracaibo**

El Sur del Lago de Maracaibo es una unidad regional con fines de administración y planificación que ocupa unas 975.000 ha distribuida entre siete municipios de los estados Zulia, Táchira y Mérida (Romero 1995). Actualmente es una zona de gran desarrollo agropecuario en donde destaca la ganadería de doble propósito, cultivos de plátano, cacao y frutales.

#### **Clima**

Las condiciones climáticas generales prevalecientes en la zona corresponde a las tropicales de la faja megatérmica, afectada por los vientos alisos, por el relieve del terreno y por la proximidad a la costa del mar Caribe, a cuyo largo circula la rama septentrional de la Corriente Ecuatorial del Atlántico Sur (MOP. 1972). El clima es modificado por las características propias del área, como son: Las variaciones altitudinales, la cercanía al Lago de Maracaibo, la presencia de la Sierra de Perijá y la cordillera de Mérida (Chacón y López 2001).

Las precipitaciones varían de manera ascendentes en sentido Norte - Sur y abarca desde los 1300 mm (estaciones Santa Bárbara y Puerto Concha) cerca del lago, pasando por los 1900 mm en el Vigía y sus alrededores en contacto con el piedemonte andino y alcanza los 2500 mm en la estación la Fría. De acuerdo a estos valores el gradiente de precipitación aumenta 100 mm por cada 10 Km en sentido Norte - Sur (Romero 1995). La diferencia espacial de la precipitación se debe a dos factores principales: por una parte la presencia de las cordilleras de los Andes y Perijá, las que a modo de barreras constituyen un obstáculo para la circulación de los vientos del NE que ingresan por el Golfo de Venezuela; el segundo factor son las masas de aire marítimo incidente que se deslizan sobre las vertientes montañosas andinas y que aportan masas de aire descendentes que se unen con los vientos del Norte; dando como resultado que en su punto

de contacto, entre los límites Zulia - Táchira, se encuentren las más altas precipitaciones de la región (Andressen 1965).

La figura 13, corresponde al patrón de distribución de lluvia y temperatura elaborado con datos de la estación meteorológica el Vigía de la Fuerza Aérea Venezolana entre el 2000 y el 2012. Los meses de mayor precipitación fueron Abril y Noviembre mientras que Febrero y Junio, fueron los meses de menor precipitación. Por otra parte la figura 14, corresponde al patrón de distribución de lluvia y temperatura elaborado con datos de la estación meteorológica La Glorieta de Santa Bárbara del Zulia entre 2007 y el 2013. Los meses de mayor precipitación fueron Junio y Noviembre mientras que Enero y Febrero los de menor precipitación. Para el área de estudio podríamos señalar que los suelos tuvieron una buena disponibilidad de agua.

En relación a la temperatura, se estima una temperatura media mensual de 26,9 °C. La diferencia del mes más cálido con respecto al menos cálido, es de 1,6°C (mayo 27,6°C; enero 26°C). Las mayores temperaturas máximas medias ocurren en los meses de agosto y septiembre con 31,9°C y 32°C, respectivamente. Las menores medias se presentan en los meses de febrero y marzo con 22,1°C y 22,9°C, respectivamente (MARNR. 1981).

La humedad relativa del Sur del Lago de Maracaibo es de 83%. El mes de diciembre (85%), presenta el valor más alto, siendo marzo (81%), abril (79%) y julio (81%) los meses que tienen valores más bajos (MARNR. 1981).

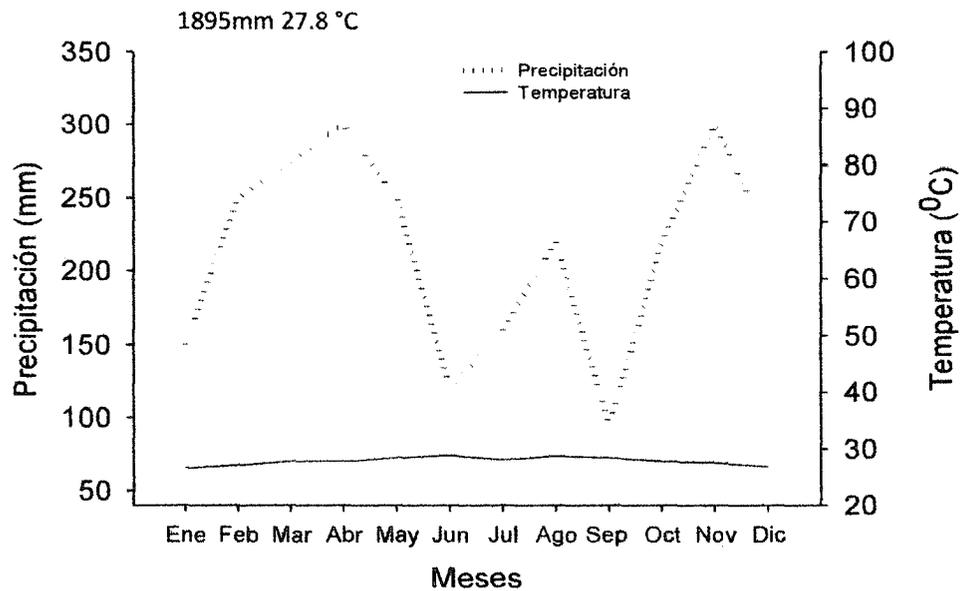


Figura 13. Patrón de distribución de precipitación y temperatura. Estación El Vigía Fuerza Aérea Venezolana (08° 36' N 71° 37'W). Estado Mérida para el periodo 2000-2012. Promedio anual de precipitación y temperatura

www.bdigital.ula.ve

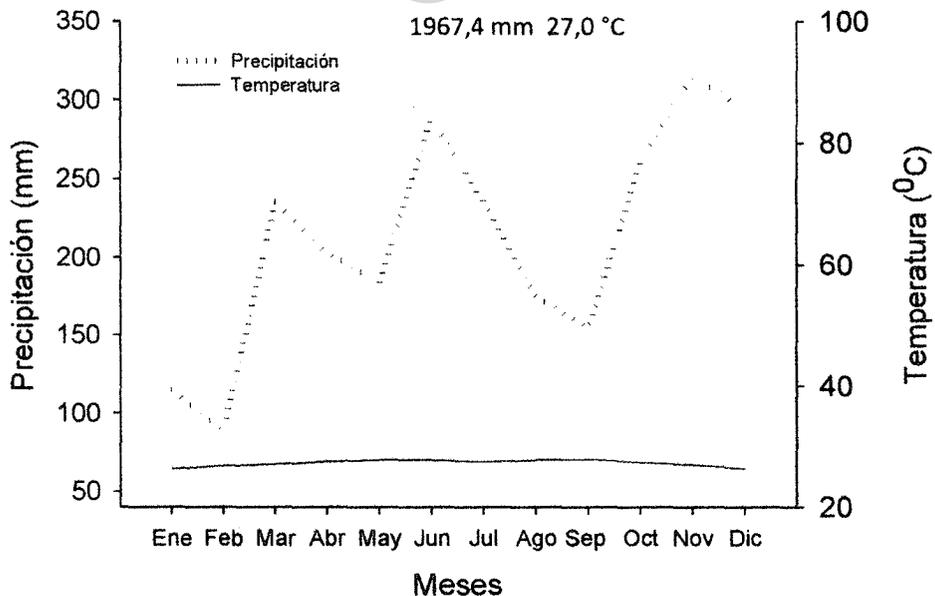


Figura 14. Patrón de precipitación y temperatura. Estación La Glorieta. Santa Bárbara de Zulia (08° 57' N 72° 01' W). Estado Zulia para el periodo 2007-2013. Promedio anual de precipitación y temperatura.

### **Hidrografía**

Entre los ríos más importantes Sur del Lago de Maracaibo se encuentran: el río Catatumbo, Zulia, Chama, Mucujepe y Escalante los cuales desembocan sus aguas en el Lago de Maracaibo (MARNR. 1981).

### **Suelos**

El informe técnico del MARNR (1981), señala que ha habido poca incorporación de materia orgánica al suelo y ésta se ha mas o menos estabilizado formando un horizonte A1; los horizontes cámbricos están caracterizados por el lavado de carbonatos, que se ha movilizadado en la mayoría de los suelos formando concreciones en los horizontes inferiores de algunos de ellos; en otros ha habido recarbonataciones. La meteorización y redistribución del hierro es común en muchos de estos suelos; el recubrimiento de las partículas de arena y limo coadyuvados por la acción de los microorganismos han originado en la mayoría de los casos una estructuración débil; en otro grupo de suelos se ha podido observar además un fuerte lavado de bases.

### **Vegetación**

El Sur del Lago de Maracaibo tiene una vegetación original típica de Selva Macrotérmica Pluvial (MARNR. 1981). Según Romero (1995), la vegetación natural fue eliminada en el 97% y reemplazada principalmente por pastizales para la ganadería y por plantaciones de plátano, quedando pequeños relictos de selva compuestos por tres estratos; en el primer estrato llamado dosel y emergentes, destacan la Ceiba (*Ceiba pentandra*), el Higuero (*Ficus sp*), el Charo negro (*Tropis racemosa*) y el Trompillo (*Guarera guinodia*). En el segundo estrato llamado intermedio destacan las plantas *Bactris sp* y en el tercer estrato llamado sotobosque destacan el Coralito (*Camelia patens*), el Cafecito (*Palicourea demissa*), el Pílon (*Andira inermis*) el Cojón de verraco (*Neoxythece dura*) y los platanillos (*Heliconia episcopalis* y *Heliconia caribaeae*).

## Área de Estudio

El estudio se realizó en un área que comprende un relicto de bosque de galería entre las estaciones Chama INIA y CORPOZULIA, Km 41 de la carretera El Vigía Santa Bárbara del Zulia estado Zulia ( $8^{\circ} 37' 30''$  N;  $71^{\circ} 42' 18''$  W) y por otra parte la finca Judibana propiedad de la Universidad de los Andes, ubicada en el Vigía estado Mérida ( $8^{\circ} 43' 30''$  N;  $71^{\circ} 44' 20''$  W) en donde crece *Heliconia bihai* de manera natural en poblaciones de sol y sombra.

El ensayo de aclimatación fotosintética a cambios en el ambiente de luz, se realizó en el vivero de la Universidad Nacional Experimental del Sur del Lago "Jesús María Semprum" de Santa Bárbara de Zulia estado Zulia.

### 2.2) Variables microclimáticas

Se realizaron medidas de temperatura del aire con un termómetro digital y termopares cobre-constantan y medidas de humedad relativa con un higrómetro digital aproximadamente a las 10:00 am, 12:00 m, 2:00 pm y 4:00 pm.

Se realizaron medidas de temperatura foliar con termopares de cobre-constantan conectados a la hoja. Se midió la temperatura foliar en 3 individuos colocando una termocupla foliar en el envés de una hoja completamente expandida. Al lado de cada termocupla foliar se colocó una termocupla para la temperatura de aire. La humedad relativa se midió con un higrómetro digital a las mismas horas que la temperatura.

La Diferencia de Presión de Vapor hoja-aire (DPV), que es la diferencia entre la presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja ( $\rho_h$ ) y la presión de vapor ambiental ( $\rho_a$ ). El cálculo se hizo a través de la humedad relativa ambiental y tablas de presión de vapor de saturación (Pearcy y col. 1989) utilizando la siguiente fórmula: DPV:  $\rho_h - (\rho_a \times HR/100)$  donde:

$\rho_h$  = Presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (KPa).

$\rho_a$  = Presión de vapor de saturación a la temperatura del aire (KPa).

HR= Humedad relativa (%).

### 2.3) Mediciones de intercambio de gases

Se realizaron 6 cursos diarios de mediciones de intercambio de gases en un periodo de tiempo comprendido entre octubre del 2011 y abril del 2012 (Tabla 2).

Se utilizó un sistema portátil (ADC Lci, Hoddesdon RU) para la determinación de intercambio gaseoso foliar, se realizaron medidas de asimilación de CO<sub>2</sub> (A), transpiración (E) y conductancia estomática (gs). Este equipo consta de una cámara foliar, una unidad de suministro de aire y un analizador de gases infrarrojo. La eficiencia en el uso de agua instantánea (EUA) se calculó como la relación A/E.

Tabla 2. Fechas y área de estudio de mediciones de intercambio de gases

Área de Estudio	Fechas
Relicto de bosque de galería entre las estaciones Chama INIA y CORPOZULIA, Km 41. Estado Zulia	7/10/11
	8/10/11
Finca Judibana. Universidad de los Andes. Vigía estado Mérida	4/11/11
	31/1/12
	3/2/12
	13/4/12

El material foliar se colocó dentro de la cámara por la cual pasa un flujo de aire controlado, con concentraciones conocidas de vapor de agua y CO<sub>2</sub>. Las tasas de asimilación, conductancia estomática y transpiración se determinaron a

través de las tasas de flujo de aire, del área foliar encerrada dentro de la cámara y de las diferencias de concentraciones de vapor de agua y CO<sub>2</sub> que entra y sale de la cámara (referencia y análisis).

Se seleccionaron 5 individuos por población de cada condición lumínica (sombra y plena exposición solar). Se calcularon tasas promedios de fotosíntesis y transpiración en hojas nuevas completamente expandidas (5 replicas), aproximadamente a las 10:am, 12:00 m, 2:00 pm y 4:00 pm las cuales se presentarán en tablas. Se utilizó la prueba estadística no paramétrica U Mann-Whitney usando el programa estadístico SPSS Versión 20 para comparar (P<0,05) los promedios y los máximos de fotosíntesis y transpiración.

#### **2.4) Fluorescencia de la clorofila**

Para medir la posible fotoinhibición de las plantas en los diferentes tratamientos se usó un fluorímetro PAM-2500 Walz.

En la finca Judibana los días 31/1/12 y 13/4/12 se tomaron mediciones en hojas pre-adaptadas a la oscuridad en cinco individuos en cada condición lumínica. Las hojas se taparon cerca de las 9:00 am y a la hora se midió la actividad fotoquímica y se determinó la eficiencia cuántica potencial [ $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ ], donde  $F_m$  y  $F_o$  son los rendimientos de fluorescencia máximo y mínimo respectivamente para hojas adaptadas a la oscuridad, el valor 0,84 será tomado como la fracción general de la radiación total absorbida por las hojas (Demmig y Björkman 1987).

Adicionalmente para tres cursos diarios en los días: 31/1/12, 3/2/12 y 13/4/12 en cinco individuos se midieron también los parámetros de fluorescencia de:

Eficiencia cuántica del PSII ( $\Phi_{PSII}$ ): Mide la proporción de energía absorbida que está siendo usada para impulsar el proceso fotoquímico.

$$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m'$$

Coeficiente de extinción fotoquímico (qP): Representa la proporción de la energía de excitación atrapada por los centros de reacción abiertos y que ha sido usada para el transporte de electrones.

$$qP = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_o')$$

Coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ): Representa la proporción de energía disipada térmicamente.

$$NPQ = F_m - F_m' / F_m'$$

Transporte total de electrones (J): Representa la tasa de transporte de electrones.

$$J = ((F_m' - F_s) / F_m') \times 0,84 \times 0,5 \times PAR \text{ (m}^{-2} \text{ s}^{-1}\text{)}$$

0,84: Equivale a la proporción de luz que es absorbida.

0,5: Equivale la proporción de luz que es transferida a cada uno de los fotosistema.

Las medidas fueron realizadas aproximadamente a las 10:00 am, 12:00 m, 2:00 pm y 4:00 pm. Se calcularon los promedios y tasas máximas por hora en cada curso las cuales se presentaran en tablas y se analizaron a través de la prueba estadística no paramétrica U Mann-Whitney ( $P < 0,05$ ) usando en programa estadístico SPSS versión 20.

## 2.5) Medición del estado hídrico

El estado hídrico de las plantas se midió realizando un corte en la parte apical de la lamina foliar adulta, para así exponer la nervadura central, esta hizo el papel del peciolo de la hoja cuando se empleó la cámara de presión de Scholander.

Con esta técnica, antes del corte, la columna de agua en el xilema se encuentra bajo tensión, pero cuando se rompe por efecto del corte del órgano, el agua en el xilema se encuentra sin una tensión de oposición. La superficie del corte

aparece más opaca y seca. Para medir el potencial hídrico se presuriza la cámara con gas de nitrógeno comprimido, hasta que el agua del xilema regrese a la superficie del corte, la presión necesaria para llevar el agua a la superficie, es llamada presión de equilibrio y es fácilmente detectable por el cambio en la apariencia en la superficie del corte, que se vuelve húmeda y brillante. La presión de equilibrio es igual en magnitud (pero opuesta en signo) a la presión negativa que existe en la columna del xilema antes del corte del órgano (Taiz y Zeiger 1998).

Para cada curso diario en cada condición lumínica, se midió el potencial hídrico en cuatro hojas, comenzando entre las 10:00 am (potencial máximo), al medio día (potencial mínimo) y en la tarde entre las 4:00 y 5:00 pm al final de las mediciones de intercambio gaseoso.

## **2.6) Fenología reproductiva**

En el campo se realizó el marcaje de plantas que se encontraban bajo sombra y a plena exposición solar para hacer el estudio de la fenología reproductiva bajo estas dos condiciones contrastantes.

Se marcaron 30 plantas en sombra y 30 plantas a plena exposición solar a una distancia que se consideró que las seleccionadas no eran clones de un mismo genet, y en las cuales se midieron mensualmente: brácteas por sinflorescencia, largo de las brácteas y largo de la sinflorescencia. Adicionalmente en otras 10 plantas marcadas por condición lumínica se midieron mensualmente, el número de flores inmaduras, flores maduras, frutos inmaduros y frutos maduros.

Los resultados obtenidos se analizaron estadísticamente con un análisis de varianza (ANOVA) usando el programa estadístico SPSS Versión 20.

## 2.7) Medición del contenido de Nitrógeno y clorofila foliar

Para muestras foliares de tres individuos de cada condición lumínica se midió el contenido de nitrógeno foliar total a través del método micro Kjeldahl, de digestión ácida, destilación y titulación con HCL 0.01 N (Müller 1961) en muestras tomadas en la parte media de la lamina foliar de la hoja anterior a la hoja bandera. Las cantidades medidas se expresaron en mg de N total/g de peso seco de muestra. Se calcularon los promedios los cuales se presentaran en tablas y se analizaron a través de la prueba estadística no paramétrica U Mann-Whitney ( $P < 0,05$ ) para las plantas de campo y Kruskal Wallis para el ensayo de aclimatación, usando el programa estadístico SPSS versión 20.

Para la medición del contenido de clorofila, se tomaron discos de la parte central de la hoja anterior a la hoja bandera en tres individuos para cada condición lumínica y se colocaron en Acetona al 80% (v/v), se homogenizó el tejido, se tomaron 25 ml del filtrado para las determinaciones de clorofila espectrofotométricamente a una absorbancia de 645 y 663 nm (Arnon 1949).

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

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

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

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

Donde: Ct: Contenido de clorofila total, Ca: Contenido de clorofila a, Cb: Contenido de clorofila b y D son los valores de absorbancia a las respectivas longitudes de onda obtenidas en el espectrofotómetro (Arnon 1949).

Se calcularon los promedios y se realizó la prueba estadística no paramétrica de U Mann-Whitney ( $P < 0,05$ ) para las plantas de campo y Kruskal Wallis ( $P < 0,05$ ) para el ensayo de aclimatación usando el programa estadístico SPSS Versión 20.

## **2.8) Anatomía Foliar**

Se realizaron mediciones del espesor de la lámina foliar, del mesófilo, la hipodermis, la epidermis y densidad estomática. Para ello las muestras de la hoja anterior a la hoja bandera fueron tomadas en campo y fijadas en FAA (Formalina 45%, ácido acético 45% y alcohol etílico 70%) a razón de cinco individuos de sombra y cinco de sol, y de tres individuos de cada condición lumínica para el ensayo de aclimatación. se realizaron cortes de la sección transversal y longitudinal del tejido y se observó al microscopio de luz, para tomar información del espesor del parénquima y de la lamina foliar, adicionalmente se hicieron raspados de epidermis para la determinación de densidad de estomas.

Se tomaron fotografías de los montajes al microscopio óptico y se realizaron las mediciones utilizando el programa AutoCAD Versión 2011 (Alvarez 2009), Se calcularon los promedios y se realizó la prueba estadística no paramétrica de U Mann-Whitney ( $P < 0,05$ ) para las plantas de campo y Kruskal Wallis ( $P < 0,05$ ) para el ensayo de aclimatación usando el programa estadístico SPSS Versión 20.

### **Cortes a mano alzada**

Se utilizó el protocolo señalado por D 'ambrogio (1986).

- Las muestras traídas del campo al laboratorio, se fijaron en FAA por 48 horas, luego se pasaron a una solución de etanol 50% para mantenerlos hasta el momento de usarlas.
- Para comenzar los cortes, las muestras se lavaron 2 o 3 veces con agua, y con la ayuda de una lupa estereoscópica y una hojilla se hicieron cortes finos longitudinales y transversales.
- Los cortes se lavaron con agua y luego se colocaron en cloro hasta que se descoloraran.

- Se hicieron 3 lavados con agua y se pasaron por ácido acético 10% por  $\pm$  2 minutos.
- Se hicieron 3 lavados con agua y se pasaron por alcohol 50%  $\pm$  2 minutos.
- Se hicieron 3 lavados con agua y luego se procedió a realizar una doble tinción de relación 7:3 (7 partes de Alcian blue 0,5% + Ácido tartárico 1% y 3 partes de Safranina 0,5%) por 20 minutos.
- Se hicieron 3 lavados con agua y se colocaron en reposo en una cápsula de Petri que contenía agua y unas gotas de alcohol.
- Se hizo el montaje en glicerina acuosa al 50%.

### **Desprendimiento de epidermis**

Se utilizó el protocolo señalado por D 'ambrogio (1986).

- Se cortaron trozos pequeños de hojas y se colocaron en ácido nítrico al 10%.
- Se calentó  $\pm$  30 minutos, hasta que comenzó a desprenderse la epidermis.
- Con la ayuda de una lupa estereoscópica se terminó de desprender la epidermis y se hicieron 3 o 4 lavados con agua.
- Se pasaron por ácido acético 10%  $\pm$  2 minutos y se hicieron 3 o 4 lavados con agua.
- Se hizo una doble tinción relación 7:3, luego se realizaron 3 lavados con agua y se colocaron en reposo en una cápsula de Petri que contenía agua y unas gotas de alcohol.
- Se hizo el montaje en glicerina acuosa al 50%.

### **2.9) Ángulo de inclinación de la hoja**

Se tomaron fotografías para 30 plantas de sol y de sombra y se le midió el ángulo de inclinación a la hoja anterior de la hoja bandera (Figura 15),

utilizando el programa AutoCAD Versión 2011 (Alvarez 2009), posteriormente se analizaron los resultados mediante la prueba estadística de ANOVA usando el programa estadístico SPSS Versión 20.

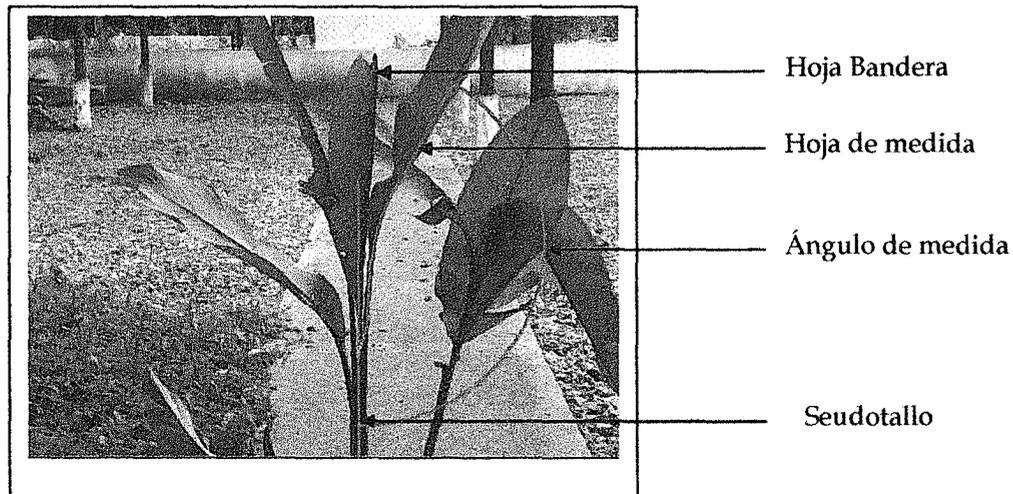


Figura 15: Forma en que se midió el ángulo foliar

### 2.10) Vivero (Ensayo de aclimatación)

En un vivero se trabajó con individuos de la población de sombra. El método consistió en extraer los rizomas del campo, transportarlos al vivero para sembrarlos en bolsas de 5 kg en una mezcla de sustrato 50:50 de arena y tierra negra para someterlos a las diferentes condiciones lumínicas consideradas en la tabla 3.

Para seleccionar las diferentes condiciones lumínicas consideradas se procedió de la siguiente manera: en un día completamente despejado se realizó un curso diario (8, 10, 12, 14, 16, 18 horas) de mediciones de la radiación bajo la malla marca TRICAL # 60 del vivero de la Universidad Sur del Lago y bajo un dosel de un bosque adyacente a la universidad y que forma parte del Jardín Botánico

Sur del Lago. Se tomó el promedio de la radiación bajo la malla como  $\approx 600 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y bajo el dosel del bosque como  $\approx 250 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

**Tabla 3: Condiciones experimentales lumínicas en vivero bajo las cuales fueron sometidos los individuos de *H. bihai*.**

Número de plantas	Condiciones lumínicas
20	Plena exposición solar
20	Aproximadamente a $600 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
20	Aproximadamente a $250 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

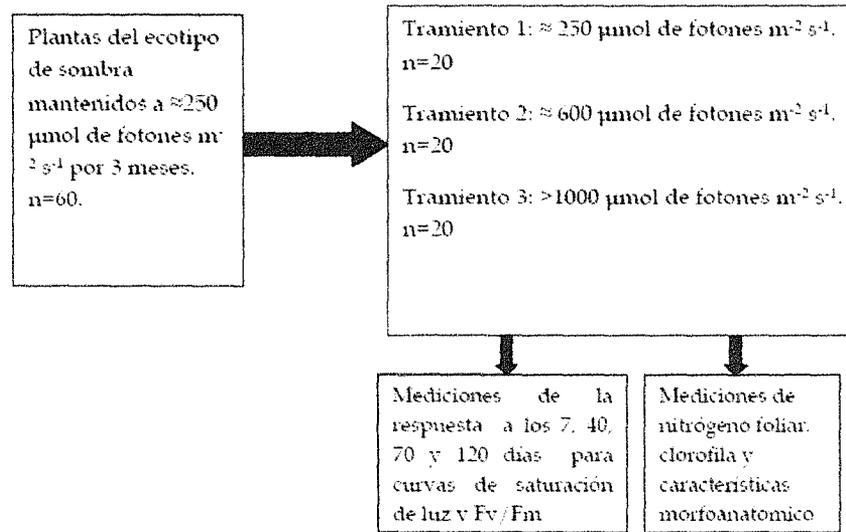
Las plantas se mantuvieron a  $\approx 250 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  por un periodo de tres meses, tiempo para que el rizoma produjera hojas, se colocaron 20 plantas por tratamiento de luz ( $\approx 250 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $\approx 600 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y plena exposición solar respectivamente), a los cuales se les realizaron curvas de saturación de luz de la fotosíntesis y de fluorescencia de la clorofila, en hojas nuevas completamente expandidas en tres individuos a los 7, 40, 70 y 120 días luego del traslado desde  $\approx 250 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a  $\approx 600 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y plena exposición solar (Figura 16), esto con el fin de estudiar los patrones de aclimatación fotosintética a los diferentes ambientes de luz considerada.

Para las curvas de saturación de luz de la fotosíntesis, se utilizó como medida de luz incidente la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) que incide sobre la hoja y la ecuación  $f = a \cdot (z+x) / (z+b+x)$ . En la parte inicial de la curva de saturación se encuentra el punto de compensación de luz que corresponde a la densidad de flujo fotónico en el que el intercambio neto de  $\text{CO}_2$  de la hoja es cero, debido a que se igualan las tasas de consumo fotosintético de  $\text{CO}_2$  y de producción de  $\text{CO}_2$  mediante procesos respiratorios. Con una determinada

densidad de flujo fotónico la fotosíntesis neta se satura; esto corresponde al punto de saturación luminoso, considerándose esta tasa como una medida de su capacidad fotosintética ( $A_{max}$ ). La pendiente inicial de la curva viene determinada por las reacciones fotoquímicas, mientras que la fase propiamente de saturación depende de las características bioquímicas de la fotosíntesis o reacciones de asimilación del  $CO_2$ . La pendiente inicial puede describirse como el rendimiento cuántico ( $\Phi$ ) o eficiencia fotosintética en función de los fotones absorbidos ( $mol\ CO_2\ mol^{-1}$  de fotones) (Azcón-Bieto y Talón 2008).

Como herramientas estadística para determinar el nivel de significancia en los promedios y en algunos casos los máximos de cada variable medida para los individuos examinados en cada tratamiento de luz ( $\approx 250\ \mu mol\ fotones\ m^{-2}\ s^{-1}$ ,  $\approx 600\ \mu mol\ fotones\ m^{-2}\ s^{-1}$  y plena exposición solar), se utilizó un PERMANOVA de dos vías considerando los niveles de luz y tiempo como factores. También se realizó un ANOVA de medidas repetidas utilizando el programa SPSS para ver diferencias en el tiempo para un tratamiento.

Al final del ensayo a los 120 días, se realizaron estudios anatómicos y de contenido de clorofila y nitrógeno foliar en tres individuos por cada condición lumínica. Los resultados obtenidos se analizaron estadísticamente con la prueba Kruskal Wallis usando el programa estadístico SPSS Versión 20.



**Figura 16: Protocolo del experimento de aclimatación de plantas del ecotipo de sombra de *H. bihai* a un incremento en la radiación.**

www.bdigital.ula.ve

### 3) Resultados

#### 3.1) Variables microclimáticas

De los seis cursos diarios de medición de variables microclimáticas y de intercambio gaseoso en los ecotipos de sombra y sol en el campo, se seleccionó el día 31/1/2012 para mostrar los valores de las variables medidas, este fue realizado en la finca Judibana de la Universidad de los Andes, El Vigía estado Mérida y adicionalmente se presentan tablas con los máximos, mínimos y promedios diarios de todos los cursos.

Se determinó que el 31/1/2012 *H. bihai* ecotipo de sol recibe en promedio tasas de DFF de  $983 \pm 120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  aunque para el caso de este curso se observa un pico de  $1471 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a las 16:00 horas, en general para el resto de los días medidos, esto ocurre cerca de las 2:00 de la tarde, hora a partir de la cual comienza a disminuir (Figura 17). Al compararlo con el ambiente de sombra vemos que en este no existen cambios tan bruscos ya que desde las 12:00 m se presentan valores entre 100 y  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  hasta las 4:00 pm.

La temperatura foliar y del aire el 31/1/2012 para las condiciones de sol y de sombra van aumentando a lo largo del día, alcanzando para la hoja un máximo de  $35,9^\circ\text{C}$  en el ecotipo de sol y  $30,7^\circ\text{C}$  para el de sombra, cerca de las 4:00 de la tarde, el mismo comportamiento tuvo el DPV, en donde el ecotipo sol alcanza un máximo de 2,80 KPa y el de sombra 2,00 KPa a las 4:00 pm (Figura 17 y Tabla 4 ).

En general para los 6 días de mediciones, en las condiciones de plena exposición solar, se registraron los mayores valores de temperatura del aire, temperatura de la hoja, DPV y Densidad de flujo de fotones (Tabla 4 y 5).

**Tabla 4: Variables microclimáticas medidas en seis cursos diarios en los ecotipos de sombra y sol de *H. bihai*. Temperatura aire, temperatura hoja, densidad de flujo de fotones (DFF) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).**

Fecha	Ecotipo	Temperatura aire (°C)			Temperatura hoja (°C)			DFF ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )			DPV (KPa)		
		Med	Max	Min	Med	Max	min	Med	Max	Min	Med	Max	Min
7/10/11	Sombra	29,87±0,3	30,53	28,87	29,58±0,3	30,0	28,37	147±40	425,0	16,20	1,72±0,12	2,16	1,28
	Sol	30,86±0,5	32,45	28,80	30,98±1,0	34,0	28,03	687±100	1471,0	416,35	2,24±0,3	3,50	1,45
8/10/11	Sombra	28,2±0,5	29,00	26,33	28,51±0,7	28,03	26,43	199±40	301,0	50,0	1,09±0,10	1,38	0,90
	Sol	28,46±0,4	29,10	26,83	29,40±0,5	29,76	30,46	504±100	800,0	130,67	1,78±0,2	2,28	1,20
4/11/11	Sombra	27,91±0,9	29,80	26,85	28,35±0,6	29,7	27,0	212±40	245,0	191,88	1,39±0,10	1,61	0,95
	Sol	28,88±0,9	31,10	27,90	30,05±1,0	34,0	28,03	593±50	703,20	500	1,9±0,3	2,50	0,90
31/1/12	Sombra	28,49±0,9	31,20	25,90	28,44±0,8	30,73	26,13	220±60	394,0	88,0	1,62±0,15	2,0	1,09
	Sol	32,80±0,4	33,40	29,29	34,35±0,6	35,90	32,8	983±120	1471,0	736,71	1,93±0,3	2,80	1,20
3/2/12	Sombra	28,10±0,8	32,05	24,75	28,0±0,9	30,0	26,3	110±15	133,0	88,75	1,54±0,15	2,06	1,08
	Sol	28,64±0,9	31,00	25,55	31,83±1,0	37,0	26,0	607±100	1069,95	139,7	1,82±0,12	2,80	1,30
13/4/12	Sombra	28,4±0,1	30,10	26,90	28,60±0,9	28,5	27,3	90,26±15	126,85	99,75	1,50±0,1	1,9	1,2
	Sol	29,23±0,6	31,20	28,00	30,49±0,4	34,1	28,07	649±120	1289,66	300	1,79±0,1	2,75	1,29

**Tabla 5. Valores promedios de variables microclimáticas para seis cursos diarios en los ecotipos de sombra y sol de *H. bihai*. Temperatura aire (°C), temperatura hoja (°C), densidad de flujo de fotones (DFF) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV). Se presenta la media ± ES; los máximos promedios entre paréntesis**

Ecotipo	Temperatura aire (°C)	Temperatura hoja (°C)	DFF ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	DPV (KPa)
Sombra	28,50±0,2 <sup>a</sup> (29,90)	28,58±0,2 <sup>a</sup> (29,50)	163±20 <sup>a</sup> (270)	1,48±0,1 <sup>a</sup> (1,85)
Sol	30,07±0,3 <sup>b</sup> (31,37)	32,00±0,2 <sup>b</sup> (34,13)	670±50 <sup>b</sup> (1336)	1,91±0,3 <sup>b</sup> (2,77)

Letras diferentes indican diferencias significativa  $P < 0,05$ . Prueba de U Mann- Whitney

### 3.2) Relaciones hídricas

Para todas las mediciones del potencial hídrico, los menores valores se registraron en los ecotipos de sol (Tabla 6 y 7). Para el día 31/1/2012 el potencial hídrico de *H. bihai* ecotipo de sol fue más negativo y disminuyó a lo largo del día hasta -1,20 MPa a las 14:00 pm, por otro lado, el ecotipo de sombra también alcanzó su nivel más negativo a esa misma hora con el mismo valor y a partir de ese momento comienzan a hacerse más positivos (Figura 17). La tendencia general en ambos ecotipos es la de disminuir sus potenciales hídricos en el curso del día sobre todo en horas de la mañana y parte importante de la tarde cuando también se alcanzan las mayores temperaturas y DFF.

**Tabla 6: Potenciales hídricos en seis cursos diarios para los ecotipos de sombra y sol de *H. bihai*. Valores promedios  $\pm$  ES (Med) y mínimos (Min) (n=4).**

fecha	Ecotipo	Potencial Hídrico Foliar (MPa)	
		Med	Min
7/10/11	Sombra	-0,34 $\pm$ 0,1	-0,48
	Sol	-0,76 $\pm$ 0,1	-1,14
7/10/11	Sombra	-0,39 $\pm$ 0,1	-0,50
	Sol	-0,72 $\pm$ 0,1	-1,16
4/11/11	Sombra	-0,52 $\pm$ 0,1	-0,80
	Sol	-0,87 $\pm$ 0,1	-1,50
31/01/12	Sombra	-0,69 $\pm$ 0,1	-1,20
	Sol	-0,87 $\pm$ 0,1	-1,20
3/02/12	Sombra	-0,68 $\pm$ 0,1	-0,95
	Sol	-1,10 $\pm$ 0,1	-1,37
13/4/12	Sombra	-1,76 $\pm$ 0,6	-2,0
	Sol	-2,20 $\pm$ 0,6	-2,25

**Tabla 7: Valores promedios de los potenciales hídricos para seis cursos diarios en los ecotipos de sombra y sol de *H. bilhai*. Valores promedios  $\pm$  ES. (n=4); los máximos promedios entre paréntesis**

Ecotipo	Potenciales Hídricos (MPa)
Sombra	-0,73 $\pm$ 0,1 <sup>a</sup> (-0,98)
Sol	-1,09 $\pm$ 0,1 <sup>b</sup> (-1,44)

Letras diferentes indican diferencias significativa  $P < 0,05$ . Prueba de U Mann-Whitney

### 3.3) Intercambio de gases

Para las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> existen dos comportamientos diferentes en las condiciones lumínicas consideradas ( $P < 0,05$ ), se observa que para el 31/1/2012 el ecotipo de sol aumenta su tasa de asimilación hasta las 12:00 m en donde alcanza su máximo con  $7,48 \pm 0,1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y a partir de esta hora comienza a disminuir, mientras que el de sombra presenta su máximo ( $4,95 \pm 0,02 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) también a las 12:00 m y la mantiene prácticamente constante con este mismo valor en el transcurso del día, hasta las 4:00 de la tarde (Figura 17).

La conductancia estomática a las 10:00 am es mayor en el ecotipo de sol (valor máximo  $230 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en comparación el de sombra (valor máximo  $160 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Tabla 8) y disminuye hasta las 4:00 pm cuando alcanzan sus menores valores ( $120 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  sol y  $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  sombra) y luego comienzan a aumentar (Figura 17). Las conductancias registradas a las primeras

horas de la mañana permite que la planta transpire a sus mayores tasas, luego comienzan a cerrar los estomas y disminuye la transpiración (Figura 17), pero sin afectar mucho la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> ya que para estas horas sigue aumentando la fotosíntesis en ambos ecotipos; esto se refleja en una mayor eficiencia en el uso de agua (EUA) por parte de las plantas de sol en comparación a las de sombra (Figura 17).

En general para el ecotipo de sol se registraron mayores valores de asimilación, conductancia estomática, transpiración y eficiencia en el uso del agua, comparados con el ecotipo de sombra (Tabla 8 y 9).

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

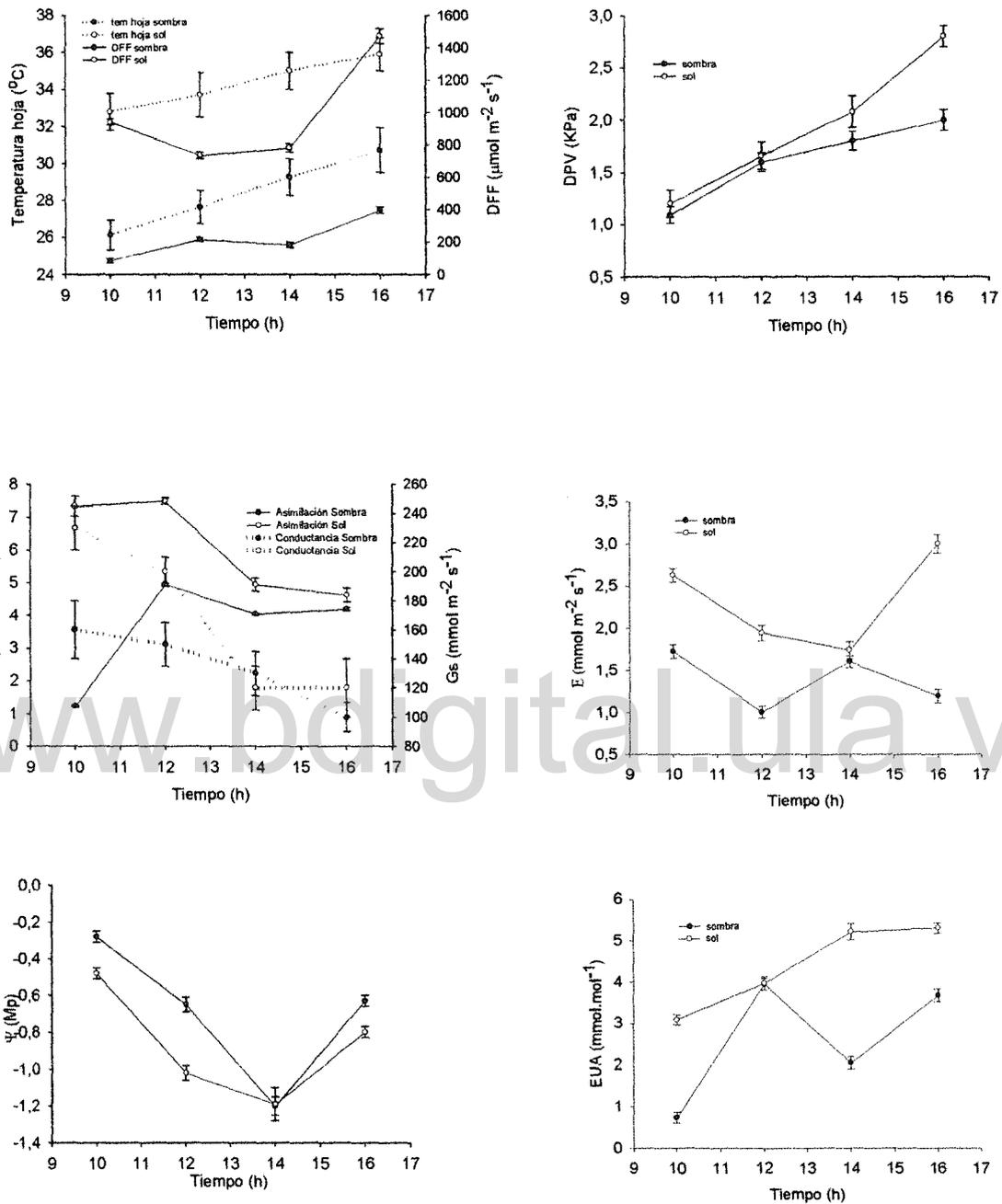


Figura 17: Curso diario de temperatura de la hoja y aire ( $^{\circ}\text{C}$ ), asimilación de  $\text{CO}_2$  (A), conductancia estomática (gs), tasa de transpiración (E), eficiencia en el uso del agua (EUA), densidad de flujo de fotones (DFF) y potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ) el día 31/1/2012 para ecotipos de sol y sombra de *H. bihai* en Judibana. Las barras representan  $\pm 1$  ES de la media (n=5)

Tabla 8: Intercambio de gases medidos en seis cursos diarios en los ecotipos de sombra y sol de *H. bihai*. Asimilación, conductancia estomática, transpiración y eficiencia en el uso de agua (EUA). Valores promedios  $\pm$  ES (Med) y máximos (Max)

Fecha	Ecotipo	Asimilación( $\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )		Conductancia Estomática (mmol $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )		Transpiración ( mmol $\text{m}^{-2}$ $\text{s}^{-1}$ )		EUA (mmol $\text{mol}^{-1}$ )	
		Med	Max	Med	Max	Med	Max	Med	Max
7/10/11	Sombra	3,30 $\pm$ 0,60	4,30	320 $\pm$ 15	500	2,08 $\pm$ 0,10	2,48	1,46 $\pm$ 0,30	2,17
	Sol	5,50 $\pm$ 0,90	7,60	730 $\pm$ 30	1000	2,17 $\pm$ 0,09	2,32	2,95 $\pm$ 0,50	5,21
8/10/11	Sombra	4,00 $\pm$ 0,80	6,00	340 $\pm$ 35	1000	1,75 $\pm$ 0,20	2,12	1,71 $\pm$ 0,15	2,09
	Sol	5,00 $\pm$ 0,60	6,50	720 $\pm$ 40	1000	2,19 $\pm$ 0,30	3,17	2,21 $\pm$ 0,30	3,00
4/11/11	Sombra	3,00 $\pm$ 0,80	4,90	330 $\pm$ 45	1000	1,62 $\pm$ 0,10	2,01	1,24 $\pm$ 0,30	2,85
	Sol	4,86 $\pm$ 0,50	7,00	200 $\pm$ 10	450	2,0 $\pm$ 0,10	2,32	2,41 $\pm$ 0,60	5,00
31/1/12	Sombra	3,60 $\pm$ 0,80	4,90	140 $\pm$ 10	160	1,38 $\pm$ 0,15	1,72	2,6 $\pm$ 0,60	3,94
	Sol	6,09 $\pm$ 0,80	7,50	170 $\pm$ 20	230	2,33 $\pm$ 0,20	3,00	3,98 $\pm$ 0,40	5,21
3/2/12	Sombra	3,84 $\pm$ 0,30	5,00	105 $\pm$ 20	200	1,43 $\pm$ 0,10	1,68	0,84 $\pm$ 0,30	1,70
	Sol	6,56 $\pm$ 0,90	6,60	220 $\pm$ 20	400	1,89 $\pm$ 0,10	2,20	1,77 $\pm$ 0,50	3,63
13/4/12	Sombra	3,00 $\pm$ 0,40	4,10	680 $\pm$ 50	1290	2,46 $\pm$ 0,15	2,79	1,16 $\pm$ 0,10	1,45
	Sol	7,63 $\pm$ 0,50	9,13	880 $\pm$ 55	1640	3,63 $\pm$ 0,50	5,03	2,17 $\pm$ 0,20	2,69

**Tabla 9: Tasas promedio de intercambio de gases para seis cursos diarios en los ecotipos de sombra y sol de *H. bihai*. Asimilación de CO<sub>2</sub> (A), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y eficiencia en el uso de agua (EUA). Valores promedios ± ES; máximos promedio entre paréntesis (n=5)**

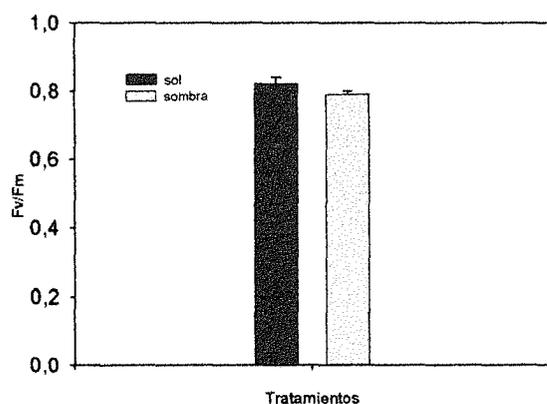
Ecotipo	A ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Gs ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	E ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	EUA ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )
Sombra	3,46±0,2 <sup>a</sup> (4,6)	319,16±66 <sup>a</sup> (691,66)	1,79±0,13 <sup>a</sup> (2,13)	1,50±0,15 <sup>a</sup> (2,36)
Sol	6,00±0,3 <sup>b</sup> (7,38)	486,66±50 <sup>b</sup> (786,00)	2,36±0,20 <sup>b</sup> (3,00)	2,58±0,10 <sup>b</sup> (4,12)

Letras diferentes indican diferencias significativa P<0,05. Prueba de U Mann-Whitney

### 3.3) Fotoquímica

#### 3.3.1) Eficiencia Cuántica Máxima (Fv/Fm)

En promedio para los días 31/1/12 y 13/4/12, el ecotipo sol presentó valores de fluorescencia de la clorofila a de  $0.80 \pm 0.01$  y el de sombra  $0,79 \pm 0,07$ , sin representar diferencia significativa entre ellos ( $P>0,05$ ) (Figura 18). Esta eficiencia cuántica potencial del PS II indica el rendimiento fotosintético de los dos ecotipos, teniéndose como valor óptimo 0,83. Pero en ninguno de nuestros casos alcanza dicho valor. Sin embargo, se mantienen lo suficientemente elevados (por encima de 0,77) como para afirmar que algún ecotipo está en estado de fotoinhibición.



**Figura 18:** Fluorescencia máxima de la clorofila ( $F_v/F_m$ ) para los días 31/1/12 y 13/4/12 en la finca Judibana en ecotipos de sol y sombra de *H.bihai*. Las barras representan  $\pm 1$  ES de la media ( $n=10$ ).

### 3.3.2) Rendimiento cuántico del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ )

De los tres cursos diarios para medidas de fotoquímica de los ecotipos de sombra y sol en el campo, se seleccionó el día 31/1/2012 para mostrar los valores de las variables medidas y adicionalmente se presenta una tabla con los máximos y promedios diarios.

Se determinó que el ecotipo de sombra presenta mayor rendimiento cuántico que el de sol a lo largo del día. Por su parte para el ecotipo sol se observa un aumento desde la mañana hasta las 14:00 para luego disminuir al igual que el de sombra. A medida que disminuye comienza a restringir la capacidad de captar energía lumínica para trabajo fotosintético (Figura 19).

Para los tres días de mediciones se registraron mayores valores para el ecotipo de sombra (Tabla 8) encontrándose diferencias significativas con el ecotipo de sol ( $0,66 \pm 0,01$  y  $0,20 \pm 0,01$  respectivamente) (Tabla 10 y 11).

### **3.3.3) Coeficiente de extinción fotoquímico (qP) y no fotoquímico (NPQ)**

El día 31/1/2012 el ecotipo de sombra presentó mayor coeficiente de extinción fotoquímico (qP) que el de sol. Por otra parte el de sol fue mayor para el no fotoquímico (NPQ), esto se corresponde con el cierre de los centros de reacción producto de la mayor saturación lumínica en el ecotipo de sol, y la energía comienza a disiparse vía NPQ (Figura 19).

Para los tres días de mediciones se registraron mayores valores de qP para el ecotipo de sombra (Tabla 8) encontrándose diferencias significativas con el de sol ( $0,93\pm 0,01$  y  $0,69\pm 0,01$  respectivamente). Por otra parte el NPQ fue menor para el ecotipo de sombra, comparado con el de sol ( $0,55\pm 0,01$  y  $0,87\pm 0,01$  respectivamente) (Tabla 10 y 11).

### **3.3.4) Transporte de electrones fotosintéticos (J)**

El día 31/1/2012 el transporte de electrones fue mayor para el ecotipo de sol que el de sombra, En el de sol este disminuye progresivamente desde las 10:00 hasta la 14:00 y luego comienza a aumentar de manera muy rápida (Figura 19). Sin embargo es muy probable que estos electrones no se destinen a trabajo fotoquímico sino a procesos de fotorrespiración y de disipación de energía en forma de calor porque esto coincide con un aumento de la radiación fotosintéticamente activa y de la temperatura de la hoja a partir de esa hora.

Por su parte el ecotipo de sombra aumenta progresivamente su transporte de electrones desde las 10:00 am hasta las 14:00 cuando al igual al de sol lo hace de manera muy pronunciada.

Para los tres días de mediciones no se registró diferencia significativa entre los dos ecotipos ( $54,22\pm 3,0$  y  $56,87\pm 3,0$  respectivamente) (Tabla 10 y 11).

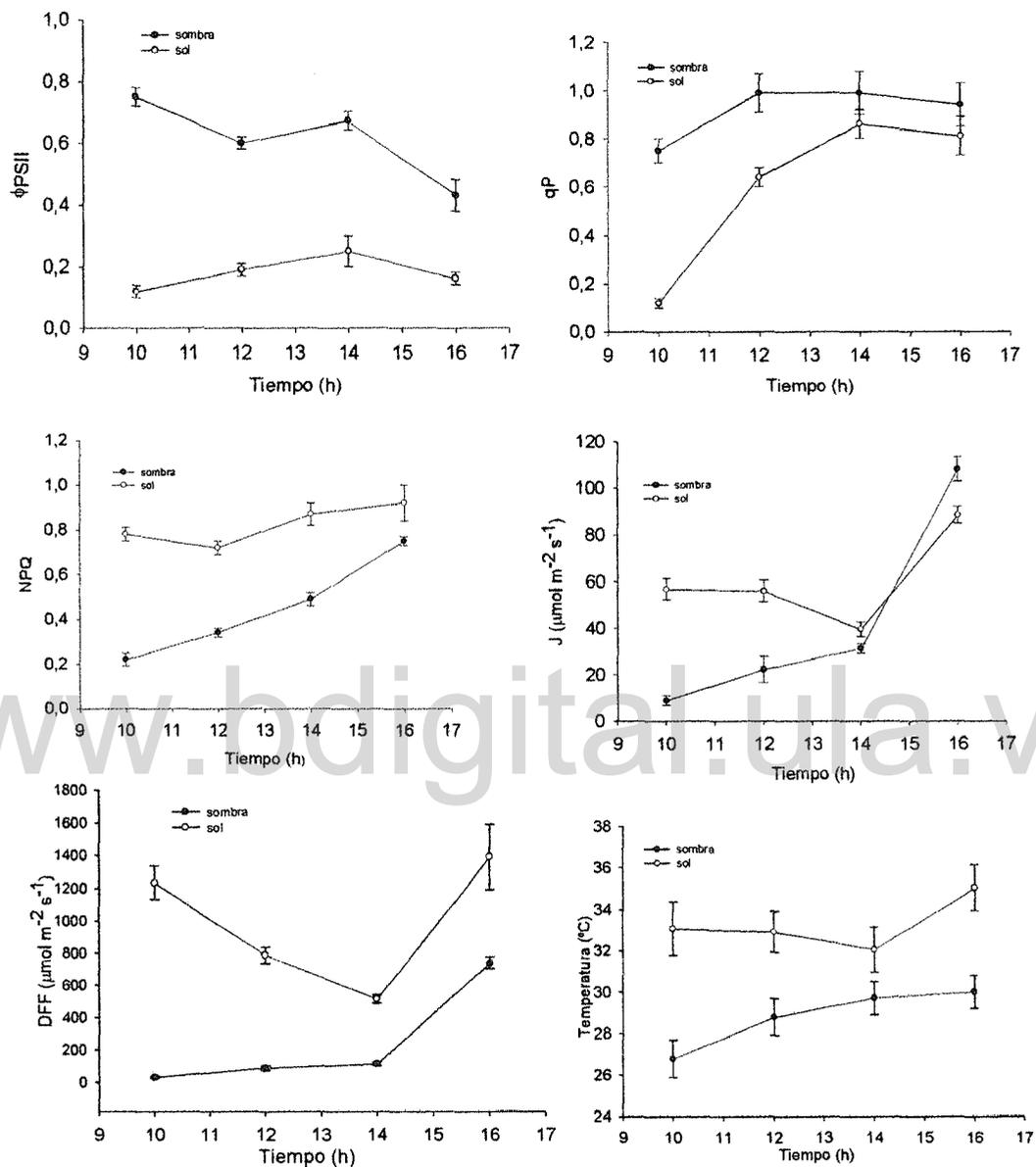


Figura 19: fotoquímica para un curso diario realizado en Judibana el 31/1/2012 en ecotipos de sol y sombra de *H. bihai*: Rendimiento cuántico de fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), transporte de electrones (J), densidad de flujo de fotones (DFF) y Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ). Las barras representan  $\pm 1$  ES de la media (n=5)

**Tabla 10: fotoquímica para ecotipos de sol y sombra en tres cursos diarios los días 31/1/12, 3/2/12 y 13/4/12 en ecotipos de sol y sombra de *H. bihai*: Eficiencia cuántica del Fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), Coeficiente de Extinción Fotoquímico (qP), Coeficiente de Extinción no Fotoquímico (NPQ), Transporte de Electrones (J), Densidad de flujo de fotones (DFF) y Temperatura (°C). Valores promedios  $\pm$  ES (Med) y**

Fecha	Ecotipo	$\Phi_{PSII}$		qP		NPQ		J		DFF ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )		Temperatura (°C)	
		Med	Max	Med	Max	Med	Max	Med	Max	Med	Max	Med	Max
31/1/12	Sombra	0,61 $\pm$ 0,06	0,75	0,92 $\pm$ 0,05	0,99	0,45 $\pm$ 0,09	0,75	42,63 $\pm$ 15	108,10	241,0 $\pm$ 88	480,0	28,82 $\pm$ 0,5	30,0
	Sol	0,18 $\pm$ 0,02	0,25	0,61 $\pm$ 0,15	0,81	0,82 $\pm$ 0,03	0,92	60,17 $\pm$ 10	88,52	980,0 $\pm$ 120	1389,0	33,26 $\pm$ 0,5	35,0
3/2/12	Sombra	0,61 $\pm$ 0,03	0,68	0,98 $\pm$ 0,01	0,99	0,70 $\pm$ 0,02	0,75	67,23 $\pm$ 15	108,10	173,0 $\pm$ 80	253,0	30,7 $\pm$ 0,2	31,2
	Sol	0,23 $\pm$ 0,02	0,16	0,83 $\pm$ 0,01	0,88	0,94 $\pm$ 0,02	0,98	49,77 $\pm$ 10	66,80	688,0 $\pm$ 100	1031,0	33,5 $\pm$ 0,5	35,0
13/4/12	Sombra	0,63 $\pm$ 0,03	0,75	0,91 $\pm$ 0,05	0,99	0,49 $\pm$ 0,09	0,75	52,80 $\pm$ 15	108,10	203,0 $\pm$ 15	260,0	30,97 $\pm$ 0,5	32,0
	Sol	0,19 $\pm$ 0,02	0,24	0,64 $\pm$ 0,15	0,86	0,85 $\pm$ 0,02	0,92	60,67 $\pm$ 10	88,52	650,0 $\pm$ 90	820,0	32,57 $\pm$ 0,9	35,0

Tabla 11: Tasas promedio de la eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), transporte de electrones (J), densidad de flujo de fotones (DFF) y temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ), para tres cursos diarios en los ecotipos de sombra y sol de *H. bihai*. Valores promedios  $\pm$  ES y máximos promedio entre paréntesis (n=5)

Ecotipo	$\Phi_{PSII}$	qP	NPQ	J	DFF ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Temperatura hoja ( $^{\circ}\text{C}$ )
Sombra	0,66 $\pm$ 0,01 <sup>a</sup> (0,73)	0,93 $\pm$ 0,01 <sup>a</sup> (0,99)	0,55 $\pm$ 0,01 <sup>a</sup> (0,75)	54,22 $\pm$ 3,0 <sup>a</sup> (108,00)	205 $\pm$ 20 <sup>a</sup> (331)	30,16 $\pm$ 0,7 <sup>a</sup> (31,06)
Sol	0,20 $\pm$ 0,01 <sup>b</sup> (0,22)	0,69 $\pm$ 0,01 <sup>b</sup> (0,88)	0,87 $\pm$ 0,01 <sup>b</sup> (0,94)	56,87 $\pm$ 3,0 <sup>a</sup> (81,28)	775 $\pm$ 30 <sup>b</sup> (1080)	33,11 $\pm$ 0,2 <sup>b</sup> (35,00)

Letras diferentes indican diferencias significativa  $P < 0,05$ . Prueba de U Mann-Whitney

### 3.4) Anatomía Foliar

Para los cortes anatómicos, la lamina foliar del ecotipo sol fue de  $191,02 \pm 27,4 \mu\text{m}$  y el de sombra  $188,02 \pm 27,1 \mu\text{m}$  (Tabla 12), pero sin presentar diferencia significativa ( $P > 0,05$ ). También se identifica una sola capa de células formando la hipodermis adaxial y abaxial, siendo la adaxial de mayor tamaño, aunque tampoco se encontraron diferencias significativas entre los ecotipos (Tabla 12) (Figura 20 y 21).

Se identifican dos capas de células de empalizada para el ecotipo de sol y para el de sombra. En el de sol representa el 19,15% del espesor de la lamina foliar mientras que para el de sombra el 18,21%. El mesofilo esponjoso para sol representó el 38,76 % y para sombra el 42,03% (Figura 20 y 21). Para este último

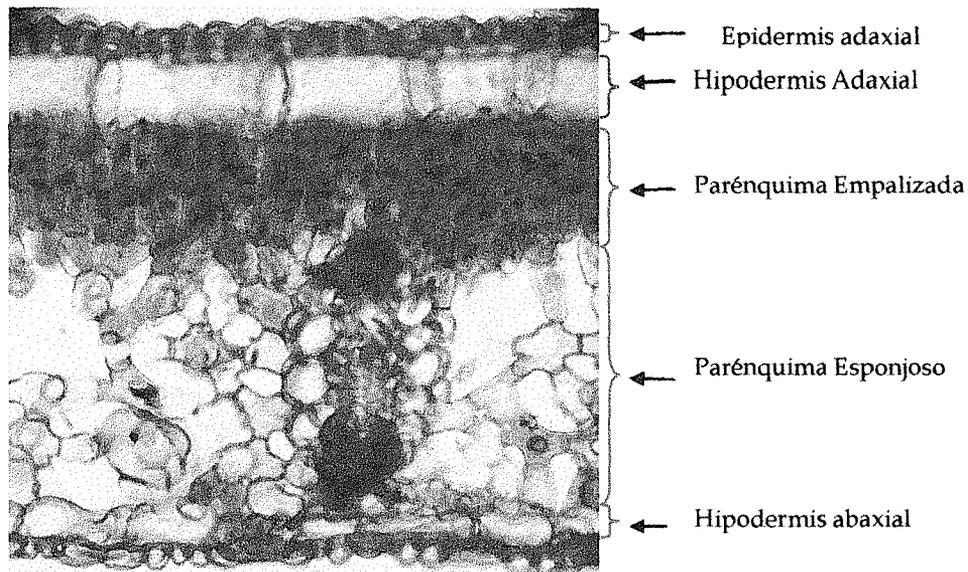
tejido si se presentó diferencias significativa ( $P < 0,05$ ). Lo que respecta al espesor de la epidermis adaxial, también se encontró diferencia entre los dos ecotipos, siendo de  $12,11 \pm 0,6$  para el de sol y de  $8,48 \pm 0,4$  para el de sombra (Tabla 13).

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

Tabla 12: Características anatómicas de cortes transversales de la parte media de la lámina foliar de los ecotipos de sol y sombra de *H. bihai*. Promedio  $\pm$  ES (n=5).

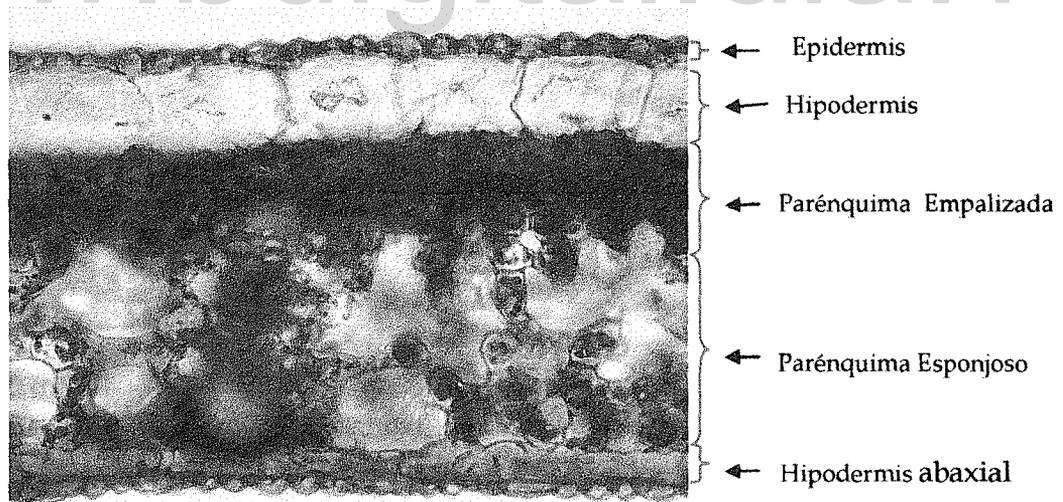
Ambiente	Espesor de la lámina. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor del mesófilo. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor del Parénquima de Empalizada. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor del Parénquima Esponjoso. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor de la hipodermis adaxial. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor de la hipodermis abaxial. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor de la epidermis adaxial. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor de la epidermis abaxial. ( $\mu\text{m}$ )
Sol	191,02 $\pm$ 3,1 <sup>a</sup>	115,95 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup>	36,55 $\pm$ 0,9 <sup>a</sup>	74,03 $\pm$ 0,7 <sup>a</sup>	25,83 $\pm$ 0,4 <sup>a</sup>	9,68 $\pm$ 0,3 <sup>a</sup>	12,11 $\pm$ 0,6 <sup>a</sup>	8,10 $\pm$ 0,4 <sup>a</sup>
Sombra	188,02 $\pm$ 3,1 <sup>a</sup>	113,72 $\pm$ 1,3 <sup>a</sup>	34,80 $\pm$ 0,9 <sup>a</sup>	79,02 $\pm$ 1,0 <sup>b</sup>	24,98 $\pm$ 0,6 <sup>a</sup>	9,34 $\pm$ 0,3 <sup>a</sup>	8,48 $\pm$ 0,4 <sup>b</sup>	7,96 $\pm$ 0,4 <sup>a</sup>

Letras diferentes indican diferencias significativa  $P < 0,05$ . Prueba de U Mann-Whitney.



**Figura 20:** Corte transversal de la parte media de la lámina foliar de planta del ecotipo de sol de *H. bihai*. 40X.

www.bdigital.ula.ve



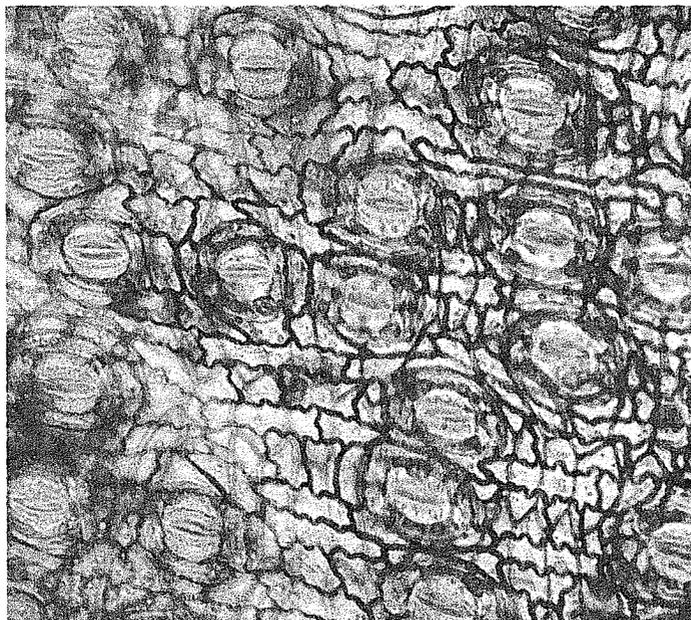
**Figura 21:** Corte transversal de la parte media de la lámina foliar de planta del ecotipo de sombra de *H. bihai*. 40X.

Ambos ecotipos presentan hojas anfiestomáticas, siendo superior la densidad de estomas de la cara abaxial (243,38 estomas/mm<sup>2</sup> sol y 177,5 estomas/mm<sup>2</sup> sombra) y de mayor tamaño los de sombra (28,0 ± 0,4 μm) que los de sol (20,26 ± 0,3 μm) observándose diferencias significativas (P<0,05) entre estas características (Tabla 11 y figura 22 y 23).

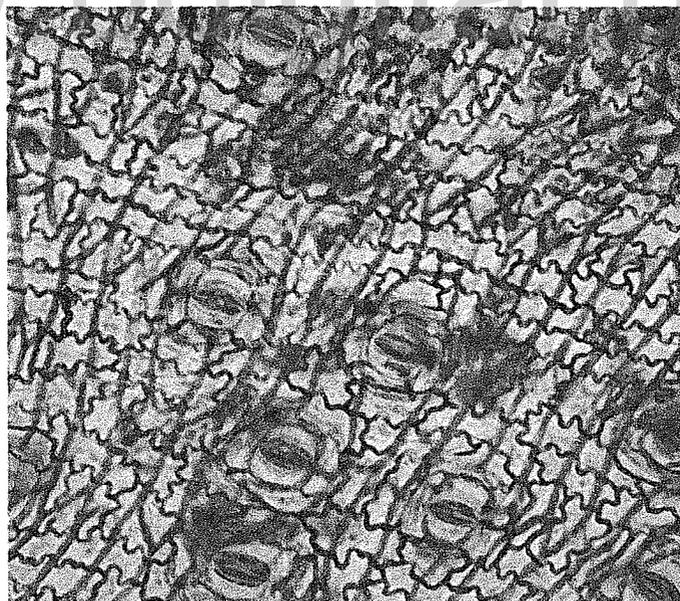
**Tabla 13: Características de los estomas de la parte media de la lámina foliar de los ecotipos de sol y sombra de *H. bihai*. Promedio ± ES (n=5).**

Ambiente	Tamaño de estomas (μm)	Densidad de estomas abaxial (n°/mm <sup>2</sup> )	Densidad de estomas adaxial (n°/mm <sup>2</sup> )
Sol	26,60 ± 2,0 <sup>a</sup>	243,38 ± 12,9 <sup>a</sup>	13,8 ± 0,9 <sup>a</sup>
Sombra	32,66 ± 1,6 <sup>b</sup>	177,75 ± 8,3 <sup>b</sup>	15,0 ± 1,0 <sup>a</sup>

Letras diferentes indican diferencias significativa P<0,05. Prueba de U Mann-Whitney.



**Figura 22:** Estomas de la parte media de la lámina foliar del ecotipo de sol de *H. bikai*.  
40X.



**Figura 23:** Estomas de la parte media de la lámina foliar del ecotipo sombra de *H. bikai*.  
40X.

### 3.5) Contenido de clorofila y nitrógeno

El ecotipo sombra presentó mayor ( $P < 0,05$ ) cantidad de clorofila total ( $7,00 \pm 0,50$  mg/g) que el de sol ( $2,32 \pm 0,22$  mg/g), mayor cantidad de clorofila a ( $4,20 \pm 0,38$  mg/g y  $1,50 \pm 0,07$  mg/g para los ecotipos de sombra y sol, respectivamente) y clorofila b ( $5,21 \pm 0,50$  mg/g sombra y  $1,85 \pm 0,12$  mg/g sol) pero no se presentaron diferencias ( $P > 0,05$ ) en la relación clorofila a/b ( $0,80 \pm 0,01$  Sombra y  $0,8 \pm 0,01$  sol). De igual manera, el de sombra presentó mayor cantidad de nitrógeno ( $30,27 \pm 1,60$  mg/g) que el de sol ( $20,66 \pm 2,00$  mg/g). Estos resultados de clorofila y nitrógeno para ambos se expresan en una mayor Relación clorofila/nitrógeno en el campo para sombra ( $0,23 \pm 0,08$ ) respecto al de sol ( $0,11 \pm 0,03$ ) (Tabla 14).

**Tabla 14: Contenido de clorofila y nitrógeno en ecotipos de sol y de sombra de *H. bihai*. Promedio  $\pm$  ES (n=3).**

Ambiente	Contenido de Nitrógeno (mg/g)	Clorofila a. (mg/g)	Clorofila b. (mg/g)	Clorofila total. (mg/g).	Clorofila a/b.	Relación Clorof/Nitróg.
Sol	$20,66 \pm 2,00^a$	$1,5 \pm 0,07^a$	$1,85 \pm 0,12^a$	$2,32 \pm 0,22^a$	$0,81 \pm 0,01^a$	$0,11 \pm 0,03^a$
Sombra	$30,27 \pm 1,60^b$	$4,2 \pm 0,38^b$	$5,21 \pm 0,50^b$	$7,0 \pm 0,50^b$	$0,80 \pm 0,01^a$	$0,23 \pm 0,08^b$

Letras diferentes indican diferencias significativa  $P < 0,05$ . Prueba de U Mann-Whitney.

### 3.6) Peso foliar específico y ángulo foliar

El ecotipo de sol presentó mayor peso foliar específico ( $58,42 \pm 1,46$  g/m<sup>2</sup>) que el sombra ( $44,13 \pm 1,28$  g/m<sup>2</sup>) (Tabla 6) registrándose diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) entre ambos ecotipos. Por otra parte, el de sol presentó las hojas con

una orientación significativamente ( $P<0,05$ ) más vertical ( $160,2 \pm 3,27^\circ$ ) comparada con las hojas más horizontales del ecotipo de sombra ( $115,2 \pm 4,22^\circ$ ) (Tabla 15).

**Tabla 15: Peso foliar específico (n=10) y Angulo de la hoja (n=30) en ecotipos de sol y de sombra de *H. bihai*. Promedio  $\pm$  ES.**

Ambiente	Peso foliar específico (g/m <sup>2</sup> )	Angulo de la hoja. (°)
Sol	58,42 $\pm$ 1,46 <sup>a</sup>	160,2 $\pm$ 3,27 <sup>a</sup>
Sombra	44,13 $\pm$ 1,28 <sup>b</sup>	115,2 $\pm$ 4,22 <sup>b</sup>

Letras diferentes indican diferencias significativa  $P<0,05$ . Prueba de ANOVA para el ángulo de la hoja. Prueba de U Mann-Whitney para el peso foliar específico.

### 3.7) Fenología

Para los dos ecotipos estudiados no se encontraron diferencias significativas ( $P>0,05$ ) en cuanto al tamaño de la sinflorescencia ( $54,2 \pm 1,3$  cm sol,  $49,4 \pm 2,2$  cm sombra) (Tabla 16), pero el de sombra registró un mayor número de brácteas (11 y 9 para el ecotipo de sombra y sol respectivamente), siendo estas de menor tamaño ( $13,46 \pm 0,3$  cm), cuando se comparan con el ecotipo de sol ( $15,1 \pm 0,4$  cm) ( $P<0,05$ ).

Para el ecotipo de sol se encontró que cada bráctea produce una inflorescencia de  $11 \pm 1,0$  flores inmaduras (Tabla 16), de ellas  $11 \pm 1,0$  maduran y  $11 \pm 0,8$  se convierten en frutos inmaduros, pero solo el  $3 \pm 0,8$  alcanzan la madurez. Para el ecotipo sombra se encontró que cada bráctea produce una inflorescencia de  $12 \pm 1,7$  flores inmaduras, de ellas  $9,0 \pm 2,0$  alcanzan la madurez y  $9 \pm 1,0$  se convierten en frutos inmaduros, pero también como ocurre en el de sol, solo  $3 \pm 0,6$  serán frutos maduros (Tabla 17).

Tabla 16: Características de las sinflorescencia para los ecotipos de sol y sombra de *H. bilai*. Se presenta la media  $\pm$  ES (n=30).

Ambiente	Tamaño de la Sinflorescencia (cm)	Número de brácteas.	Tamaño de brácteas. (cm)
Sol	54,2 $\pm$ 1,3 <sup>a</sup>	9 $\pm$ 0,4 <sup>a</sup>	15,1 $\pm$ 0,4 <sup>a</sup>
Sombra	49,4 $\pm$ 2,2 <sup>a</sup>	11 $\pm$ 0,4 <sup>b</sup>	13,5 $\pm$ 0,3 <sup>b</sup>

Letras diferentes indican diferencias significativa  $P < 0,05$ . ANOVA.

Tabla 17: Fenología reproductiva en los ecotipos de sol y sombra de *H. bilai*. Se presenta la media  $\pm$  ES (n=10).

Ambiente	Numero de flores inmaduras.	Numero de flores maduras.	Numero de frutos inmaduros	Numero de frutos maduros.
Sol	11 $\pm$ 0,5 <sup>a</sup>	11 $\pm$ 0,3 <sup>a</sup>	11 $\pm$ 0,4 <sup>a</sup>	3 $\pm$ 0,4 <sup>a</sup>
Sombra	12 $\pm$ 0,9 <sup>a</sup>	9 $\pm$ 1,0 <sup>a</sup>	9 $\pm$ 0,5 <sup>b</sup>	3 $\pm$ 0,3 <sup>a</sup>

Letras diferentes indican diferencias significativa  $P < 0,05$ . Prueba de U Mann-Whitney.

### 3.8) Ensayo de aclimatación

#### 3.8.1) Fotoquímica

##### 3.8.1.1) Fv/Fm

El ensayo comienza con un valor de Fv/Fm en el control ( $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) de 0,80 y al transferir las plantas a los diferentes tratamientos se observa que a los 7 días disminuye el Fv/Fm (Figura 24). El tratamiento de  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  baja a 0,789 ( $P > 0,05$ ) y el de plena exposición a 0,742 ( $P < 0,05$ ) (Tabla 9), encontrándose que a los 40 días continúa la tendencia descendente del Fv/Fm ( $P < 0,05$ ). A los 70 días se recupera el valor del Fv/Fm para plena exposición y disminuye para el de  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y a los 120 días se observa que todos los tratamientos poseen valores muy similares, sin embargo los de  $\approx 600$  y el de plena exposición son todavía significativamente ( $P < 0,05$ ) menores que el control ( $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

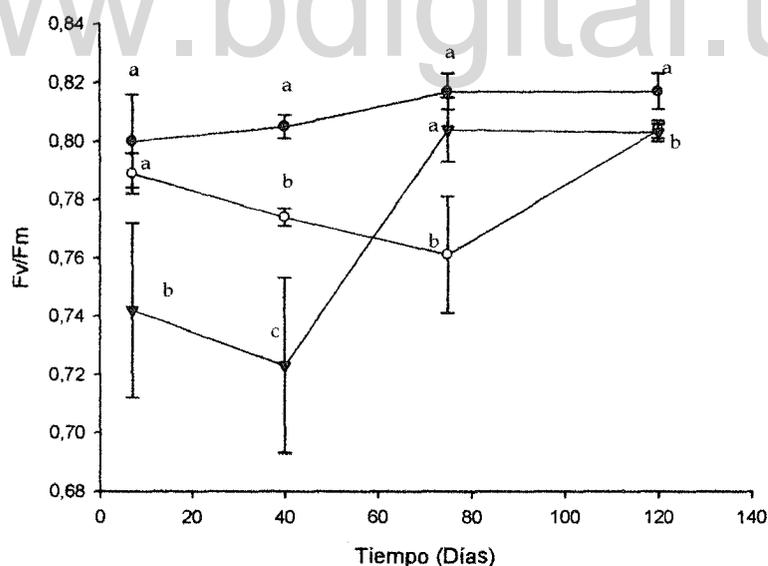


Figura 24: Eficiencia cuántica máxima del PSII (Fv/Fm) para los diferentes tratamientos de DFF en el experimento de aclimatación de *H. bihai*. ●  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ○  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ▼ plena exposición

**3.8.1.2) Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), tasa de transporte de electrones (J), coeficiente de extinción fotoquímico (qP) y coeficiente de Extinción no fotoquímico (NPQ)**

**7 días.**

Al comienzo del ensayo las plantas que se transfirieron a  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  presentan la mayor eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ) y el mayor coeficiente de extinción fotoquímico (qP), así como el menor coeficiente de extinción no fotoquímico (QNP) (Figura 23). También presenta la menor tasa de transporte de electrones (J) hasta los  $1500 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$  cuando presenta en aumento comparado con los otros tratamientos (Figura 25).

Las de plena exposición fueron más afectados por lo que presentan los menores valores para  $\Phi_{PSII}$  y ETR y al igual que para  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  presenta un aumento del qP comparado con el de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Por otra parte presenta el mayor NPQ, posiblemente debido a que se debió extinguir el mayor exceso de energía por esta vía (Figura 25).

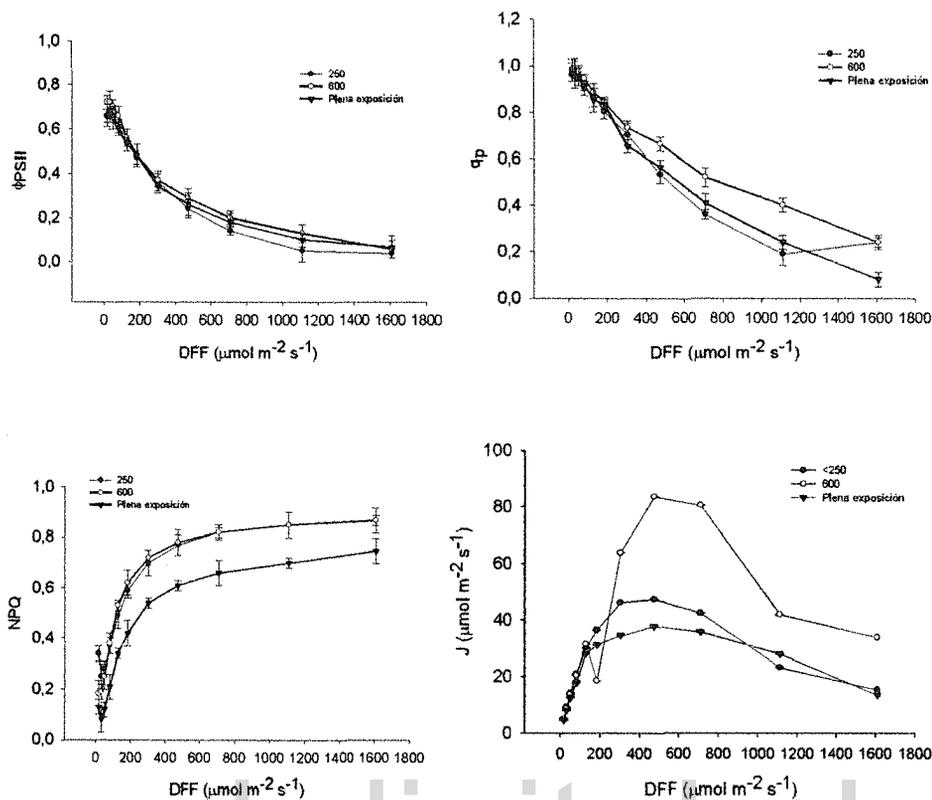


Figura 25: Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico ( $q_p$ ), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), tasa de transporte de electrones ( $J$ ) a los 7 días de aclimatación de *H. bihai*. ●  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ○  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ▼ plena exposición

**40 días.**

Las plantas que se encuentran a  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  son las que presentan la mayor  $\Phi_{\text{PSII}}$ , J, qP y NPQ. Esta última variable comparada con las medidas registradas a los 7 días de aclimatación aumentó al nivel de las  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 26).

Las de plena exposición aumentan la  $\Phi_{\text{PSII}}$  comparadas con las de 7 días, esto se refleja en que a partir de las  $700 \mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  supera a las de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . También el J superó al control pero mantiene el qP disminuyendo considerablemente el NPQ (Figura 26).

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

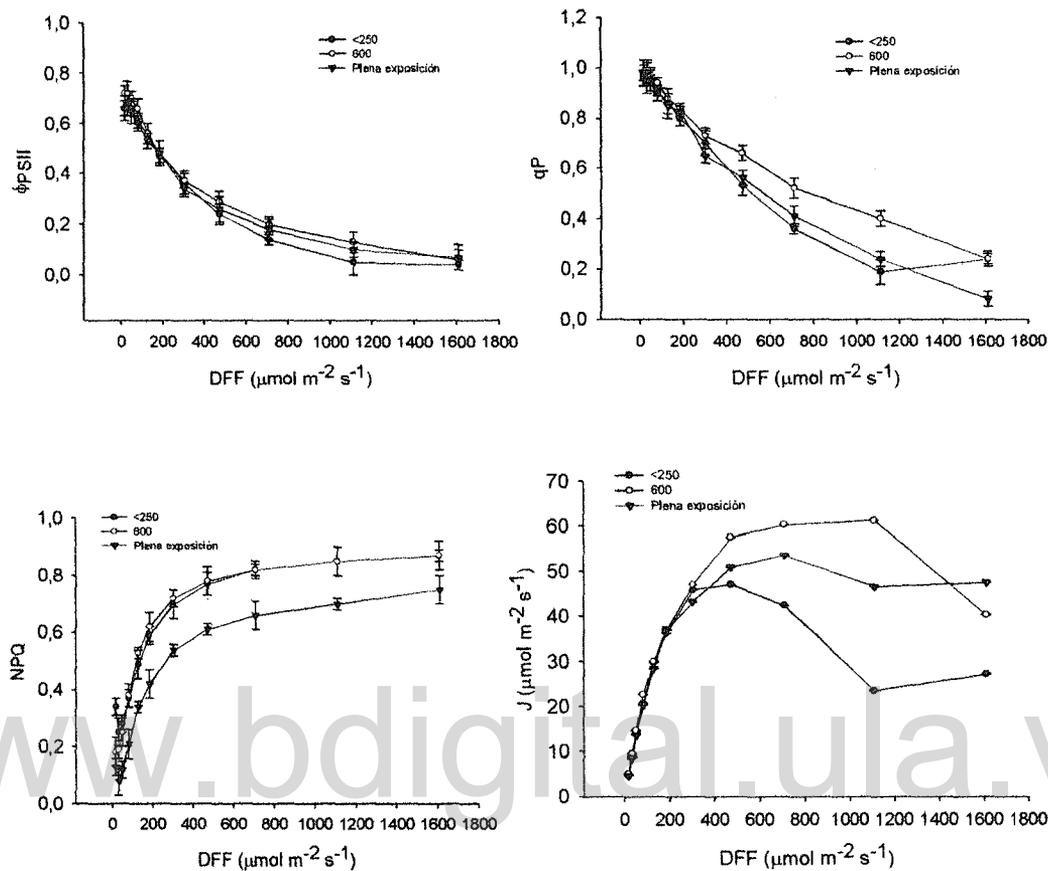


Figura 26: Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico ( $qP$ ), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), tasa de transporte de electrones ( $J$ ). A los 40 días de aclimatación de *H. bihai*. ●  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ○  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ▼ plena exposición

70 días.

Las plantas que se encuentran a  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  reducen su  $\Phi_{\text{PSII}}$  que se refleja en una disminución en su  $qP$  y un aumento de NPQ así como una disminución en el  $J$ , sobre todo a partir de los  $1000 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 27).

Las plantas que se encuentran a plena exposición aumentan el valor de  $\Phi_{\text{PSII}}$  y  $qP$  por encima de los demás tratamientos y aumentan su  $J$  con valores superiores a los de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y lo mismo ocurre con el NPQ sobre todo a partir de los  $200 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 27).

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

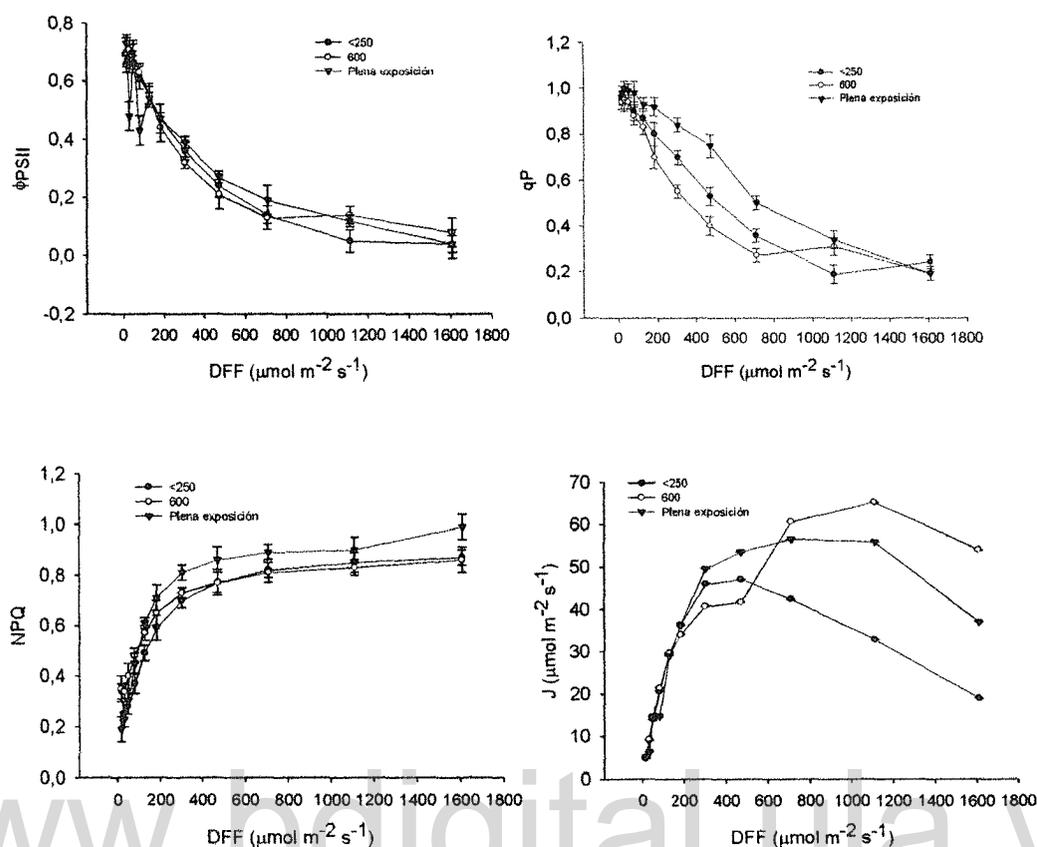


Figura 27: Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ), Coeficiente de extinción fotoquímico ( $qP$ ), Coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), Tasa de transporte de electrones ( $J$ ). A los 70 días de aclimatación de *H. bihai*.  $\bullet$   $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $\circ$   $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $\blacktriangledown$  plena exposición

### 3.8.2) Intercambio de gases

A los 7 días del comienzo de la aclimatación se observa una disminución en la asimilación de  $\text{CO}_2$ , esto se hace evidente en la tasa máxima, en donde el tratamiento de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  presenta  $7,29 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y en los de  $\approx 600$  y plena exposición  $4,9$  y  $5,0 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente representando diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) entre ellos (Figura 28 y Tabla 18). A los 40 días las plantas que se transfirieron a  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  logran recuperarse, aumentando la tasa máxima de fotosíntesis a niveles similares del  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $P > 0,05$ ) mientras que el tratamiento de plena exposición se encuentra más afectado ( $P < 0,05$ ) y es solo a los 120 días de aclimatación cuando se recuperan y alcanzan tasas máximas de fotosíntesis similares a las de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $P > 0,05$ ) (Figura 28 y Tabla 18).

Cuando se someten las plantas a los diferentes tratamientos, hubo un aumento de la respiración en la oscuridad, pasando de  $0,58 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a  $0,90 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $0,88 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para plena exposición, existiendo diferencia significativa entre estos dos últimos con el de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $P < 0,05$ ), esta tendencia se mantuvo a lo largo del periodo de aclimatación (Figura 28 y Tabla 18).

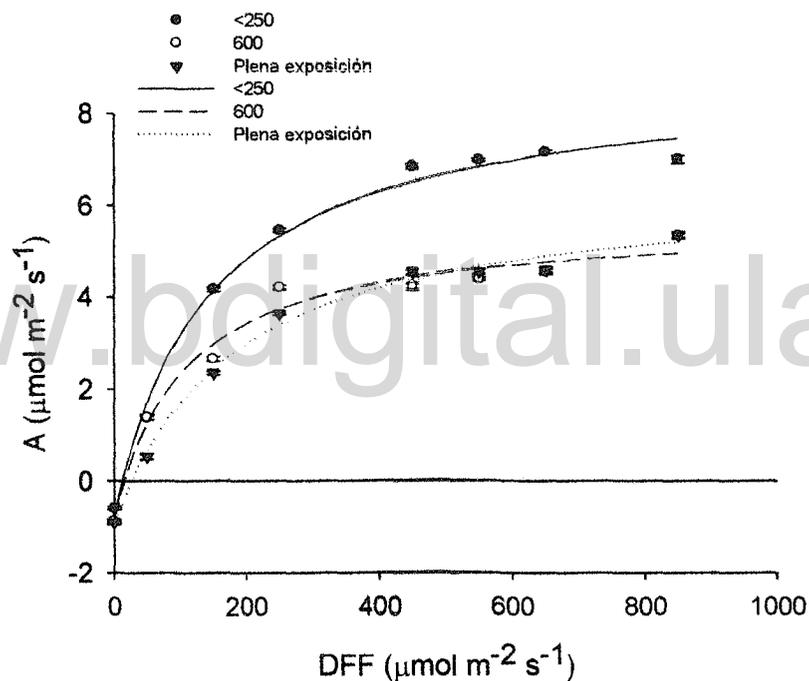
El punto de compensación de la fotosíntesis incrementó de  $12,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$  al comienzo del ensayo hasta  $16,1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en el tratamiento de  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $P > 0,05$ ) y a  $25,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en el de plena exposición a los 7 días de aclimatación ( $P < 0,05$ ). Tendencia que se mantuvo en el tiempo (Figura 28 y Tabla 18).

La DFF a la cual se satura la tasa de fotosíntesis está alrededor de  $650 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en las plantas del tratamiento de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e incrementó a  $850 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en los tratamientos de  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y plena exposición (Figura 28 y Tabla 18).

Cuando las plantas son transferidas la Eficiencia cuántica aparente disminuye de 0,020 a 0,013 ( $P>0,05$ ) para el tratamiento de  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y a 0,008 ( $P<0,05$ ) para el de plena exposición. Este ultimo tratamiento se recupera a los 70 días cuando presenta tasas similares a  $\approx 250$  y  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $P>0,05$ ) (Figura 28 y Tabla 18).

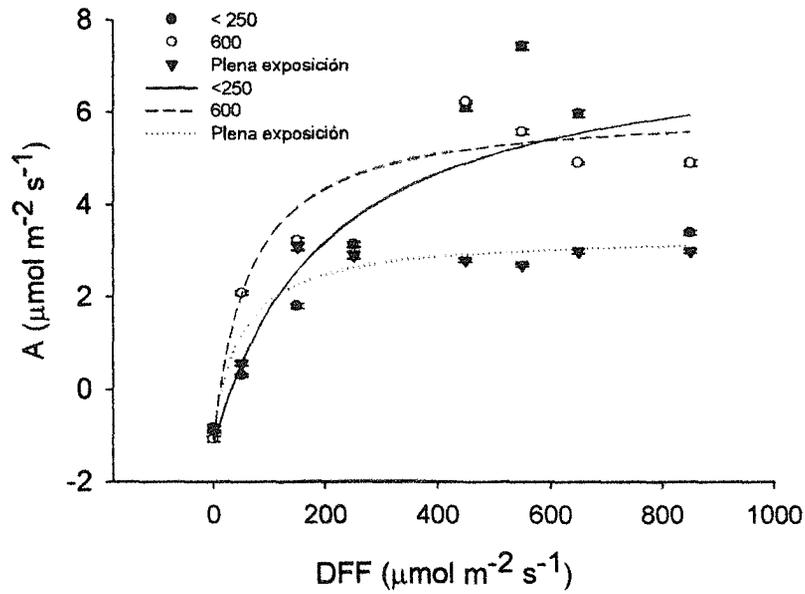
$\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .  $r^2 = 0,99$ ,  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$   $r^2 = 0,98$ , plena exposición.  $r^2 = 0,99$ .

7 días



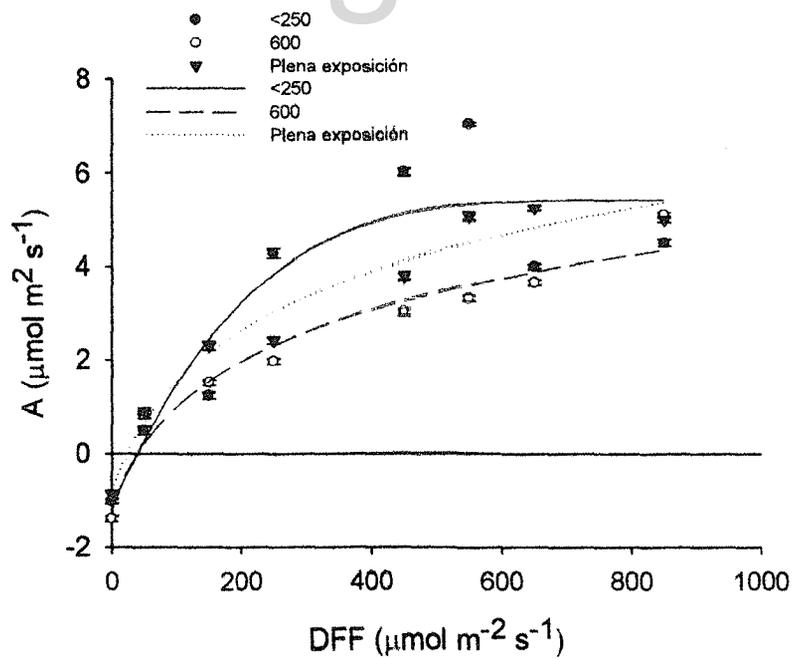
$\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .  $r^2 = 0,88$ ,  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .  $r^2 = 0,96$ , plena exposición.  $r^2 = 0,96$ .

40 días



$\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .  $r^2 = 0,92$ ,  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .  $r^2 = 0,97$ , plena exposición.  $r^2 = 0,98$ .

70 días



$\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .  $r^2 = 0,94$ ,  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$   $r^2 = 0,96$ , plena exposición.  $r^2 = 0,97$ .

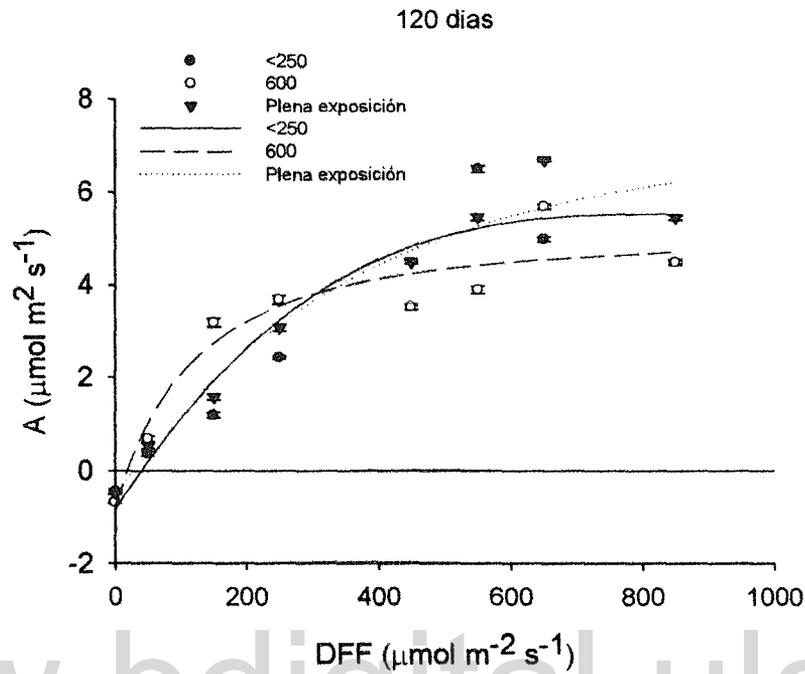


Figura 28: Asimilación a los 7, 40, 70 y 120 días en respuesta a la densidad de flujo de fotones en plantas de *H. bihai* aclimatadas a diferentes intensidades lumínicas. ●  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ○  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , ▼ plena exposición

Tabla 18: Nivel de significancia entre los tiempos de mediciones de fotosíntesis en curvas de luz en plantas de *H. bihai* bajo los diferentes tratamientos de intensidad lumínica en el experimento de aclimatación (n=3).

Tasa máxima de asimilación de CO <sub>2</sub> (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )				
DFF (μmol fotones. m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> )	7 días	40 días	70 días	120 días
≈250	7,29 <sup>A,1</sup>	6,00 <sup>A,2</sup>	6,10 <sup>A,2</sup>	6,00 <sup>A,2</sup>
≈600	4,90 <sup>B,1</sup>	5,70 <sup>A,B,2</sup>	4,55 <sup>B,1</sup>	5,00 <sup>B,3,1</sup>
plena exposición	5,00 <sup>C,1</sup>	3,15 <sup>B,2</sup>	5,35 <sup>A,3</sup>	6,12 <sup>A,4</sup>
Respiración en la oscuridad (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )				
DFF (μmol fotones. m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> )	7 días	40 días	70 días	120 días
≈250	0,58 <sup>A,1</sup>	0,74 <sup>A,1</sup>	0,53 <sup>A,1</sup>	0,54 <sup>A,1</sup>
≈600	0,90 <sup>B,1</sup>	1,05 <sup>B,1</sup>	0,90 <sup>B,1</sup>	0,69 <sup>B,2</sup>
plena exposición	0,88 <sup>C,1</sup>	0,95 <sup>B,1</sup>	0,88 <sup>B,1</sup>	0,83 <sup>B,1</sup>
Rendimiento cuántico aparente (mol CO <sub>2</sub> /mol fotones)				
DFF (μmol fotones. m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> )	7 días	40 días	70 días	120 días
≈250	0,020 <sup>A,1</sup>	0,018 <sup>A,1</sup>	0,012 <sup>A,2</sup>	0,014 <sup>A,1</sup>
≈600	0,012 <sup>A,1,2</sup>	0,016 <sup>A,1</sup>	0,011 <sup>A,1,2</sup>	0,010 <sup>A,1,2</sup>
plena exposición	0,008 <sup>B,1,2</sup>	0,007 <sup>B,1</sup>	0,090 <sup>A,1,2</sup>	0,010 <sup>A,1,2</sup>
Punto de compensación de la fotosíntesis (μmol fotones m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )				
DFF (μmol fotones. m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> )	7 días	40 días	70 días	120 días
≈250	12,3 <sup>A,1</sup>	27,0 <sup>A,2,5</sup>	17,2 <sup>A,3</sup>	12,3 <sup>A,1</sup>
≈600	16,1 <sup>A,B,1</sup>	15,2 <sup>B,1</sup>	31,3 <sup>B,1,2</sup>	17,1 <sup>B,1</sup>
plena exposición	25,2 <sup>B,1</sup>	15,1 <sup>B,2</sup>	25,2 <sup>C,1</sup>	27,2 <sup>C,1</sup>

### 3.8.3) Anatomía

A los 120 días del periodo de aclimatación se observa una alta plasticidad de las características anatómicas en las diferentes condiciones lumínicas (Tabla 19). El espesor de la lámina presentó diferencias significativas para los tres tratamientos, desde la más delgada en plantas de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con  $184,22 \pm 3,95 \mu\text{m}$  hasta la más gruesa en plena exposición con  $236,97 \pm 6,04 \mu\text{m}$ .

Las plantas del tratamiento de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  presentaron el menor espesor de la lámina foliar, mesofilo, parénquima de empalizada y parénquima esponjoso, comparado con las de  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y con las de plena exposición ( $P < 0,005$ ). Por otra parte presentaron el mismo espesor de hipodermis adaxial y de epidermis comparado con las de  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $P > 0,05$ ) (Figura 29).

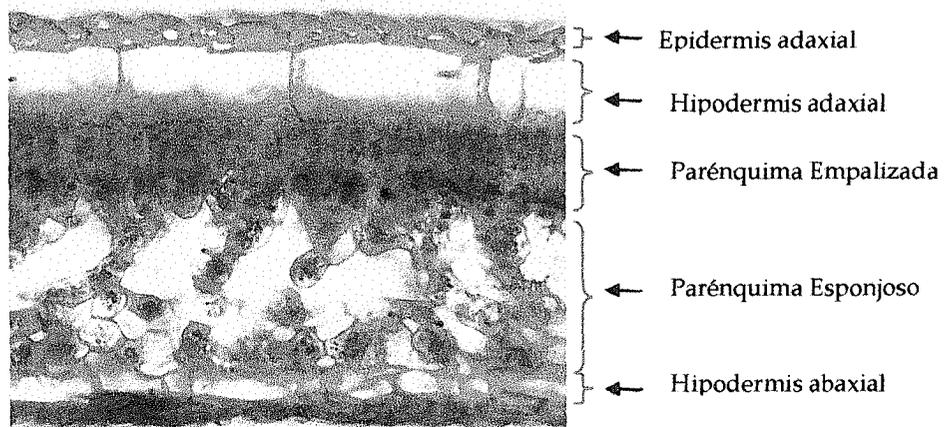
Las plantas de plena exposición presentaron el mayor espesor de la lámina, parénquima esponjoso, hipodermis y epidermis adaxial, comparado con los tratamientos de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $P < 0,005$ ). Por otra parte presentaron el mismo espesor de mesofilo y parénquima de empalizada comparado con las de  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $P > 0,05$ ) (Figura 30).

El tratamiento de plena exposición presentó el menor tamaño de estomas con  $14,29 \pm 0,25 \mu\text{m}$  comparado con los tratamientos de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $P < 0,005$ ). Por otra parte presentó la misma densidad de estomas abaxial que el de  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $136,62 \pm 2,62 \text{ n}^\circ/\text{mm}^2$  y  $127,45 \pm 4,62 \text{ n}^\circ/\text{mm}^2$  para los tratamientos de plena exposición  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente) ( $P > 0,05$ ), mientras que para la densidad de estomas adaxial los tres tratamientos fueron muy similares ( $P > 0,05$ ) (Tabla 20).

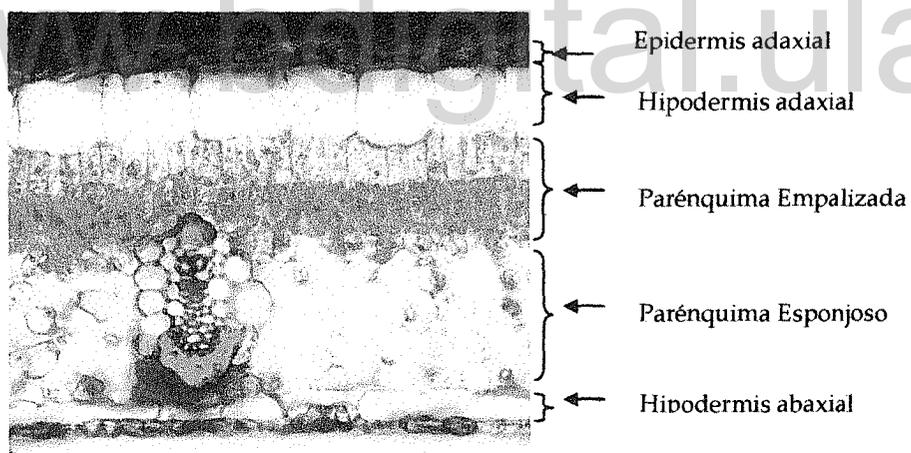
Tabla 19: Características anatómicas en plantas de *H. bihai* de los diferentes tratamientos de intensidad lumínica en el experimento de aclimatación. Se presenta el promedio  $\pm$ ES (n=3).

Radiación	Espesor de la lámina. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor del Mesofilo. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor del Parénquima a de Empalizada. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor del Parénquima Esponjoso. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor de la hipodermis adaxial. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor de la hipodermis abaxial. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor de la epidermis adaxial. ( $\mu\text{m}$ )	Espesor de la epidermis abaxial. ( $\mu\text{m}$ )
$\approx 250 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$184,22 \pm 3,95^a$	$88,92 \pm 1,53^a$	$32,13 \pm 0,54^a$	$55,06 \pm 1,26^a$	$26,02 \pm 0,46^a$	$10,57 \pm 0,51^a$	$9,36 \pm 0,3^a$	$7,60 \pm 0,4^a$
$\approx 600 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$217,92 \pm 2,52^b$	$115,32 \pm 1,18^b$	$41,47 \pm 0,47^b$	$74,82 \pm 1,28^b$	$26,60 \pm 0,74^a$	$12,17 \pm 0,28^b$	$8,00 \pm 0,2^a$	$8,00 \pm 0,4^a$
plena exposición	$236,97 \pm 6,04^c$	$120,46 \pm 2,72^b$	$42,39 \pm 0,92^b$	$79,46 \pm 1,74^c$	$38,27 \pm 0,75^b$	$12,53 \pm 0,35^b$	$12,30 \pm 0,4^b$	$8,01 \pm 0,3^a$

Letras diferentes indican diferencias significativas  $P < 0,05$ . Prueba de Kruskal - Wallis.



**Figura 29:** Corte transversal de la parte media de la lámina foliar de una planta de *H. bihai* crecida a  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . 40x.



**Figura 30:** Corte transversal de la parte media de la lámina foliar de una planta de *H. bihai* crecida a plena exposición. 40x.

**Tabla 20: Características de los estomas en plantas de *H. bihai* de los diferentes tratamientos de intensidad lumínica en el experimento de aclimatación. Se presenta el promedio  $\pm$  ES (n=3).**

Radiación	Tamaño de estomas. ( $\mu\text{m}$ )	Densidad de estomas abaxial. ( $\text{n}^\circ/\text{mm}^2$ )	Densidad de estomas Adaxial. ( $\text{n}^\circ/\text{mm}^2$ )
$\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$17,50 \pm 0,37^a$	$97,82 \pm 4,41^a$	$15,71 \pm 1,09^a$
$\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$17,37 \pm 0,75^a$	$127,45 \pm 4,62^b$	$13,27 \pm 1,06^a$
plena exposición	$14,29 \pm 0,25^b$	$136,62 \pm 2,62^b$	$18,62 \pm 2,47^a$

Letras diferentes indican diferencias significativas  $P < 0,05$ . Prueba de Kruskal - Wallis.

### 3.8.4) Contenido de clorofila y nitrógeno foliar

A los 120 días del periodo de aclimatación se observan diferencias significativas entre los tratamientos para el contenido de clorofila a, en donde las mayores concentraciones fueron para las plantas de  $\approx 600$  y  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pero sin existir diferencia significativa entre ellas ( $P > 0,05$ ) y las de menor concentración fueron las de plena exposición ( $2,80 \pm 0,12$ ,  $2,60 \pm 0,09$  y  $1,35 \pm 0,06 \text{ mg/g}$  para los tratamientos de  $\approx 600$ ,  $\approx 250$  y plena exposición respectivamente). Esta misma tendencia se mantuvo para el contenido de clorofila b ( $3,3 \pm 0,10$ ,  $3,6 \pm 0,15$  y  $1,71 \pm 0,03 \text{ mg/g}$  para los tratamientos de  $\approx 250$ ,  $\approx 600$  y plena exposición) y clorofila total ( $3,78 \pm 0,20$ ,  $3,80 \pm 0,06$  y  $2,36 \pm 0,04 \text{ mg/g}$  para los tratamientos de  $\approx 250$ ,  $\approx 600$  y plena exposición). No se presentaron diferencias significativas para la relación clorofila a/b entre los diferentes tratamientos (Tabla 21).

En cuanto al contenido de nitrógeno, el tratamiento de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  registró la mayor cantidad con  $29,6 \pm 1,5 \text{ mg/g}$ , seguido por el de  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con  $27,0 \pm 0,9 \text{ mg/g}$  y finalmente el de  $>1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  con  $23,2 \pm 0,4 \text{ mg/g}$ , registrándose diferencia significativa entre ellos ( $p < 0,05$ ) (Tabla 21).

La relación clorofila/nitrógeno fue mayor para los tratamientos de menor radiación ( $0,13 \pm 0,03$  y  $0,14 \pm 0,07$  para los tratamientos de  $\approx 250$  y  $\approx 600 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente) sin existir diferencia significativa entre ellos ( $P > 0,05$ ) y disminuyó a  $0,10 \pm 0,05$  en las plantas que fueron transferidas a plena exposición, siendo significativamente diferentes ( $P < 0,05$ ).

**Tabla 21: Contenido de nitrógeno y clorofila foliar en plantas de *H. bihai* de los diferentes tratamientos de intensidad lumínica en el experimento de aclimatación. Se presenta el promedio  $\pm$  ES (n=3).**

Radiación	Contenido de N (mg/g)	Clorofila a. (mg/g)	Clorofila b. (mg/g)	Clorofila total. (mg/g)	Clorofila a/b.	Relación Clorof/N
$\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$29,6 \pm 1,5^a$	$2,60 \pm 0,09^a$	$3,3 \pm 0,10^a$	$3,78 \pm 0,20^a$	$0,77 \pm 0,02^a$	$0,13 \pm 0,03^a$
$\approx 600 \mu\text{mo m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$27,0 \pm 0,9^a$	$2,80 \pm 0,12^a$	$3,6 \pm 0,15^a$	$3,80 \pm 0,06^a$	$0,78 \pm 0,01^a$	$0,14 \pm 0,07^a$
plena exposición	$23,2 \pm 0,4^b$	$1,35 \pm 0,06^b$	$1,71 \pm 0,03^b$	$2,36 \pm 0,04^b$	$0,80 \pm 0,04^a$	$0,10 \pm 0,05^b$

Letras diferentes indican diferencias significativas  $P < 0,05$ . Prueba de Kruskal - Wallis.

### 3.8.5) Peso foliar específico y ángulo foliar

Las plantas de plena exposición registraron mayor peso específico ( $50,40 \pm 1,81$  g/m<sup>2</sup>) que los demás tratamiento, representando diferencia significativa ( $P < 0,05$ ) entre ellos (Tabla 22) lo que se corresponde con las diferencias anatómicas registradas. Por otra parte el tratamiento de plena exposición presenta las hojas con la orientación más vertical ( $158,60 \pm 4,18^\circ$ ), seguido por las de  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con un ángulo de  $133,40 \pm 8,71^\circ$  siendo las de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  las mas horizontales con  $109,00 \pm 5,22^\circ$  encontrándose diferencias significativas ( $P < 0,05$ ) entre las tres condiciones lumínicas (Tabla 22).

Tabla 22: Peso foliar específico (n=5) y Angulo de la hoja en plantas (n=5) de los diferentes tratamientos de intensidad lumínica en el experimento de aclimatación de *H. bihai*. Se presenta el promedio  $\pm$  ES.

Radiación	Peso específico. (g/m <sup>2</sup> )	Angulo de la hoja. (°)
$\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$39,32 \pm 1,15^a$	$109,00 \pm 5,22^a$
$\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$38,37 \pm 1,36^a$	$133,40 \pm 8,71^b$
plena exposición	$50,40 \pm 1,81^b$	$158,60 \pm 4,18^c$

Letras diferentes indican diferencias significativas  $p < 0,05$ . Prueba de Kruskal - Wallis.

#### 4) Discusión.

La Plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo determinado de producir fenotipos diferentes como respuestas a ambientes diferentes. En la respuesta de las plantas a la luz, la plasticidad se expresa generalmente como una producción de pocas hojas, mas grandes y más delgadas en la sombra respecto al sol (plasticidad morfológica), pero también en una mayor inversión en parte aérea en detrimento de las raíces (plasticidad en la repartición de biomasa) y en una disminución de la tasa respiratoria y del punto fotosintético de compensación lumínica (plasticidad fisiológica), así como en diversos componentes de la reproducción (plasticidad en historia de vida) (Valladares y col. 2004).

En nuestro trabajo hemos estudiado la plasticidad fenotípica de *H. bihai* a cambios en el ambiente luz, específicamente la aclimatación del aparato fotosintético y de la morfología y anatomía de la hoja debido a cambios en la irradiancia. Para determinar si esta plasticidad fenotípica aumenta las probabilidades de *H. bihai* sobrevivir a diferentes condiciones lumínicas, lo que explicaría su amplia distribución en ambientes lumínicos contrastantes en el Sur del Lago de Maracaibo.

##### 4.1) Intercambio de gases

En el presente trabajo se investigaron algunas características del intercambio de gases relacionadas con la respuesta de *H. bihai* a diferentes ambientes lumínicos.

Se plantea la hipótesis que las plantas que se encuentran a plena exposición solar poseen una alta tasa fotosintética y un mayor punto saturación de luz en comparación con las que se encuentran bajo sombra. De igual manera los individuos del ecotipo de sol presenten mayor conductancia estomática y tasas de transpiración en respuesta a mayor cantidad de luz y DPV.

Los resultados obtenidos muestran que existen dos respuestas bien diferenciadas en cuanto al intercambio de gases, el día 31/1/2012 el ecotipo de sombra presenta menores tasas promedio de fotosíntesis así como de conductancia estomática y de transpiración ( $3,60 \pm 0,80 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $140 \pm 10 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $1,38 \pm 0,15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivamente); en contraposición el de sol registra mayores valores promedios de asimilación de  $\text{CO}_2$  que se corresponde con una mayor conductancia estomática, y mayores tasa de transpiración ( $6,09 \pm 0,80 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $170 \pm 20 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $2,33 \pm 0,20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivamente), ésta pérdida de agua en forma gaseosa por los estomas, seguramente le permite disminuir las altas temperaturas foliares ( $34,35 \pm 0,6 \text{ }^\circ\text{C}$ ).

Nuestros resultados son comparables con los estudios sobre fotosíntesis de heliconias de selvas tropicales de Costa Rica que señalan la especie *H. irrasa* adaptada al sotobosque tasas máximas de asimilación de aproximadamente  $3,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a una DFF de  $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras que la especie de borde de selva *H. mathiasiae*, registra un pico de asimilación de  $7,5\text{-}8,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  mientras que *H. latispatha* que crece a plena exposición solar tiene tasas de  $14\text{-}16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a  $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  de DFF (Rundel y col. 1998). Para *H. bihai* encontramos que el ecotipo de sombra presentó tasas promedios de asimilación de  $3,46 \pm 0,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y el de sol  $6,00 \pm 0,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Por otra parte Murugan y col. (2009) reportan para la especie *Elettaria cardamomum* una zingiberaceae del sotobosque de la selva húmeda tropical de la India tasas máximas de  $6,8 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Por lo anteriormente señalado podemos decir que las tasas de asimilación en el ecotipo de sombra estan dentro del rango de *H. irrasa* y el ecotipo de sol en el de *H. Mathiasiae*. Además podríamos señalar que el ecotipo de sombra de *H. bihai* presenta características fotosintéticas de planta de borde de bosque debido a sus puntos de saturación de luz. Esta distribución le permitiría hacer frente a aperturas repentinas de claros así como también formar parte en procesos de restauración ecológica. Kress y col. (2004) resaltan la importancia del género

*Heliconia* como plantas pioneras en el proceso de regeneración natural de la vegetación y restauración del suelo degradado, por lo que podríamos pensar que esta habilidad observada en *H. bihai* de adaptar su aparato fotosintético a diferentes intensidades lumínicas le debe conferir un papel ecológico importante como planta pionera dentro del ecosistema selvático degradado del Sur del Lago de Maracaibo.

Esta habilidad de *H. bihai* para crecer bajo intensidades lumínicas variables estaría posiblemente limitada por la disponibilidad de agua en el suelo. Entre los potenciales hídricos medidos en nuestro estudio el más negativo fue para el ecotipo de sol (-2,20 MPa) en comparación con el de sombra (-1,76 MPa). Kress y col. (2004) señalan que la distribución de las heliconias está orientada a ambientes húmedos y lluviosos; por otra parte Lennart (1981) indica que los individuos de *H. bihai* en áreas abiertas de bosque están relacionadas a las orillas de los ríos. Esto nos sugiere entonces que es imprescindible que *H. bihai* tenga suficiente agua desde el punto de vista de su intercambio de gases para poder sobrevivir y crecer en un sitio determinado sin ser tan afectadas por el régimen lumínico.

#### 4.2) Fotoquímica

El ecotipo de sombra presentó una mayor medida del  $qP$  que indica posiblemente una mayor apertura de los centros de reacción, debido a una menor saturación lumínica, que se expresa con una mayor eficiencia cuántica alcanzada por el PSII ( $\Phi_{PSII}$ ) a lo largo del día. He y col. (1996) registran mayores  $qP$  en las especies de *H. psittacorum*, *H. rostrata*, y *H. psittacorum* x *H. spathocircinata* que se encuentran bajo sombra comparadas con las de plena exposición solar.

En nuestros resultados el aumento del NPQ en el ecotipo de sol no se refleja en una disminución en  $F_v/F_m$  ( $0,79 \pm 0,01$ ) comparado a con el de sombra ( $0,81 \pm 0,01$ ), de manera contraria He y col. (1996) midieron menores  $F_v/F_m$  en las especies de *H. psittacorum*, *H. rostrata*, y *H. psittacorum* x *H. spathocircinata*

que se encuentran a plena exposición solar. Por otra parte Yu-Long y col. (2002) para *Amomun villosum* (Zingiberaceae) encuentran un menor Fv/Fm en plantas de sol.

He y col. (1996) encuentran que dentro de las tres especies de Heliconias cultivadas a plena exposición solar, *H. psittacorum* x *H. spathocircinata* presenta un comportamiento parecido al ecotipo de sol de *H. bihai*, es decir, mayores NPQ y menores qP, comparados con poblaciones de sombra de la misma especie y con poblaciones de sol y de sombra de las otras dos especies (*H. psittacorum* y *H. rostrata*). Además He y col. (1996), señalan que la disminución en Fv/Fm puede ser el resultado de un sistema de fotoprotección que involucra la disipación de energía térmica asociado con las xantofilas por lo que el alto nivel de NPQ en hojas de *H. psittacorum* x *H. spathocircinata* puede deberse a una alta capacidad de disipar exceso de energía. Yu-Long y col. (2002) también reportan para la planta de sombra *Amomun villosum* (Zingiberaceae) mayores NPQ y menores qP, comparados con poblaciones de sombra de la misma especie y señalan que la disipación de energía en forma térmica representa un mecanismo de fotoprotección relacionado con el incremento del pH en el tilacoide y el ciclo de las xantofilas mientras que la inactivación de los centros de reacción del PSII es un mecanismo de fotoprotección que le permite disipar exceso de energía lumínica y proteger la proteína D<sub>1</sub>. Estos autores demostraron este señalamiento inhibiendo en algunas plantas de sol el ciclo de las xantofilas con DDT (Dithiothreitol) y al compararla con el control encuentran que disminuyen el Fv/Fm por un aumento en el F<sub>o</sub> y una disminución en F<sub>m</sub>.

A pesar que el qP es menor en el ecotipo de sol, es posible que el aumento del NPQ sea consecuencia del incremento en la disipación de manera segura el exceso de energía, lo cual le permite tener igual o mayor transporte de electrones (J) lo que determina mayor tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>. He y col. (1996) registran en poblaciones de sol de *H. psittacorum* x *H. spathocircinata* tasas máximas de fotosíntesis (9,75  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) superiores a las poblaciones de sol de *H. psittacorum* y *H. rostrata* (6,86  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 7,76  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

respectivamente). Yu-Long y col. (2002) no encuentran diferencias significativas entre las tasas de asimilación de plantas de *A. villosum* que se encuentran a plena exposición solar y bajo sombra ( $6,47 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $6,43 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) respectivamente.

Demmig-Adams y Adams III (2006) indican que estudios realizados en la planta tropical monocotiledonea *Monstera deliciosa* que consistió en cultivarla bajo sombra ( $300 \mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{S}^{-1}$ ), luego pasarla a plena exposición solar ( $1500 \mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y transcurrido 20 minutos encontraron que la capacidad fotosintética permanecía sin cambios significativamente diferentes, pero si aumentó en gran medida el NPQ, la proteína protectora PsbS y el nivel de zeaxantina y antheraxantina. Siendo las PsbS una vía de disipación de energía independiente a la variación de la concentración del pH.

He y col. (1996) señalan que la susceptibilidad diferencial a la radiación solar es consecuencia de la morfología y orientación de la hoja, porque el tamaño y el ángulo de la hoja variaron entre las tres especies estudiadas *H. psittacorum* x *H. spathocircinata* presenta hojas pequeñas y verticales mientras que *H. psittacorum* y *H. rostrata* presentan hojas grandes y horizontales. Esta observación también se presentó en nuestro estudio porque el ecotipo sol registró un mayor ángulo de inclinación para la hoja ( $160,2 \pm 3,27^\circ$ ) que el de sombra ( $115,2 \pm 4,22^\circ$ ). Probablemente este ángulo mas vertical de las plantas de sol les confiere la posibilidad de disminuir sus temperaturas foliares.

También Yu-Long y col. (2002) destacan que el enrollamiento que presenta *A. villosum* le permite prevenir daños en el aparato fotosintético al disminuir la superficie en exposición solar. Por otra parte Grubb y Jackson (2007) reportan que representantes del orden Zingiberales como: Heliconiaceae, Zingiberaceae y Marantaceae presentan hojas enrolladas hasta que alcanzan el 75-100% de su tamaño final en comparación a otras monocotiledóneas de las selvas húmedas tropicales. Factor este que podría ser ventajoso para que *H. bihai* cuando este en ambientes de plena exposición solar.

### 4.3) Anatomía

En la presente investigación se estudiaron algunas características de la anatomía de la hoja partiendo de la hipótesis de que los individuos del ecotipo de sol presenten mayor densidad estomática, mesofilo, lámina foliar, parénquima de empalizada y parénquima esponjoso más grueso así como mayor peso foliar específico en comparación a los que crecen bajo sombra.

Azcón-Bieto y Tálon (2008) señalan que las hojas crecidas en condiciones de sombra son más delgadas porque poseen menos capas de células del mesofilo en empalizada; a su vez células más cortas, menor peso por unidad de área foliar menor número de estomas de mayor tamaño. En las hojas de sol la epidermis, el mesofilo esponjoso y los sistemas vasculares están más desarrollados. Otra característica que puede variar entre diferentes ambientes lumínicos es el ancho de la hipodermis, para Rundel y col (1998) probablemente la luz del sol disminuye a medida que pasa a través de las vacuolas llenas de agua de las células hipodérmicas antes de llegar al tejido fotosintético. También para Rundel y col. (1998) las plantas de sol invierten más en clorénquima especialmente desarrollan mas parénquima de empalizada y producen una reducción del parénquima esponjoso para mejorar la difusión del CO<sub>2</sub> ya que las plantas de sol presentan una alta superficie interna de mesofilo.

La hipodermis de *H. bihai* presentó el mismo grosor y número de estratos en ambos ecotipos estudiados. Simao y Scatena (2001) trabajando con la especie de sol *H. velloziana* y la especie de sombra y borde de selva *H. angusta*, reportan una hipodermis uniseriada para ambas poblaciones, sin encontrar diferencias significativa entre ellas. También Triplett y Kirchoff (1991) haciendo estudios anatómicos comparativos entre 15 especies de Heliconiaceae con diferentes distribuciones, encuentran una sola capa de hipodermis, pero indican que en algunas especies como *H. platystachys*, *H. pendula*, *H. latispatha* y *H. caribaea* x *H. bihai*, se presenta una capa biseriada de unas seis células a cada lado de los haces vasculares. Por otra parte Rundel y col. (1998) reportan presencia de

hipodermis uniseriadas de diferentes grosor entre Heliconiaceae de sombra, borde de selva y sol pero señalan que no existe un patrón obvio en la altura de la hipodermis a través del gradiente lumínico. Para Simao y Scatena (2001) la hipodermis puede ser importante para el desenrollamiento de las hojas jóvenes y para disminuir el impacto de la luz sobre el tejido fotosintético de *H. velloziana* y *H. angusta*.

Se encontraron dos capas de tejido de empalizada para los dos ecotipos estudiados de *H. bihai*. Resultados comparables con los nuestros son los reportados por Simao y Scatena (2001) quienes no encuentran diferencias entre la especie de sol *H. velloziana* y la especie de sombra y borde de selva *H. angusta*. Por otra parte Rundel y col. (1998) reportan solo una capa de empalizada para las especies de sombra (*H. umbrophila* y *H. irrasa*) dos para la de borde de selva (*H. mathiasiae*) y entre 2 y 3 para las de sol (*H. imbricata*, *H. latispatha*, *H. pogonantha* y *H. wagneriana*). La empalizada de *H. bihai* del ecotipo de sol representó el 18,21% del grosor de la lamina foliar mientras que para el de sombra fue 19,15%. Triplett y Kirchoff (1991) reportan que para *H. caribaea* X *H. bihai* el tejido de empalizada representó el 25% del grosor de la lamina; Esto sugiere que *H. bihai* es una planta en realidad heliófitas que tolera condiciones de baja radiación.

Se encontraron diferencias significativas entre las medidas de mesófilo esponjoso en los dos ecotipos de *H. bihai*; para el de sol representó aproximadamente el 38,76% y para el de sombra el 42,03% del grosor de la lamina foliar. Triplett y Kirchoff (1991) reportan que para *H. caribaea* X *H. bihai* el mesófilo esponjoso representó el 50%, mientras que para las especies medidas por Simao y Scatena (2001) no encontraron diferencias significativas entre *H. velloziana* y *H. angusta*. Marques y col. (1999) señalan que el ecotipo de sol de la planta *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) presenta un mesófilo esponjoso más grueso debido a la presencia de células de mayor tamaño y no por un aumento en el número de células.

En nuestro estudio las plantas estudiadas fueron anfiestomáticas como lo reporta Rundel y col. (1998), particularmente para el ecotipo de sol se encontró una mayor densidad de estomas ( $243,38 \text{ estomas/mm}^2$ ) que para el de sombra ( $177,5 \text{ estomas/mm}^2$ ), siendo los de sol de menor tamaño. Resultados similares han sido reportados para diferentes especies de heliconias, donde las de sombra están entre  $52 - 65 \text{ estomas/mm}^2$ , las de sol  $158-227 \text{ estomas/mm}^2$  y la de borde de bosque  $110 \text{ estomas/mm}^2$  (Rundel y col. 1998). Marques y col. (1999) señalan que el ecotipo de sol de *Sebastiania myrtilloides* presentó  $144 \pm 3 \text{ estomas/mm}^2$  y el de sombra  $121 \pm 6 \text{ estomas/mm}^2$ . Rundel y col. (1998) indican que la mayor densidad estomática en poblaciones de sol estaría estrechamente relacionada con la mayor difusión del  $\text{CO}_2$ . Por su parte, Marques y col. (1999) señalan que se favorece la conductancia estomática.

Simao y Scatena (2001) señalan que la característica morfoanatómica mas diferencial entre la hoja de la especie de sombra-borde de selva y la de sol es la distribución de haces de fibra, la especie de sol *H. velloziana* presenta fibras que forman una capa casi continua y estrecha con la superficie abaxial. Esta posible diferencia en la cantidad de haces vasculares entre ecotipos de *H. bihai*, podría explicar la diferencia registrada en peso foliar específico.

#### **4.4) Contenido de clorofila y nitrógeno foliar**

En el presente trabajo se estudiaron algunas características del contenido de clorofila y nitrógeno foliar relacionada con la respuesta de *H. bihai* a diferentes ambientes lumínicos, partiendo de la hipótesis de que los individuos de sombra tendrían mayor cantidad de clorofila por unidad de nitrógeno foliar que los individuos de sol, en respuesta a una mayor eficiencia en la utilización de la luz en condiciones de sombra.

Las plantas de sombra poseen mayor cantidad de pigmento en las antenas de los fotosistemas (especialmente clorofila b) con el fin de aprovechar mejor la escasa radiación luminosa incidente. Ello se refleja en un descenso de la relación clorofila a /clorofila b. Azcón-Bieto y Talón (2008), señalan además que los

niveles foliares de clorofila son controlados por la luz, ya que la clorofila es constantemente sintetizada y destruida en su presencia, y es por ello que a radiaciones más elevadas ocurre mayor degradación, de allí que las hojas de sombra posean, generalmente, mayor contenido de clorofila en relación con las que han crecido a plena exposición solar. Además esta tendencia en las plantas sombreadas, también ha sido asociada a un mejor desarrollo de las granas y a una mayor inversión de energía en la síntesis de los pigmentos responsables de la absorción de luz y a una mayor cantidad de fotosistemas en las membranas tilacoidales.

Igualmente, Azcón-Bieto y Talón (2008) señalan que las plantas de sombra invierten más nitrógeno en la producción de pigmentos fotosintéticos para la captación de luz mientras que en las hojas de sol hay una gran inversión en proteínas del estroma cloroplástico, principalmente Rubisco.

### Clorofila

El contenido total de clorofila para las poblaciones de sombra y de sol de *H. bihai*, están dentro de lo esperado, debido a que las plantas que crecen en ambientes con baja disponibilidad de radiación solar tienden a presentar mayor cantidad de clorofila total que le permite aumentar su eficiencia en la captación de luz. Oguchi y col. (2005) reportaron en relación al contenido de clorofila total que el árbol caducifolio de bosque *Acer rufrinerve* disminuye su contenido de clorofila total cuando se cultiva a plena exposición solar al igual que la planta tolerante a la sombra *Fagus crenata* pero para la especie pionera *Betula ermanii* aumenta ligeramente. Del mismo modo Arboleda (2011), halló diferencias en una planta utilizada como cobertura natural en el trópico *Aptenia cordifolia* (Aizoaceae) cuando se cultivó a diferentes intensidades lumínicas, encontrando mayor cantidad ( $1,98 \text{ mg.g}^{-1}$ ) a  $112 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  que a  $526 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $1,53 \text{ mg g}^{-1}$ ) y que a  $1246 \mu\text{mol. m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ( $1,09 \text{ mg g}^{-1}$ ).

En nuestro estudio la relación clorofila a/b no presentó diferencias entre las condiciones lumínicas; también Oguchi y col. (2005) reportan que la especie

pionera arborea *Betulia ermanii* mantuvo valores similares en sombra y a plena exposición solar. De igual manera Arboleda (2011) no encontró diferencias en la relación clorofila a/b en *Aptenia cordifolia* cuando la sembró a diferentes intensidades lumínicas. Por otra parte, Krause y col. (2001) reportaron un aumento en la relación clorofila a/b en las especies arbóreas pioneras *Ficus insipida*, *Cecropia obtusifolia* y *Ochroma pyramidale* cuando se generó un claro comparado con especies secundarias quienes fueron pocos eficientes en ajustar el sistema fotosintético y señalan además que la habilidad adaptativa a las altas radiaciones de estas especies pioneras se vieron reflejadas en el bajo grado de fotoinhibición del PS II.

Por todo lo anteriormente señalado, podríamos inferir que siendo *H. bihai* una especie pionera posee una alta habilidad de adaptar su sistema fotosintético a altas intensidades lumínicas, pero además que la poca plasticidad en la relación clorofila a/clorofila b indica que *H. bihai* es una especie de sol (como las pioneras) la cual no ajusta este carácter cuando coloniza espacios en la sombra.

### Nitrógeno

Varios estudios (Sims y col. 1998 y Evans y Poorter 2001) han demostrado que la distribución del nitrógeno en la hoja está influenciada por el ambiente de luz. En nuestro trabajo encontramos que las plantas de sombra presentaron mayor cantidad de nitrógeno que las de sol posiblemente debido a que como señalan numerosos autores como Azcón-Bieto y Talón (2008) en condiciones de baja radiación el nitrógeno es utilizado en el aparato fotosintético, específicamente en el complejo proteínas-pigmentos. Además la mayor relación clorofila/nitrógeno en las plantas de sombra demuestran la existencia de una mayor cantidad de clorofila por unidad de nitrógeno para este ecotipo lo que se relaciona con el mejor aprovechamiento de la luz a las bajas intensidades lumínicas.

Los contenidos de nitrógeno foliar de *H. bihai* son altos, lo cual es compatible con lo encontrado para la especie colonizadora de claros *Alchornea triplinervia*

(23,57 ± 080 mg/g) (García-Núñez y col. 1995). Un aumento de la fotosíntesis como la encontrada en poblaciones de sol de *H. bihai* debe ser soportado por una inversión del nitrógeno en proteínas fotosintéticas, especialmente Rubisco. Sims y col. (1998) señalan que si aumenta la eficiencia fotosintética aumenta la eficiencia en el uso del nitrógeno.

Evans y Poorter (2001) quienes señalan que la aclimatación de las plantas a diferentes radiaciones puede inducir cambios en la inversión de nitrógeno entre los componentes fotosintéticos, realizaron un estudio utilizando especies de plantas herbáceas, arbusto y arboles, reportando que las concentraciones de nitrógeno como las de nitratos por peso seco fueron mayores en las poblaciones de baja radiación, concluyendo que para hojas aclimatadas a condiciones de poca luz, se asigna menos nitrógeno para proteína soluble y más para los complejos pigmento-proteína, registrando para su caso de estudio un aumento del 13 al 21% del nitrógeno foliar orgánico. También Castillo y Ligarreto (2010) reportan una correlación positiva entre el nitrógeno y la clorofila en plantas de maíz.

#### 4.5) Fenología

En la presente investigación se estudió la fenología reproductiva de los ecotipos de sol y sombra de *H. bihai*, partiendo de la hipótesis de que los individuos que presentan las condiciones óptimas en relación a la luz presenten mayor tasa de producción de flores.

Hoffman (2005), en la isla de Dominica trabajó con una población de *H. bihai* sin tomar en cuenta las diferentes exposiciones lumínicas y registró un número promedio de 9 brácteas por sinflorescencia, valor este muy similar al encontrado en este estudio ( $9 \pm 0,38$  sol y  $11 \pm 0,38$  sombra ), pero difiere en cuanto su largo, con un valor de 8,51 cm, el cual está muy por debajo al ecotipo sombra 13,46 cm y 15,06 cm en el sol para *H. bihai* del Sur del Lago de Maracaibo. Por otra parte Kress (1997) reporta para *H. bihai* en Venezuela una sinflorescencia compuesta por un número de brácteas que varían entre 7 a 11

con un largo de 10 a 14 cm. También el largo de la sinflorescencia registrado por nosotros coincide con el valor máximo (55 cm) registrado por Kress et al (2004) en *H. bihai* de Colombia y con el de de 30 - 55 cm reportado para Venezuela (Kress 1997).

Kress (1997) reporta que en las brácteas de *H. bihai* pueden encontrarse entre 10 a 20 flores pero sin hacer referencia al estado de desarrollo y nosotros encontramos 22 flores entre maduras e inmaduras para el ecotipo de sol y 21 flores para las de sombra.

El hecho de que no se encontraran diferencias significativa en los parámetros evaluados en cuanto al largo de la sinflorescencia y numero de flores inmaduras y maduras puede deberse a que el principal sumidero de fotoasimilados para estas plantas son los rizomas y no las flores, como lo señala Bruna y col. (2002) para *Heliconia acuminata*, donde el 85% de la materia seca se encuentra como biomasa subterránea en los rizomas y señalan además que es probable que los recursos se reasignen a los tallos y hojas luego de que esta planta sufra daños mecánicos. Bruna y Nogueira (2005) queriendo demostrar esta alta respuesta compensatoria en *H. acuminata* registraron que las poblaciones crecidas en un claro de selva tenían una mayor respuesta compensatoria que las crecidas en el sotobosque, además Bruna y col. (2002) destacan la importancia de la reproducción asexual por rizomas en este tipo de planta.

El bajo número de flores que logran convertirse en frutos maduros también fue observado por Bruna y col. (2004) en *Heliconia acuminata* en donde las inflorescencias formadas por 20-25 flores, sólo el 0,28-0,31% de ellas originan frutos maduros; estos autores luego de descartar que el alto porcentaje de abortos de flores y frutos sea debido a la ausencia de polinizadores, propusieron dos posibles hipótesis:

- 1) El néctar, flores y frutos son energéticamente costosos de producir, por lo tanto la baja producción de frutos y semillas podría ser el resultado de una limitación de recursos.
- 2) Las flores pueden funcionar principalmente como donador de polen, teniendo una función más masculina que femenina.

Como el trabajo de Bruna y col. (2004) se realizó en el Amazonas central justificó su primera hipótesis en la pobreza nutricional de los suelos, pero esto no se podría aplicar en los fértiles suelos del Sur del Lago de Maracaibo. Por otra parte si *H. bihai* tuviese una función mas masculina que femenina, no se generarían tantos frutos inmaduros.

Podríamos señalar de acuerdo a los resultados obtenidos, que en esta especie no se concluye la madurez del fruto y posiblemente existe su aborto en este estado de desarrollo. O podríamos señalar que están siendo depredados por insectos en estado larval. Henao y Ospina (2008) reportaron 10 ordenes, 43 familias, 58 géneros y 101 especies de insectos en cultivos de Heliconias, encontrando larvas adultas de Lepidópteros en las especies pendulares que son acumuladores de agua en sus brácteas (*H. caribea* y *H. Wagneriana*) al igual que *H. bihai*, esta particularidad permite una alta disponibilidad de agua, que facilita el ciclo biológico de estos insectos que luego se alimentan de estos frutos.

Las pocas semillas que se producen podrían estar generando bancos de semillas, que quedarían disponible para procesos germinativos futuros, posiblemente cuando se generan procesos de sucesiones ecológicas, esta hipótesis se plantea debido a la baja tasa de germinación de *H. bihai*. Gómez-Merino y col (2010) quienes estudiaron la germinación de *H. bihai* señalan que aunque las semillas se sometieron a diferentes procesos de escarificación la cantidad de semillas que germinaron fue muy baja (0,06%), concluyendo que más que la entrada del agua a la semilla, existe un elemento inhibitorio del proceso de germinación.

#### 4.6) Ensayo de Aclimatación

Las plantas de *H. bihai* desarrolladas bajo sombra disminuyeron su tasa máxima de fotosíntesis al momento de pasarlas a las diferentes condiciones lumínicas, con diferencia significativa ( $P < 0,05$ ) entre ellas. transcurridos 40 días de aclimatación los individuos del tratamiento a  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  aumentaron su tasa máxima a los niveles encontrados a  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $P > 0,05$ ) mientras que las del tratamiento  $> 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  se encontraron más afectadas ( $P < 0,05$ ). Sin embargo a los 70 días se recuperaron, mostrando tasas de asimilación semejantes a las de  $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $P > 0,05$ ). Algunos resultados comparables con los nuestros son los de Oguchi y col (2005) quienes reportan que la especie pionera *Betula ermanii* y la de sucesión secundaria *Acer rufinerve* registran un aumento en sus tasas máximas de fotosíntesis al transferir plantas crecidas en condiciones de sombra al sol durante los primeros 7 días de aclimatación, mientras que la especie de sombra *Fagus crenata* solo registró un aumento considerable luego de 40 días de la transferencia.

También Oguchi y col. (2003) con el fin de entender los cambios anatómicos y fisiológicos que ocurren en la planta herbácea de sol *Chenopodium album* durante su aclimatación a diferentes régimen lumínicos la crecieron a  $70 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y luego la transfirieron  $700 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y observaron que se incrementó gradualmente la tasa máxima de fotosíntesis desde el momento de la transferencia hasta los cuatro días. También Frak y col. (2001) reportan en su estudio realizado con plantas arbórea de sol *Juglans nigra x regia* que la tasa fotosintética aumentó entre 20 - 45% hasta después de 20 días desde la transferencia de condiciones de sombra a sol.

Oguchi y col. (2003) plantearon como hipótesis que las características fisiológicas más que las anatómicas fueron las responsables del aumento de la tasa máxima de fotosíntesis al momento de la transferencia a condiciones de sol, entre ellas propusieron a las siguientes:

-Incremento en la actividad Rubisco.

- Incremento en la concentración Rubisco.
- Incremento en el número de cloroplastos.
- Incremento en el volumen de los cloroplastos.
- Una combinación de algunos de estos factores.

Por otra parte Frak y col. (2001) plantearon que el aumento de la tasa máxima de fotosíntesis por ellos registradas puede deberse a la distribución del nitrógeno en:

- Carboxilación (Rubisco).
- Bioenergética (transporte de electrones).
- Componentes cosechadores de luz en el tilacoides.

Frak y col. (2001) presentan como evidencia de su planteamiento el aumento de la tasa de respiración en la oscuridad durante las dos primeras semanas de aclimatación, señalando que posiblemente se debe al costo energético del transporte y procesamiento de carbohidratos y a la biosíntesis de proteínas.

Partiendo de las hipótesis de Oguchi y col. (2003) y Frak y col. (2001) podemos decir que para *H. bihai* se observó una alta plasticidad en las características anatómicas entre los diferentes tratamientos lumínicos que podrían estar representando adaptaciones a las diferentes condiciones lumínicas que se reflejarían en el aumento del peso específico y de las tasas fotosintéticas, Pero Oguchi y col. (2003) encontraron que *Chenopodium álbum* a pesar de que aumentaba la tasa fotosintética no se modificaba el grosor de la hoja, número de capa de empalizada, actividad y concentración de Rubisco, número de cloroplastos pero sí el volumen de los cloroplastos, señalando que esto solo ocurre cuando existen espacios vacíos en las células superficiales del mesófilo y explicando que la difusión del CO<sub>2</sub> en fase líquida es un proceso muy lento, haciendo difícil su movimiento desde el espacio intercelular al cloroplasto y un

aumento en la concentración y/o actividad rubisco significaría una disminución del CO<sub>2</sub> en el corto plazo lo que se traduciría en una disminución de la tasa de asimilación, mientras que el aumento en el volumen del cloroplasto disminuye la dificultad de difusión al disminuir la distancia entre el cloroplasto y el espacio intercelular haciendo más disponible el CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis.

También Oguchi y col. 2005 para estudiar mejor la importancia del aumento del volumen del cloroplasto en procesos de aclimatación a diferentes régimen lumínicos, repitieron su estudio con especies arbóreas y encontraron que *Betula ermanii*, especie pionera de bosques aumentaba su tasa fotosintética al ser transferida desde sombra a condiciones de plena exposición acompañado por un aumento en el volumen del cloroplasto. En contra posición la especie de sotobosque *Fagus crenata*, disminuye su tasa fotosintética cuando es transferida desde sombra a plena exposición y anatómicamente carece de espacios disponibles en los cuales los cloroplastos pudieran aumentar su volumen, traduciéndose en una baja capacidad de aclimatación.

Como se señaló anteriormente, los cambios morfo-anatómicos en *H. bihai* según los diferentes tratamientos lumínicos estuvieron representados por diferentes pesos específicos, el cual fue mayor para el de plena exposición solar y el menor para sombra; algunos investigadores como Niinemets y Tenhunen (1997) encontraron una correlación positiva entre el peso específico y el aumento de la tasa fotosintética en su ensayo de aclimatación a la luz con la especie arbórea *Acer sacharum*, y concluyeron con su trabajo que la aclimatación estuvo regulado mas por ajustes anatómicos de la hoja que por la bioquímica foliar, como lo demuestra el peso específico; también Sims y col. (1998) señalan que los cambios de la radiación indujo cambios en el grosor de la hoja y por lo tanto en la cantidad de tejido fotosintético, lo que afectó la capacidad fotosintética por unidad de peso seco del sorgo (*Glycine max*). Adicionalmente Oguchi y col. (2003) quienes comparten este señalamiento indican que si bien pueden existir cambios anatómicos que se traduzcan en un aumento del grosor del mesofilo, si no aumenta el área superficial de las células en los cuales se puedan expandir

los cloroplastos, estas modificaciones no se traducirán en un aumento en la capacidad fotosintética.

Muchos otros trabajos han reportado cambios anatómicos foliares durante procesos de aclimatación a la luz, pero en donde se señalan que estos por sí solo no son suficientes para responder positivamente a este factor, sino que deben contar adicionalmente con otros mecanismos, entre ellos está el de Sousa y col. (2003) quienes trabajando con la especie herbácea invasora *Tradescantia pallida*, registraron modificaciones anatómicas en cuanto al grosor de la lamina, la hipodermis y el mesofilo, lo que se tradujo en un aumento del peso específico pero no se encontraron diferencias significativas en cuanto al contenido de clorofila a, clorofila b ni relación clorofila a/b, pero si se registró una importante diferencia entre el contenido de carotenoides y antocianinas, destacando un papel importante de estas últimas en la captura de radicales libres y protección de la oxidación a los lípidos que forman parte de la membrana celular, por lo tanto es posible que estos dos pigmentos funcionen como fotoprotectores de la integridad de las membranas. También Krause y col. (2001) reportan cambios en la de-epoxidación de las xantofilas al aumentar la intensidad lumínica relacionándolo con la tasa de disipación de energía. Para Demming-Adams y Adams III (2006) la disipación del exceso de energía desde los complejos antena colectores de luz de carotenoides-clorofila de los PS I y PS II se requiere una alta concentración de protones dentro del tilacoide y es dependiente de la presencia de componentes de-epoxidados del ciclo de las xantofilas relacionándolo con la tasa de disipación de calor.

Como se señaló anteriormente, los cambios en la cantidad y proporción de clorofilas pueden ser un importante mecanismo de adaptación a diferentes intensidades lumínicas. En *H. bihai* se registraron diferencias significativa para los tratamiento en cuanto a la clorofila total, clorofila a y clorofila b pero no en la relación clorofila a/b. En correspondencia a esto, Sousa y col. (2003) no reportan diferencias significativas en cuanto al contenido de clorofila a, clorofila b ni relación clorofila a/b. De igual manera, Oguchi y col. 2005 trabajando con

especies pioneras, de sucesión secundaria y de sombra, reportan que la pionera *Betula ermanii* y la de sombra *Fagus crenata* no presentaron diferencias significativas en la relación clorofila a/b, ni en la clorofila total, en contraste con la de sucesión secundaria *Acer rufinerve* si presentó diferencias.

Contrariamente a lo anteriormente señalado, Krause y col. (2001) reportan diferencias significativas para la relación clorofila a/b para las especies pioneras *Ficus insípida*, *Cecropia obtusifolia* y *Ochorama pyramidale* y no para las de sucesión secundaria *Drypetes standleyi*, *Quararibea asterolepis* y *Faramea occidentalis* atribuyendo este resultado a que hubo un aumento en la clorofila a y una disminución de la clorofila b y esto puede representar un mecanismo de fotoprotección para las especies pioneras. También Oguchi y col. (2003) reportan cambios en la relación clorofila a/b en la planta herbácea anual *Chenopodium album*.

Niinemets y Tenhunen (1997) también agregan que la aclimatación estuvo relacionada con la asignación del nitrógeno entre rubisco y bioenergética, con la correlación negativa con el nitrógeno de los componentes cosechadores de luz en los tilacoides y con la relación clorofila/nitrógeno. Oguchi y col. (2003) señalan que a altas radiaciones la cantidad de Rubisco y los centros de reacción del fotosistema II aumentan a expensas del complejo cosechador de luz del PSII (LHC II). Schulze y col. (2005) también señalan que las dimensiones del complejo de antenas y la proporción de centro de reacción cambian en los procesos de adaptación lumínica.

#### **4.6.1) Fotoquímica**

La eficiencia cuántica máxima del aparato fotosintético de *H. bihai* fue afectado cuando se pasaron las plantas desde la sombra al sol, pero a pesar de ello no ocurrió una disminución significativa ( $P > 0,05$ ) entre los valores del  $F_v/F_m$  medidos en la sombra ( $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) en comparación con el tratamiento de luz a  $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Las plantas que se sometieron a  $> 1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  mostraron una disminución significativa ( $P < 0,05$ ) que se recuperó a los 70 días.

La regulación descendente de la eficiencia fotoquímica máxima ( $F_v/F_m$ ) del aparato fotosintético fue dinámica, es decir, con recuperación en el corto plazo como lo evidencia nuestros resultados, esto ha sido explicado por algunos autores como Schulze y col. (2005), en la degradación de la proteína D1 del núcleo del PSII, resultando en la inhibición reversible de la fotosíntesis (Fotoinhibición) pero la capacidad de reparación del ciclo D1 fue capaz de regenerar esta proteína y las plantas se recuperaron y alcanzaron unos valores de  $F_v/F_m$  muy parecidos a las de sombra.

Krause y col. (2001) reportan que en los ensayos de aclimatación luego de transferir las plantas de sombra a sol, las especies pioneras fueron menos afectadas que las de sucesión secundaria en cuanto a la eficiencia del fotosistema II, medida mediante la fluorescencia de la clorofila; el valor más bajo registrado para plantas pioneras fue para *Ficus insípida* con 0,65, mientras que las de sucesión secundaria *Drypetes standleyi*, *Faramea occidentalis* y *Quararibea asterolepis* mostraron valores entre 0,3 y 0,5. Oguchi y col. (2005) encuentran que la especie pionera *Betula ermanii* presenta un  $F_v/F_m$  de 0,807 en la sombra y disminuye ligeramente, hasta 0,801 cuando se transfiere a plena exposición solar; la especie de la sucesión secundaria *Acer rufinerve* disminuye de 0,795 a 0,752 y la de sombra *Fagus crenata* lo hace de 0,793 a 0,677.

Según Krause y col. (2001) y Oguchi y col. (2005) las especies pioneras se adaptan mejor a las altas radiaciones, lo que se refleja en el bajo grado de fotoinhibición del PSII durante los periodos de exposición a las altas radiaciones lumínicas en comparación a las especies de sucesión secundaria. Para Krause y col. (2001) esto estaría relacionado al incremento de la relación de la clorofila a/b que indica una baja cantidad de clorofila a y b unida al complejo cosechador de luz que aunado al ángulo de inclinación de la hoja tendría como consecuencia la disminución del estrés lumínico. También Schulze y col. (2005) señalan que el hecho de que los cloroplastos de plantas de sol contengan poca antena pero muchos centros de reacción puede ser interpretado como una

adaptación porque la combinación de estos dos elementos permite una óptima utilización de la radiación incidente.

Para Krause y col. (2001), en las especies por ellos estudiadas el grado de de-epoxidación de violaxantina y el pool de pigmentos del ciclo de las xantofilas no estarían representando un papel importante para disminuir la fotohinibición debido a que no encontraron diferencias significativas entre los tratamientos, pero Schulze y col. (2005) explican que cuando el coeficiente de extinción no fotoquímico no es suficiente para disipar el exceso de energía esto se realiza por la vía de la zeaxantina que es producida en el ciclo de las xantofilas desde la violaxantina.

De acuerdo a los resultados reportados por Krause y col. (2001) y Oguchi y col. (2005) para plantas pioneras, de sucesión secundaria y de sombra y los obtenidos por nosotros en *H. bihai*, podríamos decir que éstas tienen un comportamiento de plantas pioneras, debido a su capacidad de recuperación de las tasas de asimilación en plena exposición a los 71 días de aclimatación, que se ve representado con altos valores de  $F_v/F_m$  lo cual indica que no hay fotohinibición; además el aumento de la tasa de respiración los primeros días podrían sugerir el costo energético que le estaría representando a la planta la biosíntesis de proteínas D1, que pudieron ser degradadas al momento del comienzo de la aclimatación a las altas intensidades lumínicas

También se registraron cambios anatómicos y del peso foliar específico que pudiesen estar sugiriendo aumento en el área fotosintética. En el caso de plantas de sol el aumento en el peso foliar específico puede deberse también al aumento de haces vasculares ya que estas necesitan transportar más agua para transpirar y enfriar la hoja. Por otra parte, a diferencia de lo encontrado por Krause y col. (2001) y Oguchi y col. (2005), no se registraron diferencias significativas en la relación clorofila a/b aunque si en el contenido de clorofila a, b y total en donde existe una disminución gradual según la intensidad lumínica, sugiriendo que *H. bihai* varió la cantidad de centros de reacción del

PSII y de los complejos cosechadores de luz en el proceso de aclimatación pudiendo esta representar una ventaja adaptativa de estas plantas a las altas radiaciones.

#### **4.7) *Heliconia bihai* en el contexto ecológico del Sur del Lago de Maracaibo**

Las características fisiológicas, anatómicas y morfológicas variaron entre las plantas de campo y vivero a pesar que muchas de ellas compartían el mismo régimen lumínico (como las de plena exposición solar), posiblemente debido a la competencia inter e intra específica a la cual se encuentran sometidas las plantas en el campo. A este respecto, Barbour y col. (2008) señalan que las especies cuando se desarrollan en competencia con otras, presentan un óptimo ecológico que difiere del óptimo fisiológico que tienen las plantas cuando se desarrollan aisladamente. El potencial ecológico corresponde al rango en el cual la planta puede existir y ésta amplitud de potencial de respuesta a influencias exógenas está determinada genéticamente (Schulze y col. 2005).

Por lo señalado anteriormente podríamos indicar que *H. bihai* tiene una alta capacidad de respuesta a las condiciones lumínicas, que se refleja en una alta plasticidad fenotípica en los parámetros evaluados bajo diferentes condiciones lumínicas, controladas y naturales. Esta plasticidad es la capacidad que posee para producir diferentes fenotipos en respuesta al cambio en el ambiente lumínico, teniendo un gran significado en la adaptación a ambientes heterogéneos, generando ajustes funcionales a ciertos rasgos estructurales y fisiológicos en respuesta a la condición lumínica particular, producto de sus posibilidades dentro de sus óptimos ecológicos y fisiológicos.

También, el hecho de que varias características fenotípicas a plena exposición solar en condiciones controladas y naturales difieran, puede deberse a que la población natural se desarrolla bajo el efecto de individuos del mismo genotipo que influyen en sus características, debido a que una vez establecida la planta genera mejores condiciones para el desarrollo de sus propágulos, pero aun así podríamos considerar que la principal condicionante para la adaptación de esta

especie a diferentes condiciones lumínicas en el Sur del Lago de Maracaibo está posiblemente dada por la presencia de una alta disponibilidad de agua para poder transpirar y enfriar una lamina foliar muy grande.

## 5) Conclusiones

Las plantas de *Heliconia bihai* del ecotipo de sol presentan mayores tasas fotosintéticas que el de sombra, sin evidencia de fotohinibición en las condiciones de plena exposición solar.

Las plantas de sol están experimentan potenciales hídricos más negativos que las de sombra a lo largo de todo el día, sin embargo, la conductancia estomática de ambos ecotipos alcanza sus máximos en la mañana y disminuye progresivamente hasta las 2 de la tarde, hora a partir de la cual cierran sus estomas disminuyendo sus tasas fotosintéticas y transpiración.

No se presentaron grandes diferencias entre las características anatómicas estudiadas entre los dos ecotipos, salvo por algunas relacionadas con el tamaño y densidad de estomas y espesor de la epidermis y parénquima esponjoso, lo que nos indica que los atributos fisiológicos y morfológicos como el ángulo foliar son más importantes que los anatómicos para hacer frente a cambios bruscos en el ambiente lumínico. Características estas muy propias de las especies pioneras.

Las plantas de sombra presentaron mayor cantidad de clorofila total lo que demandó una mayor utilización de nitrógeno para la síntesis de complejos proteína-pigmentos.

Las características de las estructuras reproductivas relacionadas con el tamaño y número de flores y frutos fueron muy conservadoras mostrando pocos a casi ningún cambio entre ambientes de luz, lo cual posiblemente sea debido a que los principales sumideros sean los rizomas como lo señala Bruna y col (2005). Probablemente la reproducción vegetativa en este tipo de plantas rizomatosas juegue un papel importante en el mantenimiento de las poblaciones.

Se observa una elevada plasticidad de las características anatómicas y morfológicas en plantas de vivero sometidas a diferentes condiciones lumínicas, principalmente en el tratamiento de sombra ( $\approx 250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que presenta diferencias significativas en los parámetros medidos con los de sombra intermedia ( $\approx 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y el de plena exposición solar. Resultado que nos indica que *Heliconia bihai* en condiciones naturales es más una planta de sol que de sombra.

## 6) BIBLIOGRAFIA

Alvarez. C. 2009. Utilidad del programa AutoCAD como herramienta en el dibujo Botánico. *Pittieria*. 33:89-97.

Andressen. A. (1965). Informe climatológico de la región Sur del Lago de Maracaibo. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de los Andes.

Arboleda. M. 2011. Efecto de la irradiancia en el crecimiento y desarrollo de *Aptenia cordifolia* (L. f.) Schwantes como cobertura ornamental. *Bioagro*. 23(3):175-184.

Arnon. J. 1949. Copper enzymes in isolates chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant. Physiol.* 24: 1-15.

Azcon-Bieto. J y Talón. M. (2008). Fundamentos de Fisiología vegetal. Segunda edición. McGRAW-HILL. INTERAMERICANA. 651pg.

Barbour. M, Buk. J, Pifts. W, Gilliam. F y Schwarts. M. (2008). *Terrestrial Plant Ecology*. Third Edition. Benjamin/Cumming, on imprint. Of Addison Wesley Longman, inc. 649p.

Bruna. E y Nogueira. M. 2005. The Compensatory responses of an understory herb to experimental damage are habitat-dependent. 92(12):2101-2106.

Bruna. E, Olavo. N, Strauss. S y Harrison. S. 2002. Experimental assessment of *Heliconia acuminata* growth in a fragmented Amazonian landscape. *Journal of Ecology*. 90: 639-649.

Bruna. E, Kress. W, Marques. F y Ferreira da silva. O. 2004. *Heliconia acuminata* reproductive success is independent of local floral density. *Acta Amazonica*. 34(3):467-471.

Castillo. A y Ligarreto. G. 2010. Relación entre nitrógeno foliar y el contenido de clorofila, en maíz asociado con pastos en el Piedemonte Llanero colombiano. *Revista Corpoica- Ciencia y Tecnología Agropecuaria*. 11(2):122-128.

Castillo. D y Valbuena. M. 2000. Estudio descriptivo de las especies del género *Heliconia* localizadas en el Sur del Lago de Maracaibo y el Pie de Monte Andino Lacustre. Trabajo Especial de Grado. Universidad Nacional Experimental Sur del Lago. 75 pg.

Chacon. E y Lopez. C. (2001). Bases para una propuesta de desarrollo ecoturístico en el municipio Tulio Febres Cordero (Zona Sur del Lago de Maracaibo). Tesis de pregrado sin publicar. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Escuela de Geografía.

Chambel. M, Climent. J, Alía. R y Valladares. F. (2005). Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Invest Agrar: Sist Recur For*. 14(3): 334-344.

Demmig. B y Björkman. O. 1987. Comparison of the effects of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O<sub>2</sub> evolution in leaves of higher plants. *Planta* 171: 171-184.

Demmig-Adams. B y Adams III. W. 2006. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist*. 172:11-21.

Evans. J y Poorter. H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*. 24:755-767.

Frak. E, Le Roux, X. Millard. P, Dreyer. E, Jaquen. G, Saint-Joanis. B y Wendle. R. 2001. Changes in total leaf nitrogen and partitioning of leaf nitrogen drive photosynthetic acclimation to light in fully develop walnut leaves. *Plant, Cell and Environment*. 24:1279-1288.

García-Núñez. C, Azocar. A y Rada. F. (1995). Photosynthetic acclimation to light in juveniles of two cloud forest tree species. *Trees*. 10: 114-124.

Gómez-Merino. F, Vidal-Morales. B, Trejo-Tellez. L y Molinos da Silva. C. 2010. Escarificación y Germinación *in vitro* de semillas de Heliconias. *Universidad y Ciencia Trópico Húmedo*. 26(8): 293-298.

Grubb. P y Jackson. R. 2007. The adaptive value of young leaves being tightly folded or rolled on monocotyledons in tropical lowland rain forest: an hypothesis in two parts. *Plant Ecology*. 192:317-327.

He. J, Chee. C y Goh. J. 1996. "Photoinhibition" of heliconia under natural tropical condition: the importance of leaf orientation for light interception and leaf temperature. *Plant Cell and Environment*. 19:1238-1248.

He. J, Tan. L y Donselman. H. 2000. Alleviation of photoinhibition in *Heliconia* grown under tropical natural conditions after release from nutrient stress. *Journal Plant Nutrient*. 23(2):181-196.

Henao. E y Ospino. K. 2008. Insectos beneficios asociados a cultivos de Heliconias en el eje cafetalero colombiano. *Bóletin Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*. 12:157-166.

Hoffman. K. 2005. Size and number variation between bracts on *Heliconia bihai* and *Heliconia caribea*. *Students Research Projects 2001-2012. Texas and M University*.

Jerez. E. 2007. El cultivo de las Heliconias. *Cultivos Tropicales*. 28(1):29-35.

Krall. J y Edwards. G. 1992. Relationship between photosystem II activity and CO<sub>2</sub> fixation in leaves. *Physiologia Plantarum* 86: 180-187.

Krause. G, Koroleva. O, Dalling y Winter. K. 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell and Environment*.

Kress. W. 1997. *Biollania*. A synopsis of the genus *Heliconia* (HELICONIACEAE) in Venezuela, with one new variety. 6:407-430.

Kress. W. 1990. The phylogeny and classification of the Zingiberales. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 77:698-721.

Kress. W. 1985. Bat pollination of an Old World *Heliconia*. *Biotropica*. 17:302-308.

Kress. W, Betancur. J y Echeverry. B. 2004. *Heliconias*. Llamadas de la selva colombiana. Cristina Uribe Editores. Segunda Edición. Colombia. 191 pag.

Lennart. R. 1981. Revision of *Heliconia* sect. *Heliconia* (Musaceae). *Nord. J. Bot.* 1:759-784.

Maciel. N y Rojas. E. Estimación del area foliar en *Heliconia bihai* (L.) L. y *H. latispatha* Benth. *Bioagro*. IV (4): 106-114.

MARNR. (1981). Estudio de suelos semidetallado sector rio mucujepe rio Escalante. Serie informes técnicos.

Marques. A, Garcia. Q y Fernandez. W. 1999. Effects of sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (EUPHORBIACEAE) from serra do cipó, Minas Gerais, Brazil. *Bol. Bot. Univ. Sao Paulo*. 18: 21-27.

MOP. (1972). Memoria descriptiva "Proyecto de desarrollo de la Zona Sur del Lago de Maracaibo". Oficina de Planeamiento. Caracas.

Mulkey, S. (1986). Photosynthetic acclimation and water-use efficiency of three species of understorey herbaceous bamboo (Gramineae) in Panama. *Oecologia* 70:514-519.

Müller, L. 1961. Un aparato de micrikjeldhal imple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. *Turrialba*. 11(1):17-25.

Murugan. M, Shetty. P, Ravi. R y Subbiah. A. 2009. The physiology ecology of Cardamom (*Elettaria cardamomum* M) in Cardamom agroforestry system. Int. J. Enviro. Res. 3(1):35-44.

Niinemets. U y Tenhunen. J. 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. Plant, Cell and Environment. 20:845-866.

Oguchi. R, Hikosaka. K y Hirose. T. 2005. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. Plant, Cell and Environment. 28:916-927.

Oguchi. R, Hikosaka. K e Hirose. T. 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy. Plant, Cell and Environment. 26:505-512.

Ospino. L y Piñeros. J. 2006. Desarrollo de un modelo productivo de Heliconias (Género Zengiberales) para la zona cafetalera de Caldas. Tesis de pregrado. Universidad de la Salle. 82 pg.

Pearcy. R, Ehlenringer. H y Rundell. P. 1989. Plant Physiological Ecology. Field Methods and instrumentation. Chapman and Hall. New York. 457 pg.

Romero. L. 1995. El ecosistema selvático del Sur del Lago de Maracaibo y sus sistemas de reemplazo: balance de una transformación. Tesis de maestría. Universidad de los Andes. 148 pg.

Rundel. P, Rasoul. M, Gibson. A y Esler. K. (1998). Structural and physiological adaptation to light environments in neotropical *Heliconia* (HELICONACEAE). Journal of Tropical Ecology. 14: 789-801.

Schulze. E, Beck. E y Hohenstein. K. 2005. Plant Ecology. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York. 702 pag.

Simao, D., Scatena, V., Ly, L. y Lu, L. 1998. The significance of differences in the mechanisms of photosynthetic limitation to light, nitrogen and CO<sub>2</sub> for return on investment in leaves. *Functional Ecology* 12: 185-194.

Simao, D. y Scatena, V. 2001. Morphology and anatomy in *Heliconia angusta* Vell. and *H. velloziana* L. Emygd. (Zingiberales: Heliconiaceae) from the Atlantic forest of southeastern Brazil. *Revta brasil. Bot.* 24(4):415-424.

Sosof, J., Alvarado, D. y Sánchez, M. 2006. Estudio de la variabilidad de cultivares nativos de flores del género *Heliconia* (Heliconiaceae) provenientes de la región Suroccidental de Guatemala. Informe final de proyecto Universidad de San Carlos de Guatemala. 63 pg.

Sousa, E., Dos Santos, R., Aguiar, F. y De Senna, C. 2003. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallid* (Rose) Hunt. cv *purpurea Boom* (Commelinaceae) leaves. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46(4):617-624.

Taiz, L. y Zeiger, E. 1998. *Plant Physiology*. Second Edition. Sinauer Associates, Inc., Publishers. 792. pg.

Triplett, J. y Kirchoff. 1991. Lamina architecture and anatomy in the Heliconiaceae and Musaceae (Zingiberales). *Canadian Journal of Botany*. 69:887-900.

Van Kooten, O. y Snel, J. 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* 25: 147-150.

Viegas, P., Pereira, A., Ambrosano, G. y Batista, M. 2005. Acclimatization of Micropropagated *Heliconia bihai* (Heliconiaceae) Plants. *Science Agriculture*. 62(3):299-301.

Yu-Long, F., Kun-Fang, C. y Zhi-Li, F. 2002. Thermal dissipation, leaf rolling and inactivation of PSII reaction centres in *Amomum villosum*. *Journal Tropical Ecology*. 18:865-876.

# ANEXOS

[www.bdigital.ula.ve](http://www.bdigital.ula.ve)

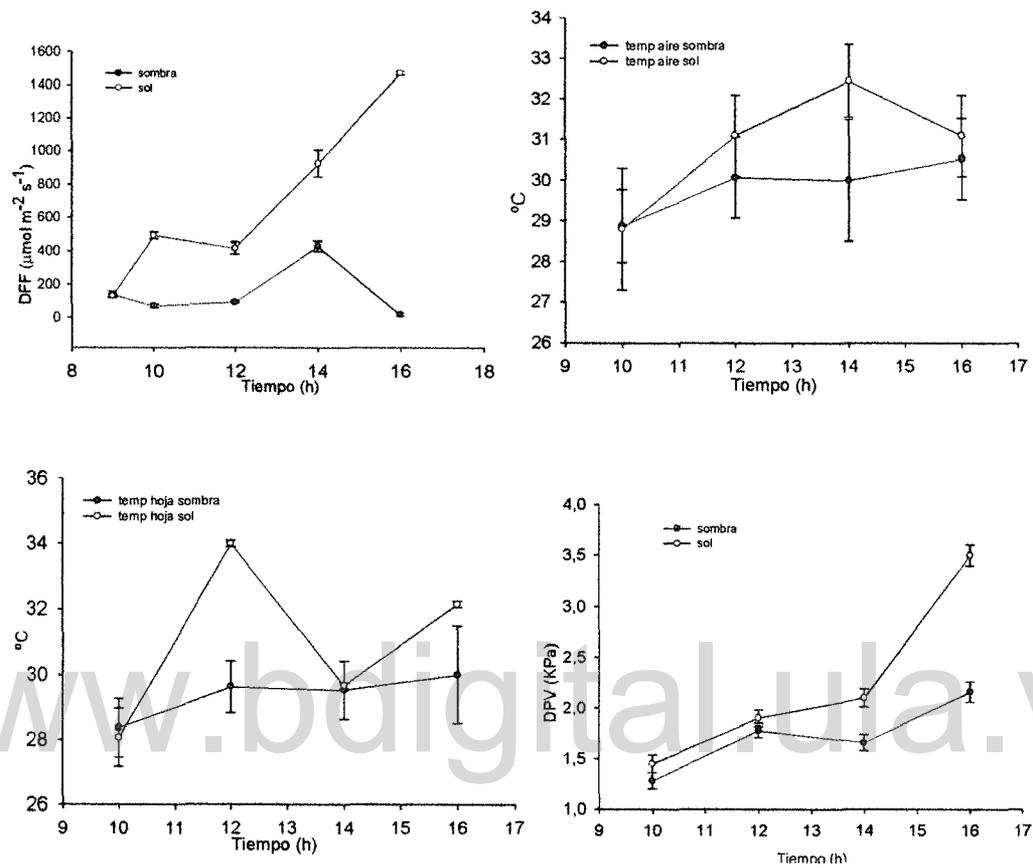


Figura 1: Condiciones microclimáticas en ecotipos de sol y sombra para el 7/10/2011. Densidad de flujo de fotones (DFP), temperatura aire ( $^{\circ}\text{C}$ ), temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).

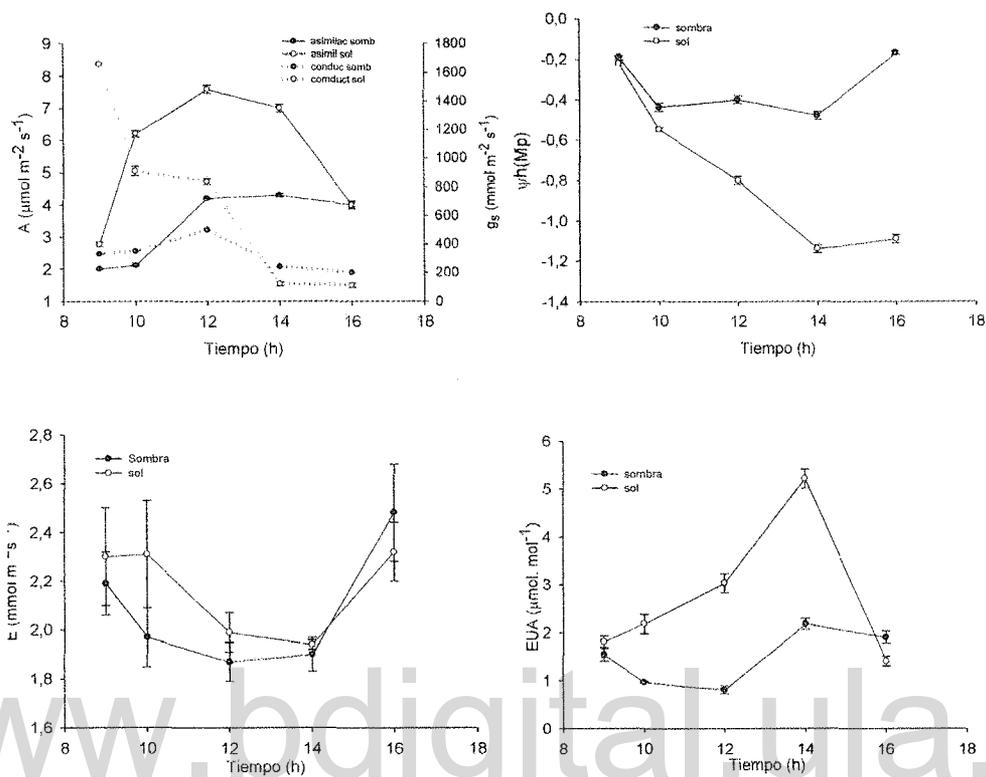


Figura 2: Potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) e intercambio de gases para ecotipos de sol y sombra el 7/10/2011. Asimilación (A), transpiración (E), conductancia estomática ( $g_s$ ) y eficiencia en el uso del agua (EUA).

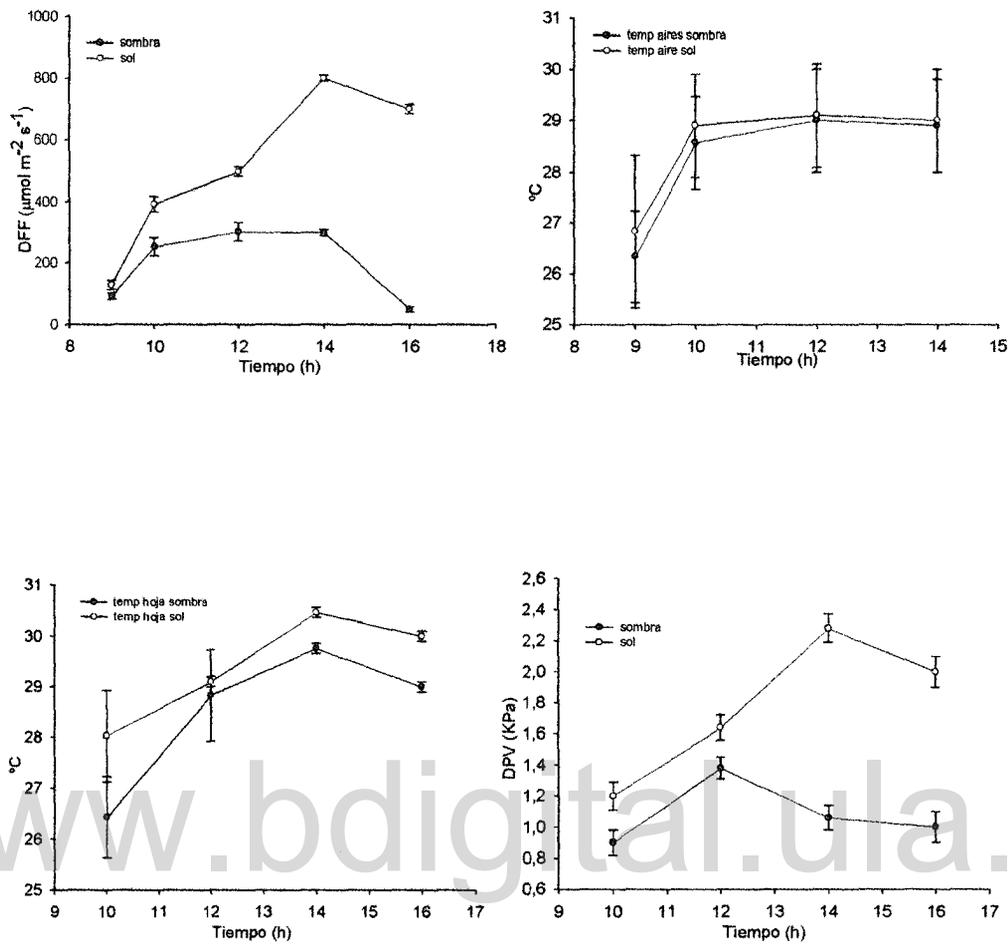


Figura 3: Condiciones microclimáticas en ecotipos de sol y sombra el 8/10/2011. Densidad de flujo de fotones (DFF), temperatura aire ( $^{\circ}\text{C}$ ), temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).

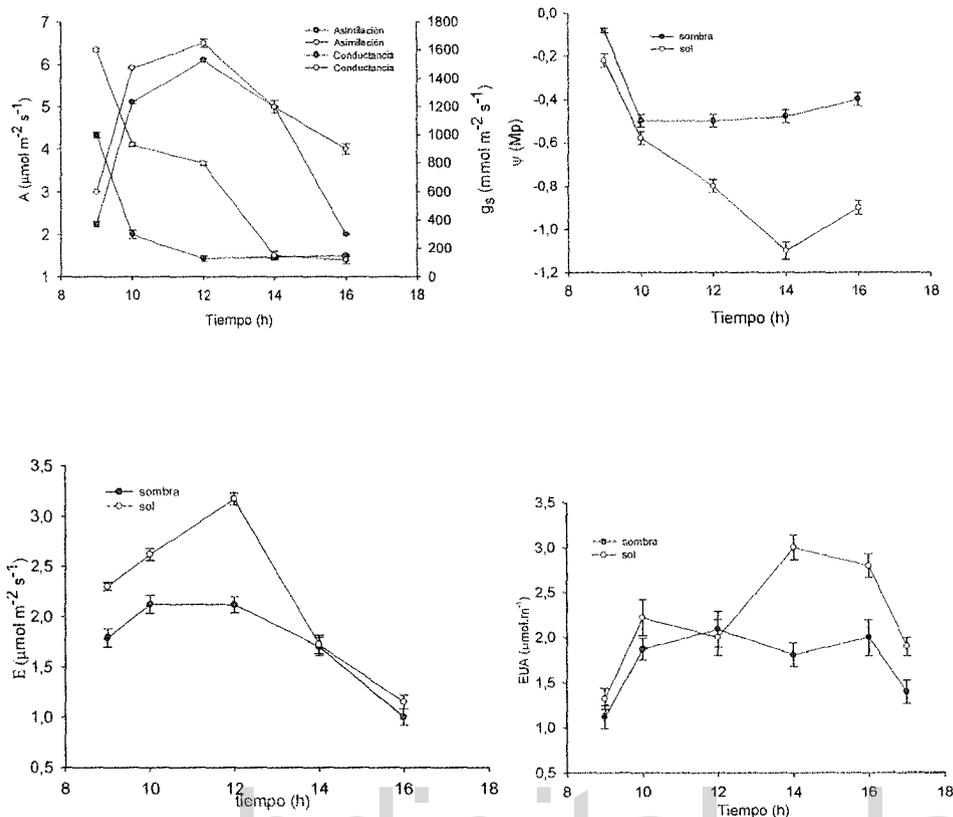


Figura 4: Potenciales hídricos ( $\Psi$ ) e intercambio de gases para ecotipos de sol y sombra el 8/10/2011. Asimilación (A), transpiración (E), conductancia estomática (gs) y eficiencia en el uso del agua (EAU).

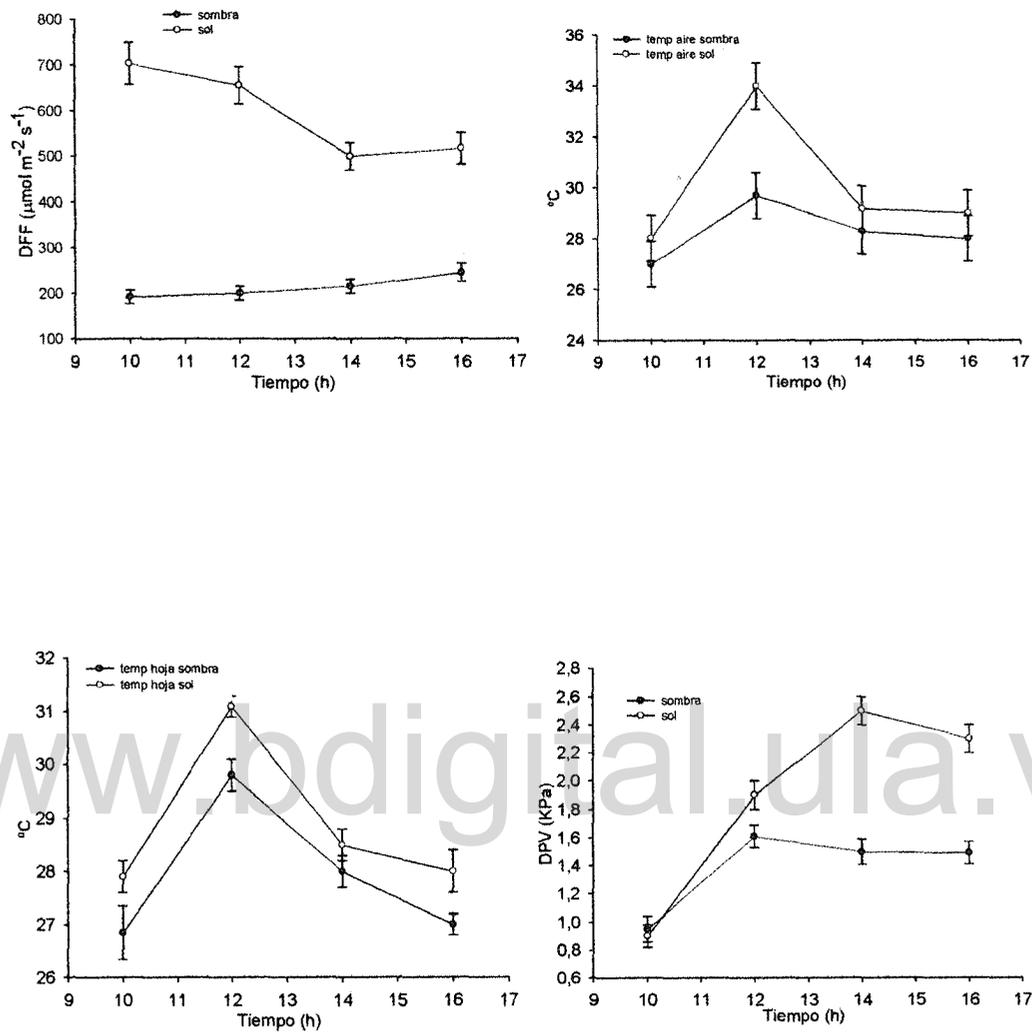


Figura 5: Condiciones microclimáticas en ecotipos de sol y sombra el 4/11/2011. Densidad de flujo de fotones (DFF), temperatura aire ( $^{\circ}\text{C}$ ), temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).

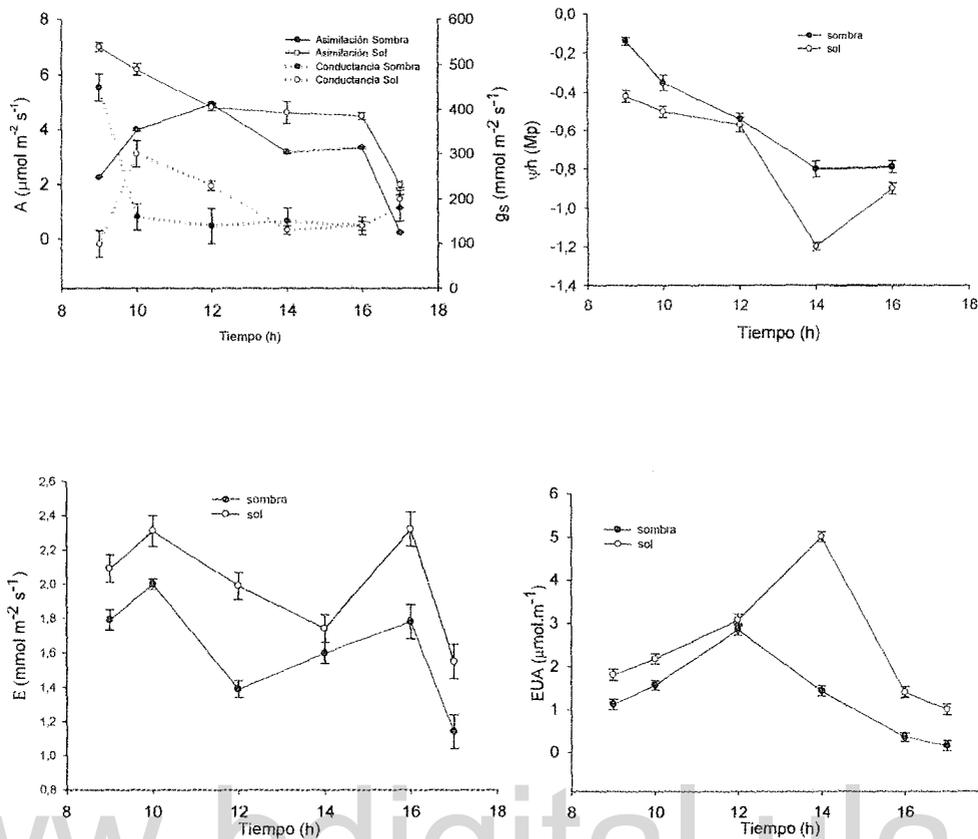


Figura 6: Potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) e intercambio de gases para ecotipos de sol y sombra el 4/11/2011. Asimilación (A), transpiración (E), conductancia estomática ( $g_s$ ) y eficiencia en el uso del agua (EUA).

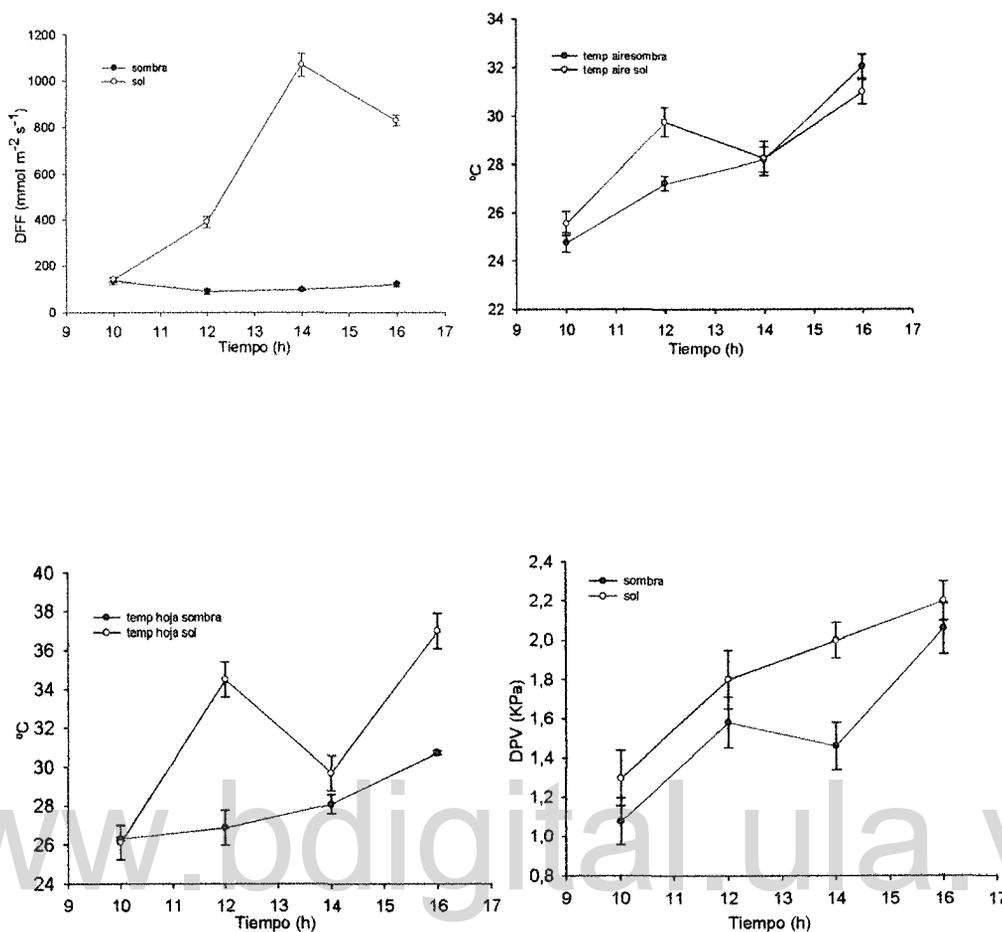


Figura 7: Condiciones microclimáticas en ecotipos de sol y sombra el 3/02/2012. Densidad de flujo de fotones (DFF), temperatura aire (°C), temperatura foliar (°C) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).

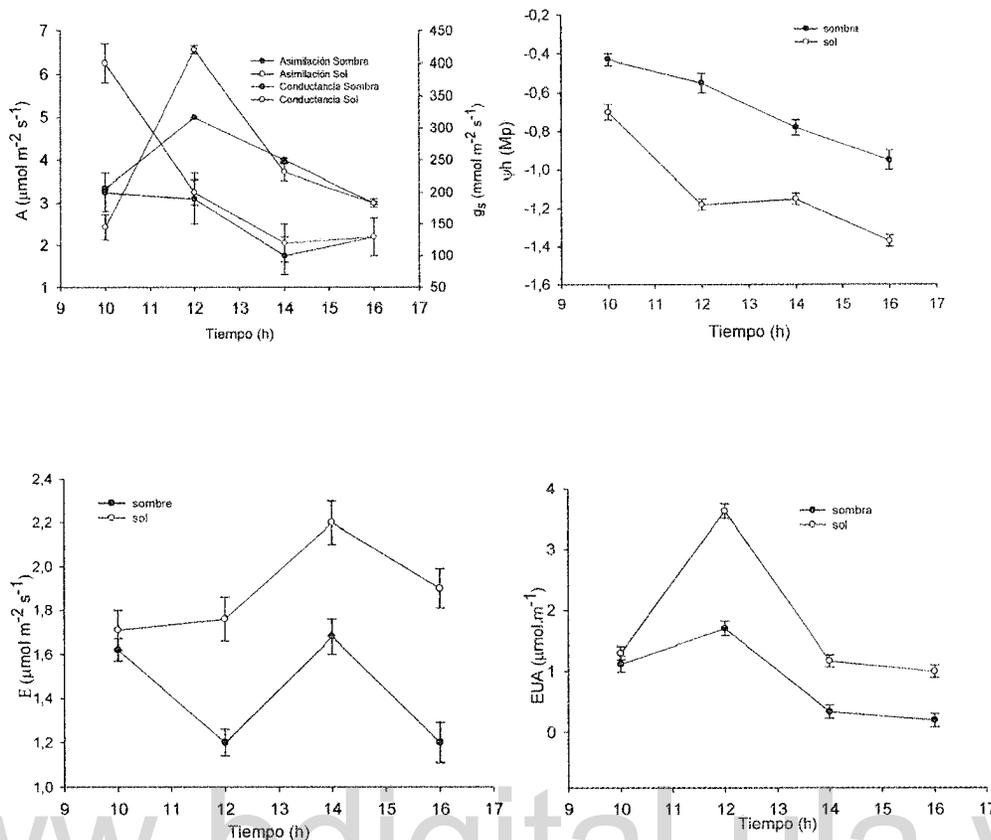


Figura 8: Potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) e intercambio de gases para ecotipos de sol y sombra el 3/02/2012. Asimilación (A), transpiración (E), conductancia estomática ( $g_s$ ) y eficiencia en el uso del agua (EUA).

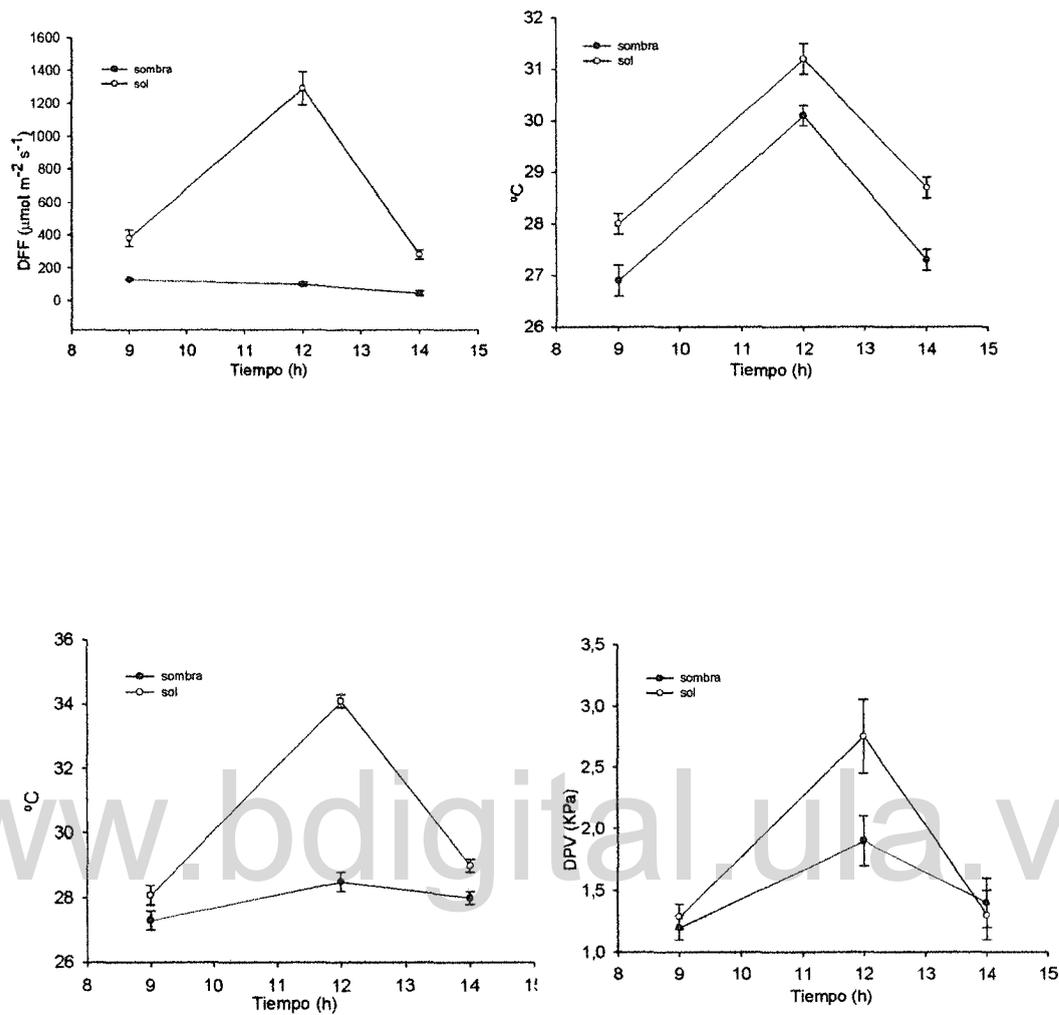


Figura. 9: Condiciones microclimáticas en ecotipos de sol y sombra el 13/04/2012. Densidad de flujo de fotones (DFF), temperatura aire ( $^{\circ}\text{C}$ ), temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).

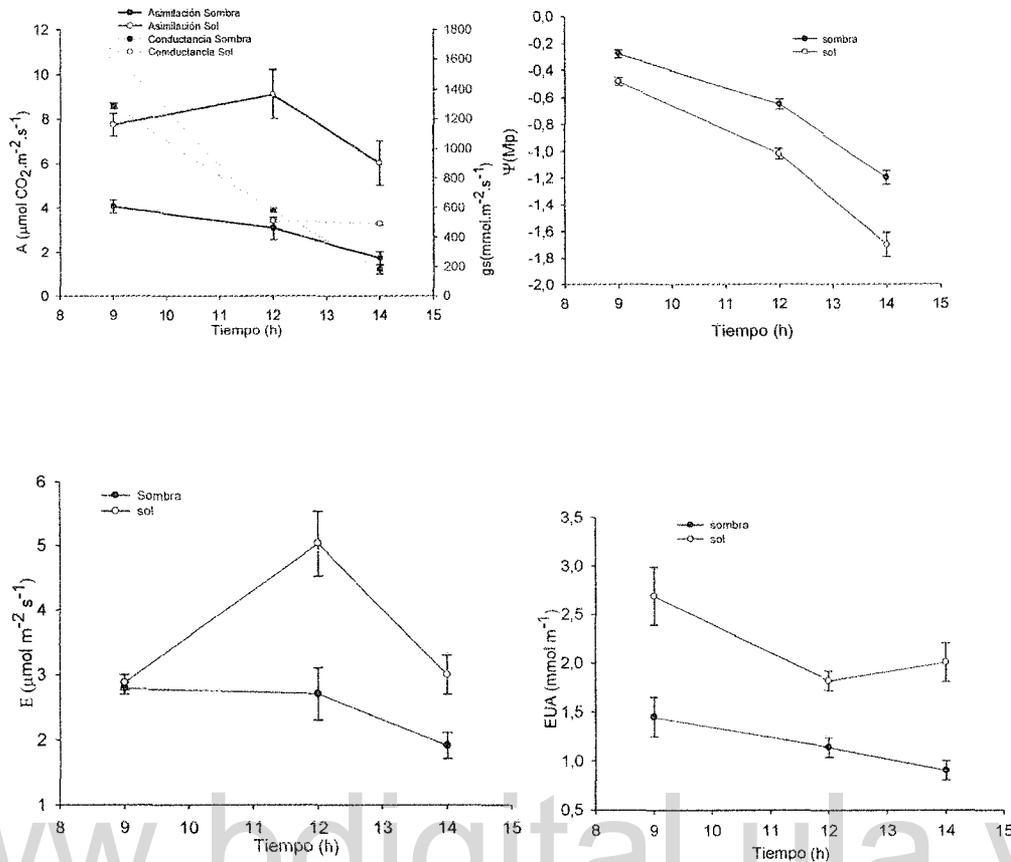


Figura 10: Potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) e intercambio de gases para ecotipos de sol y sombra el 13/04/2012. Asimilación (A), transpiración (E), conductancia estomática (gs) y eficiencia en el uso del agua (EUA).

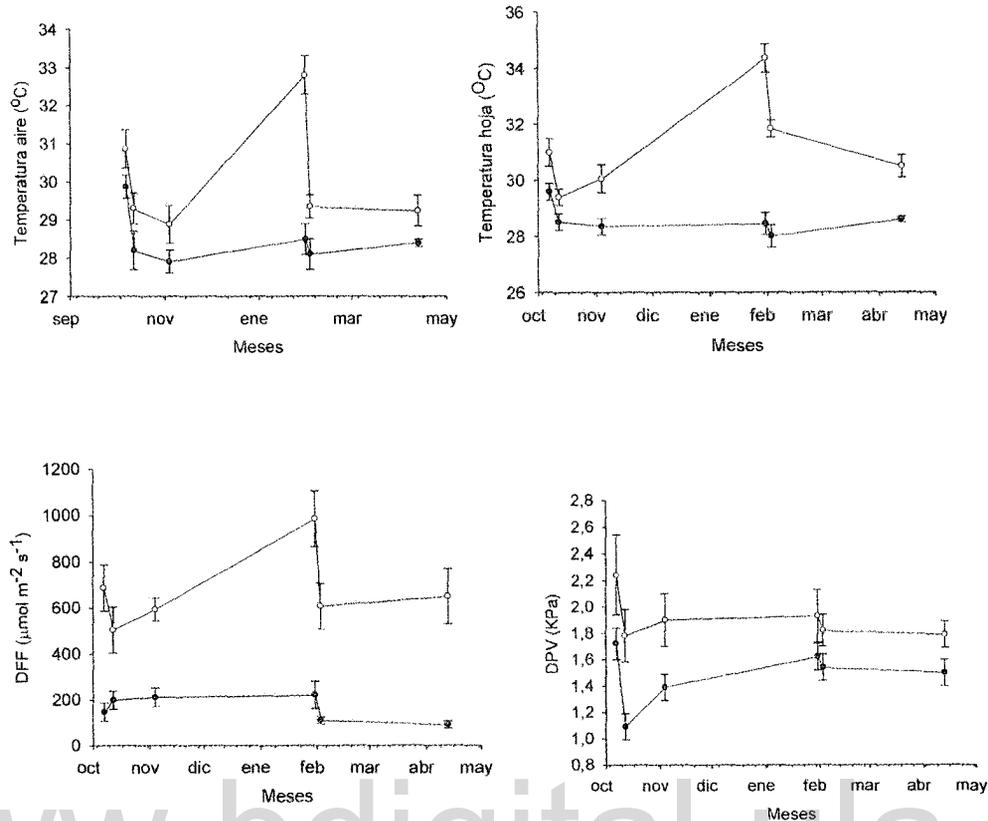


Figura 11: Promedio de medidas microclimáticas en las seis mediciones, en ecotipos de sol y sombra. Densidad de flujo de fotones (DFF), temperatura aire (°C), temperatura foliar (°C) y diferencia de presión de vapor hoja- aire (DPV).

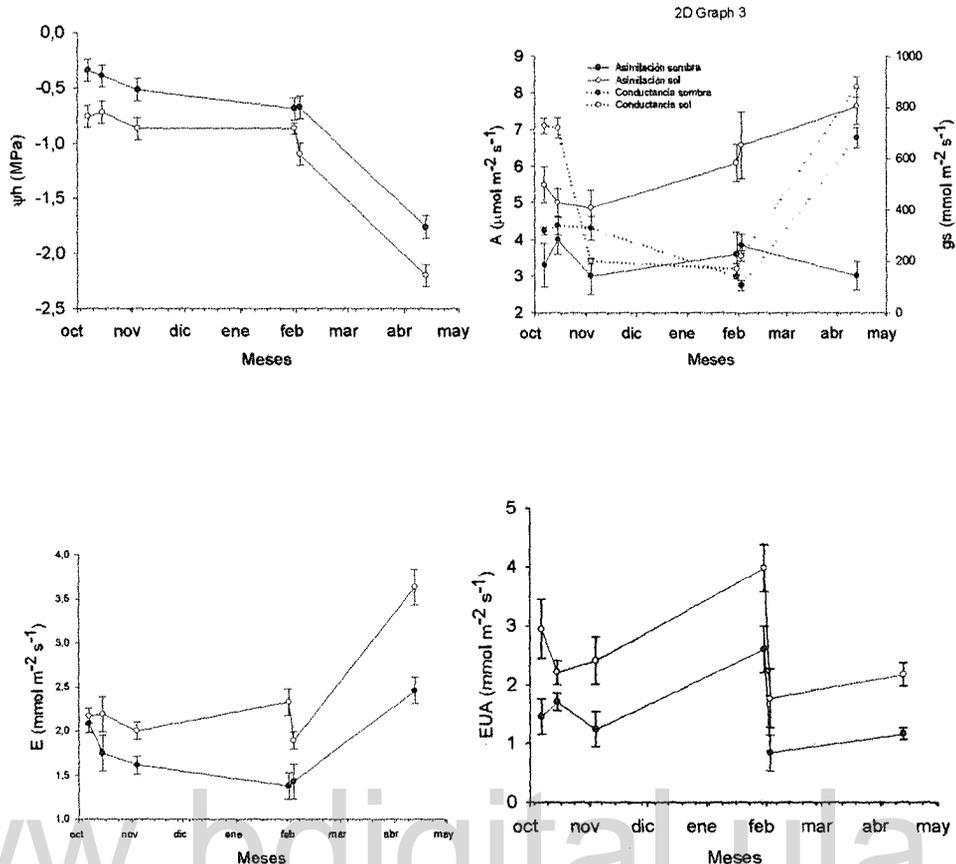


Figura 12: Promedio de medidas de potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) e intercambio de gases en las seis mediciones en ecotipos de sol y sombra. . Asimilación (A), transpiración (E), conductancia estomática (gs) y eficiencia en el uso del agua (EUA).

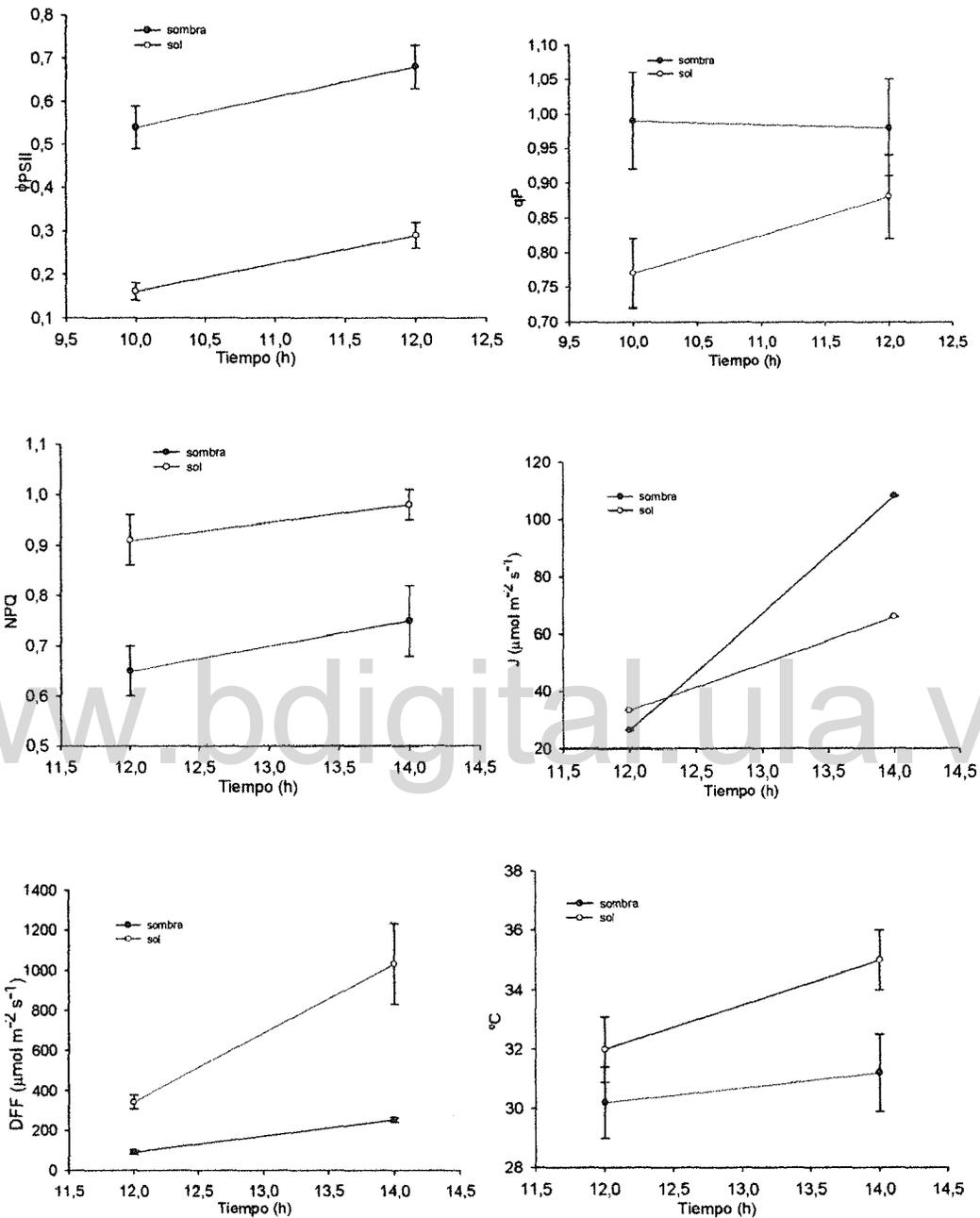


Figura 13: fotoquímica para ecotipos de sol y sombra el 3/2/2012: Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qp), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), transporte de electrones (J), densidad de flujo de fotones (DFF) y temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ).

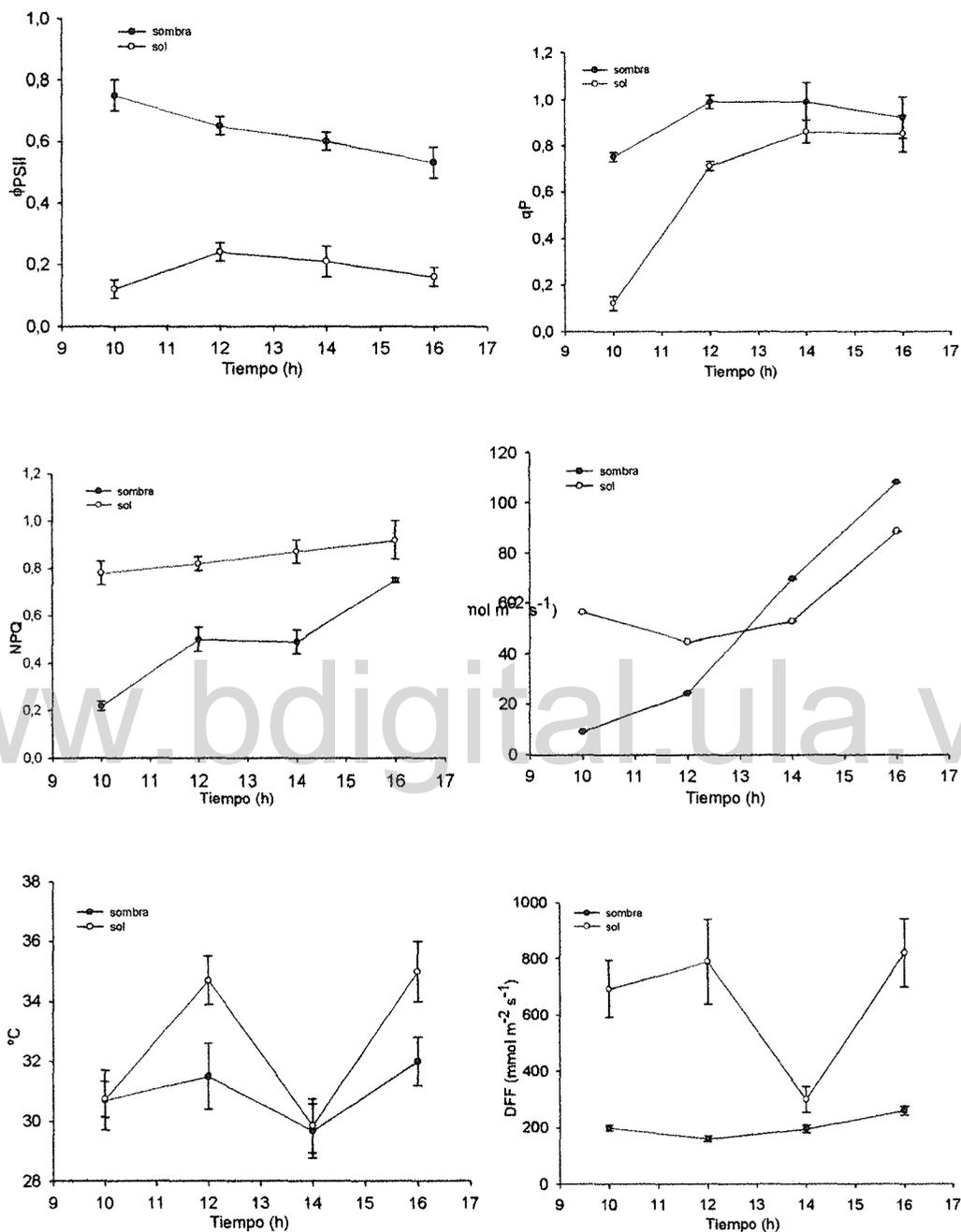


Figura 14: fotoquímica para ecotipos de sol y sombra el 13/4/2012: Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), transporte de electrones (J), densidad de flujo de fotones (DFF) y temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ).

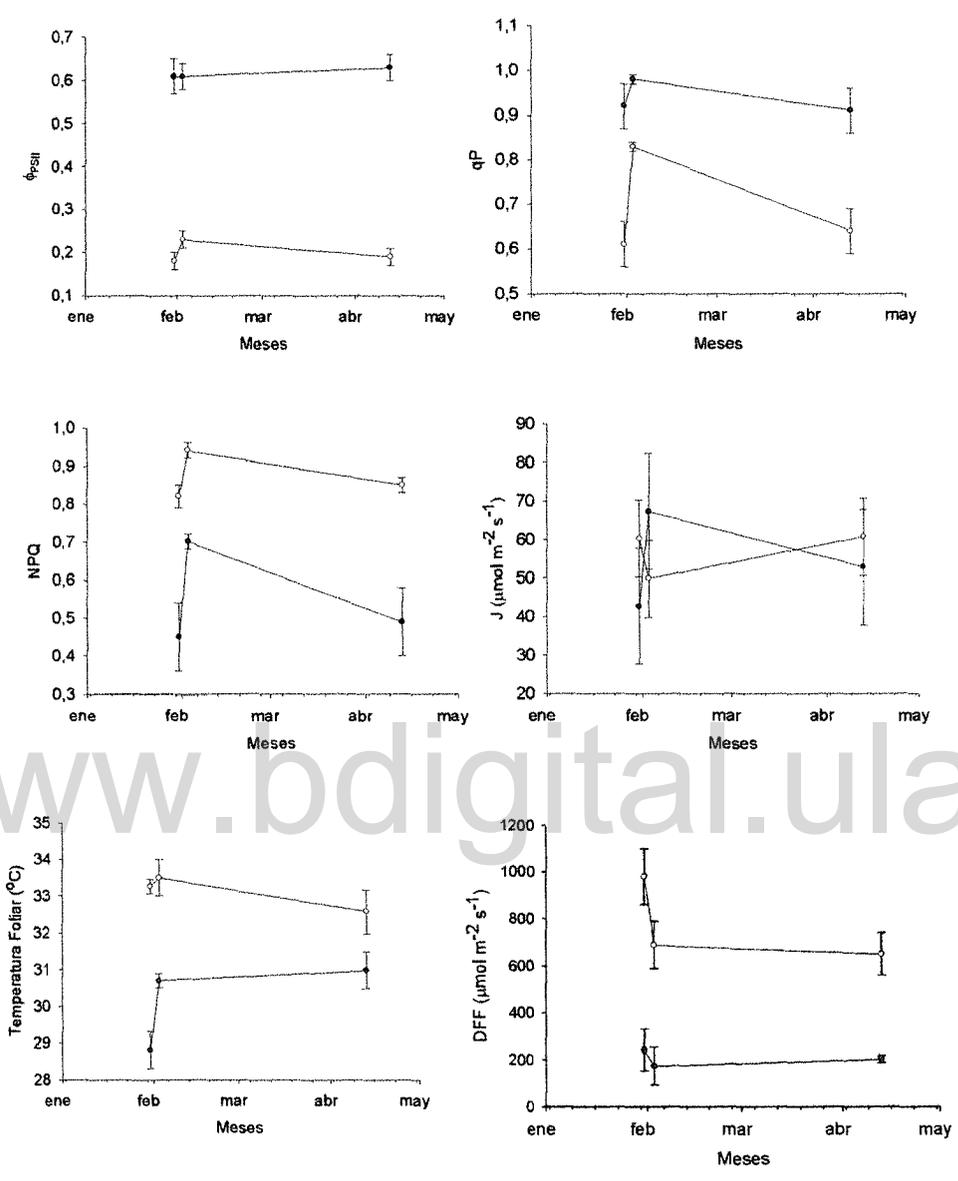


Figura 15: Promedio de medidas fotoquímica en ecotipos de sol y sombra para las tres mediciones en campo: Eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), coeficiente de extinción fotoquímico (qP), coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), transporte de electrones (J), densidad de flujo de fotones (DFF) y temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ).