

QH130
Q8

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS
POSTGRADO DE ECOLOGÍA TROPICAL

**DISTRIBUCIÓN Y RESPUESTA FOTOSINTÉTICA DE ÁRBOLES JUVENILES
EN RELACIÓN AL AMBIENTE DE LUZ EN UNA SELVA NUBLADA ANDINA**

www.bdigital.ula.ve

Autora: M.Sc. Ana Mercedes Quevedo R.
Tutor: Dr. Carlos García Núñez.
Co-tutora: Dra. Teresa Schwarzkopf

Tesis Doctoral
Trabajo presentado ante la Universidad de los Andes como requisito final para optar al título de
Doctora en Ecología Tropical

Mérida, Febrero de 2014

Atribución - No Comercial - Compartir Igual 3.0 Venezuela
(CC BY - NC - SA 3.0 VE)

A M^a Concepción Rico Chaurreau

www.bdigital.ula.ve

Atribución - No Comercial - Compartir Igual 3.0 Venezuela
(CC BY - NC - SA 3.0 VE)

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Los Andes, por su apoyo para la realización de mis estudios doctorales.

Al Departamento de Bosques de la Escuela Técnica Superior Forestal de Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales.

Al Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal (INDEFOR) por su apoyo permanente en el Bosque Universitario San Eusebio.

A Misión Ciencia FONACIT del Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación por el financiamiento parcial de la presente investigación.

Al Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico, Tecnológico y de las Artes (CDCHTA) por su financiamiento parcial bajo el proyecto F0-703-10-01-A.

A mis tutores, Dr. Carlos García-Núñez y Dra. Teresa Schwarzkopf por su valiosa orientación, ideas y enseñanzas a lo largo de esta investigación.

Al Dr. Mauricio Jerez por su apoyo incondicional tanto en trabajo de campo como en los análisis estadísticos de la información.

Al Dr. Ramón Jaimez por su gran colaboración al facilitar los equipos imprescindibles para la realización de los estudios ecofisiológicos y por sus certeros comentarios.

Al jurado de la tesis Dra. Aura Azócar, Dra. Michelle Ataroff, Dra. Ana Herrera, y Dr. Miguel Plonczak por sus acertados comentarios y observaciones.

A los Profesores Darío Garay y Oscar Noguera por su importante colaboración al suplirme en las labores de docencia durante mis estudios doctorales.

Al Dr. Fermín Rada, por su valiosa ayuda en los aspectos de la ecofisiología vegetal.

Al Dr. Mario Fariñas por su colaboración y orientación en los análisis multivariantes.

A la Dra. Francisca Ely y a la Lic. Josefina Peraza por su colaboración en el Laboratorio de Anatomía Vegetal.

Al Profesor Luis Enrique Gámez por su colaboración en la identificación de las especies de la selva nublada y a las Ing. Adela Ortega y Ana Milly Torres del Herbario MER “Carlos Liscano de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales.

A la M.Sc. Carmen Azócar por su ayuda en las mediciones de intercambio de gases y fluorescencia de la clorofila *a*.

A la TSU Zulay Méndez por su valiosa colaboración en laboratorio, y al los TSU William Dugarte y Jhonny Márquez

A la Br. Johana Bracho por su ayuda en los análisis de laboratorio.

Al Ing. Dimas Hernández por la realización de croquis y mapas

A los Srs. Baquianos: Ancelmo, Dani, Francisco e Ignacio Dugarte por su ayuda en el campo y en el reconocimiento de especies arbóreas de la selva nublada San Eusebio.

A todas aquellas personas que de una u otra forma colaboraron o participaron en la realización de esta investigación, les hago extensivo mi más sincero agradecimiento.

www.bdigital.ula.ve

RESUMEN

El ambiente de luz en el sotobosque es uno de los principales factores que influye en la regeneración y composición de especies arbóreas en los bosques tropicales, contribuyendo a determinar la estructura del bosque y mantener la biodiversidad. Este ambiente es muy heterogéneo espacial y temporalmente, por lo que las especies arbóreas han desarrollado varias estrategias para sobrevivir en dichas condiciones. En las selvas nubladas andinas, condiciones como la nubosidad persistente y la topografía son elementos adicionales que afectan el ambiente de luz en el sotobosque. En el presente trabajo, llevado a cabo en la selva nublada del Bosque Universitario San Eusebio, Mérida, Venezuela, se estudió la distribución y composición de especies arbóreas en estado juvenil y su relación con el ambiente de luz; bajo la hipótesis de un gradiente de disponibilidad de luz cuyos extremos se encuentran entre los centros de los claros y áreas del bosque no perturbado. Estas diferencias determinarían la distribución de especies arbóreas en sus estadios en el sotobosque. El análisis de la relación entre la vegetación y el ambiente de luz, permitió identificar tres grupos de especies, sin embargo, la mayoría de las especies no se segregaron claramente entre los diferentes ambientes de luz del sotobosque tales como el borde y el centro de los claros. Este hallazgo puede deberse al pequeño tamaño de los claros, acompañado a la gran altura del dosel y su compleja estructura vertical y horizontal, influyendo además las condiciones del sitio como la topografía. Se encontró que la mayoría de las especies se ubican en el centro del gradiente de luz, con muy pocas especies en los extremos.

Para analizar, si los patrones de distribución observados están relacionados con las características fotosintéticas de las especies, se seleccionaron dos especies por grupo identificado: *Tetrorchidium rubrivenium* y *Miconia meridensis* tolerantes a la sombra pero que requieren de luz directa, *Aegiphila terniflora*, *Myrcianthes karsteniana* con preferencia por luz difusa y *Beilschmiedia sulcata* y *Casearia tachirensis* sin preferencia definida por un ambiente de luz en particular. Estas especies fueron cultivadas en un umbráculo con un flujo de fotones fotosintéticos (FFF) del 20% del recibido a campo abierto ($220 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y posteriormente fueron trasladadas a umbráculos con altos FFF del 65% del recibido a campo abierto ($690 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y bajos FFF del 4% del recibido a campo abierto ($64 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), para analizar sus respuestas fotosintéticas, fotoinhibitorias y sus propiedades ópticas, morfo-

anatómicas y bioquímicas. En general, se encontraron bajas tasas de asimilación de CO₂ para todas las especies, independientemente de los regímenes experimentales de luz a los que fueron sometidas y se encontró conforme a lo esperado que todas las especies se aclimataron a bajo FFF, reduciendo sus tasas de asimilación, de respiración en la oscuridad y sus puntos de compensación y de saturación a la luz. Esta respuesta, puede representar un ajuste básico que permite a las plantas sobrevivir en ambientes sombríos, minimizando las pérdidas de carbono por respiración a fin de mantener un balance neto de carbono positivo. Asimismo, se encontró susceptibilidad a la fotoinhibición en todas las especies estudiadas, aunque las especies *T. rubrivinium* y *M. meridensis* presentaron recuperación notoria de Fv/Fm después de cuatro meses de crecimiento en alto FFF; mientras que las demás especies mostraron señales de fotoinhibición crónica. Este estudio demostró que la mayoría de las especies arbóreas del sotobosque son parcial o totalmente tolerantes a la sombra, en respuesta a las condiciones sombrías del sotobosque, donde prevalecen bajos FFF debido a la nubosidad persistente y a la compleja estructura del dosel. Estas características son modificadas con la presencia de pequeñas aperturas en el dosel que permiten el aumento de luz directa que es aprovechada por algunas especies.

ABSTRACT

The light environment in the understory is one of the main factors affecting the regeneration and tree species composition in tropical forests, thus contributing to determine their structure and maintain the biodiversity. This environment is very heterogeneous spatially and temporally making tree species to develop several strategies to survive under such conditions. In the Andean cloud forest, conditions such as a persistent cloudiness and topography are additional factors affecting the light environment in the understory. In the present study, carried out in the cloud forest at the San Eusebio University Forest, Mérida, Venezuela, the distribution and composition of tree species seedlings and their relation with the light environment was analyzed, under the hypothesis of a gradient of light availability going from the gap centers to the non-disturbed forest. These differences would govern tree species distribution in the understory. The analysis of the relationship between vegetation and light environment identified three species groups; however, most species do not segregate clearly among the understory light environments such as border and gap centers. This finding could be due to the small size of the gaps, the large canopy height, and its complex vertical and horizontal structure, as well as site conditions such as topography. It was found that very few species grow at both ends of the light gradient. To analyze whether the observed species distribution patterns are related with the species photosynthetic traits, two species of each identified group were selected: *Tetrorchidium rubrivenium* y *Miconia meridensis* shade tolerant but requiring some degree of direct light, *Aegiphila terniflora*, *Myrcianthes karsteniana* which prefer diffuse light environments, and *Beilschmiedia sulcata* y *Casearia tachirensis* with no clear preference for a particular light environment. Seedlings of these species were grown in a shade house with a photosynthetic photon flux (PPF) of 20% of that received at full sun ($220 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and subsequently were moved to shade houses with a high PPF equivalent to 65% of full sun ($690 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and low PPF equivalent to 4% of full sun ($64 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), to analyze their photosynthetic, photoinhibitory, optical, morpho-anatomical and biochemical properties. Overall, low CO_2 assimilation rates were found for all species, independently of the experimental light regimes and according to the expectations, all species acclimated to low PPF by reducing

their assimilation, dark respiration rates, compensation and saturation light points. This response might represent a basic adjustment that allows plants to survive in shaded environments, minimizing carbon losses by respiration to maintain a positive net carbon budget. Likewise, it was found susceptibility to photoinhibition in all species, although *T. rubrivenium* and *M. meridensis* showed a notorious recovery of Fv/Fm after four months growing at high PPF; whereas all other species showed signs of chronic photoinhibition. This study showed that most seedlings of tree species growing in the understory are partial of totally shade tolerant in response to the prevailing shaded environment where low PPFs reach the understory due to the persistent cloudiness and the complex canopy structure. These characteristics are modified by the presence of small canopy gaps that allow for the increase of direct light that is utilized for only a few species.

www.bdigital.ula.ve

ÍNDICE GENERAL

Agradecimientos	i
Resumen	iii
Abstract	v
Índice de tablas	xi
Índice de figuras	xiv
Capítulo Introdutorio	1
Planteamiento del problema.....	1
Hipótesis generales.....	7
Objetivos generales.....	7
Descripción del área de estudio.....	8
Ubicación.....	8
Geomorfología y suelos.....	8
Clima.....	8
Vegetación.....	9
Bibliografía.....	11
Capítulo 1. distribución de brinzales en relación al ambiente de luz del Sotobosque en una selva nublada andina	16
1.1 Introducción.....	16
1.1.2 Objetivos específicos.....	20
1.1.3 Hipótesis específica.....	21
1.2 Materiales y Métodos.....	21
1.2.1 Determinación de la composición de brinzales en el sotobosque.....	21
1.2.1.1 Superficie.....	21
1.2.1.2 Clases de tamaño de la vegetación arbórea.....	21
1.2.1.3 Muestreo.....	21

1.2.2	Medición del ambiente de luz en el sotobosque.....	26
1.2.2.1	Fotografías hemisféricas.....	26
1.2.2.2	Procesamiento de los datos.....	29
1.2.2.3	Distribución de los brinzales en el gradiente de luz.....	30
1.2.2.4	Análisis Multivariado.....	31
1.3	Resultados.....	32
1.3.1	Composición y estructura de la vegetación arbórea.....	32
1.3.2	Estructura del dosel y ambiente de luz en el sotobosque.....	35
1.3.2.1	Comparación entre el periodo lluvioso y el periodo seco.....	35
1.3.2.2	Comparación entre claros según antigüedad y tamaño.....	37
1.3.3	Distribución de los brinzales en relación al ambiente de luz.....	39
1.3.4	Análisis multivariante de la relación entre la abundancia de los brinzales y las variables de estructura del dosel y ambiente de luz.....	42
1.4	Discusión.....	49
1.4.1	Disponibilidad de luz.....	49
1.4.1.1	Porcentaje de apertura del dosel.....	50
1.4.1.2	Porcentaje de luz transmitida directa y difusa e Índice de Luz....	50
1.4.1.3	Rayos de Sol.....	52
1.4.1.4	Índice de área foliar.....	53
1.4.2	Distribución de brinzales en claros y en bosque no perturbado en relación al ambiente de luz.....	56
1.5	Bibliografía.....	58
Capítulo 2. Respuestas fotosintéticas de brinzales cultivados a diferentes regímenes de luz.....		67
2.1	Introducción.....	67
2.1.2	Objetivo específico.....	69
2.1.3	Hipótesis específica.....	69

2.2	Materiales y Métodos.....	70
2.2.1	Aclimatación fotosintética de las especies seleccionadas en respuesta a gradientes de luz experimentales.....	70
2.2.2	Diseño experimental y selección de especies.....	70
2.2.3	Variables microclimáticas.....	72
2.2.4	Mediciones fisiológicas.....	72
2.2.5	Procesamiento y análisis de datos.....	73
2.2.6	Análisis Estadístico.....	73
2.3	Resultados.....	76
2.3.1	Variables microclimáticas.....	76
2.3.2	Respuesta fotosintética a la Luz.....	76
2.3.3	Tasa de asimilación y punto de saturación de luz.....	78
2.3.4	Punto de compensación de luz y respiración en la oscuridad.....	83
2.3.5	Rendimiento cuántico.....	87
2.4	Discusión.....	87
2.5	Bibliografía.....	93
	Capítulo 3. Fluorescencia de la clorofila <i>a</i> de brinzales cultivados a diferentes regímenes de luz.....	97
3.1	Introducción.....	97
3.1.2	Objetivos específicos.....	99
3.1.3	Hipótesis específica.....	99
3.2	Materiales y métodos.....	100
3.3	Resultados.....	101
3.3.1	Eficiencia cuántica máxima del FS II (Fv/Fm).....	102
3.3.2	Eficiencia cuántica del FSII (Φ FSII).....	102
3.3.3	Tasa de transporte de electrones (ETR).....	107
3.3.4	Coefficiente de disipación fotoquímica (qP).....	107
3.3.5	Coefficiente de disipación no fotoquímica (qN).....	112

3.4	Discusión.....	119
3.5	Bibliografía.....	122
Capítulo 4. Propiedades ópticas, morfo-anatómicas y bioquímicas en hojas de brinzales de la selva nublada andina cultivadas a diferentes regímenes de luz.....		127
4.1	Introducción.....	127
	4.1.2 Objetivos específicos.....	130
	4.1.3 Hipótesis específica.....	130
4.2	Materiales y métodos.....	131
	4.2.1 Propiedades morfológicas anatómicas.....	131
	4.2.2 Propiedades ópticas de las hojas.....	132
	4.2.3 Contenidos de nitrógeno y clorofila foliar.....	132
	4.2.4 Análisis estadístico.....	133
4.3	Resultados.....	133
	4.3.1 Peso y área foliar específica.....	133
	4.3.2 Concentración de clorofila <i>a</i> , <i>b</i> y total por unidad de área.....	136
	4.3.3 Concentración de clorofila <i>a</i> , <i>b</i> y total por unidad de peso seco.....	143
	4.3.4 Nitrógeno foliar.....	155
	4.3.5 Propiedades ópticas.....	155
	4.3.6 Densidad y tamaño de estomas.....	162
4.4	Discusión.....	171
4.5	Bibliografía.....	177
Capítulo 5. Consideraciones finales y conclusiones.....		181
	Consideraciones finales y conclusiones.....	181
	Bibliografía.....	188

ÍNDICE DE TABLAS
Capítulo 1

1.1	Levantamiento estructural del bosque alto denso.....	33
1.2	Levantamiento estructural del bosque alto denso en bosque no perturbado.....	34
1.3	Levantamiento estructural del bosque alto denso en claros.....	36
1.4	Estimaciones de las variables de la estructura del dosel y de luz para el periodo lluvioso y el periodo seco	37
1.5	Estimaciones de las variables de la estructura del dosel y de luz para los claros clasificados según su antigüedad relativa.....	38
1.6	Estimaciones de las variables de la estructura del dosel y de luz para los claros clasificados según categorías de tamaño.....	38
1.7	Estimaciones de las variables de la estructura del dosel y de luz para los claros clasificados según categorías de posición.....	40
1.8	Estimaciones de las variables de la estructura del dosel y de luz en los claros con subparcelas agrupadas como borde y centro.....	40
1.9	Prueba de Kolmogorov-Smirnov para detectar no aleatoriedad en la distribución de brinzales en relación al porcentaje de dosel abierto.....	41
1.10	Resumen de resultados del ACL para todas las parcelas.....	43
1.11	Correlaciones (Pearson y Kendall) con los dos primeros ejes de ordenación del Análisis de Correspondencias linealizado.....	43
1.12	Valor indicador de las 20 especies más abundantes para cada grupo TWINSpan.....	46

Capítulo 2

2.1	Resultados del modelo factorial de medidas repetidas para las variables A_{max} : asimilación máxima; QY: rendimiento cuántico aparente; PCL: punto de compensación de luz y RO: respiración en la oscuridad.....	76
2.2	Ecuaciones de regresión para las tasas de asimilación y sus respectivos coeficientes de determinación para las especies bajo los distintos regímenes de luz a través del tiempo.....	80
2.3	Tasa de asimilación máxima calculada A_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer).....	82

2.4	Punto de compensación de luz PCL y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer).....	85
2.5	Respiración en oscuridad RO ($\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y prueba de diferencias de medias(Tukey-Kramer).....	88
2.6	Rendimiento cuántico aparente QY ($\mu \text{ mol CO}_2$ fijados/ $\mu \text{ mol}$ fotones absorbidos) y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer).....	90
Capítulo 3		
3.1	Significación estadística de los factores individuales e interacciones para las variables de fluorescencia	101
3.2	Eficiencia cuántica máxima del FSII (Fv/Fm) y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer).....	104
3.3	Eficiencia cuántica del FSII (Φ FSII) a $700 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer).....	106
3.4	Tasa de transporte de electrones calculada (ETR) a $700 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer).....	108
3.5	Coefficiente de disipación fotoquímica (qP) a $700 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer).....	111
3.6	Coefficiente de disipación no fotoquímica (qN) a $700 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer).....	114
3.7	Diferencias estadísticas (prueba de Kolmogorov-Smirnov de una cola) entre el tratamiento control MFFF (20 % FFF- 0 días) y los demás tratamientos para las curvas de los parámetros de fluorescencia de la clorofila <i>a</i> en función de la PAR.....	115
Capítulo 4		
4.1	Significaciones estadísticas para los efectos simples y las interacciones de cada variable obtenidas a partir del ANOVA de modelos mixtos para las propiedades de las hojas de las seis especies estudiadas.....	134
4.2	Peso foliar específico promedio (g cm^{-2}) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	137
4.3	Área foliar específica promedio ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	139
4.4	Contenido promedio de clorofila <i>a</i> ($\mu \text{g cm}^{-2}$) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	141

4.5	Contenido promedio de clorofila <i>b</i> ($\mu\text{g cm}^{-2}$) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	144
4.6	Contenido promedio de clorofila total ($\mu\text{g cm}^{-2}$) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	146
4.7	Proporción promedio de clorofila <i>a/b</i> por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento..	147
4.8	Contenido promedio de clorofila <i>a</i> (mg g^{-1}) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	149
4.9	Contenido promedio de clorofila <i>b</i> (mg g^{-1}) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	150
4.10	Contenido promedio de clorofila total (mg g^{-1}) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	151
4.11	Contenido promedio de nitrógeno foliar (mg g^{-1}) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	157
4.12	Relación clorofila/nitrógeno por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento...	159
4.13	Absorbancia foliar (%) promedio por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento...	161
4.14	Reflectancia foliar (%) promedio por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	164
4.15	Transmitancia foliar (%) promedio por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	166
4.16	Densidad estomática (estomas/ mm^2) promedio por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	169
4.17	Tamaño de estomas (μm^2) promedio por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento.....	170

ÍNDICE DE FIGURAS
Capítulo introductorio

1	Ubicación relativa del área de estudio.....	9
---	---	---

Capítulo 1

1.1	Ubicación de los puntos de muestreo exploratorio.....	24
1.2	Ubicación de los sitios seleccionados para la muestra definitiva.....	25
1.3	Disposición de las subparcelas en bosque no perturbado (BNP) y claros...	25
1.4	Distribución de los rangos intercuartílicos de los brinzales en un gradiente ordenado de apertura del dosel.....	42
1.5	Biplot de los primeros dos ejes del Análisis de Correspondencias Linealizado.....	44
1.6	Biplot de Análisis de Correspondencias Linealizado con los grupos conformados por TWINSpan.....	48

Capítulo 2

2.1	Curso del flujo de fotones fotosintéticos (FFF) y temperatura dentro de los umbráculos y a campo abierto.....	77
2.2	Curvas de respuesta de la tasa de asimilación (A) a el flujo de fotones fotosintéticos (FFF)	79
2.3	Asimilación máxima para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	81
2.4	Punto de compensación de luz para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	84
2.5	Respiración en Oscuridad para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	86
2.6	Rendimiento cuántico aparente para a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	89

Capítulo 3

3.1	Eficiencia cuántica máxima del FSII: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	103
3.2	Eficiencia cuántica del FSII a FFF= 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	105

3.3	Transporte de electrones a través del FSII a FFF= 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	109
3.4	Coefficiente de disipación fotoquímica a FFF= 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	110
3.5	Coefficiente de disipación no fotoquímica a FFF= 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	113
3.6	Transporte de electrones a través del FSII a diferentes FFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	116
3.7	Eficiencia cuántica relativa del FSII a diferentes FFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	117
3.8	Coefficiente de disipación no fotoquímico del FSII a diferentes FFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	118
3.9	Coefficiente de disipación fotoquímico del FSII a diferentes FFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	120
Capítulo 4		
4.1	Peso foliar específico para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	135
4.2	Área foliar específica para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	138
4.3	Contenido de clorofila <i>a</i> ($\mu\text{g cm}^{-2}$) para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	140
4.4	Contenido de clorofila <i>b</i> ($\mu\text{g cm}^{-2}$) para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	142
4.5	Contenido de clorofila total ($\mu\text{g cm}^{-2}$) para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	145
4.6	Relación clorofila <i>a/b</i> para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	148
4.7	Contenido de clorofila <i>a</i> para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	152

4.8	Contenido clorofila <i>b</i> (mg g ⁻¹) para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	153
4.9	Contenido clorofila total (mg g ⁻¹) para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	154
4.10	Contenido nitrógeno foliar (mg g ⁻¹) para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	156
4.11	Relación clorofila/nitrógeno para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	158
4.12	Absorbancia en porcentaje para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	160
4.13	Reflectancia en porcentaje para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	163
4.14	Transmitancia en porcentaje para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	165
4.15	Densidad estomática (estomas/mm ²) para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	167
4.16	Tamaño de los estomas (µm ²) para: a) <i>A. terniflora</i> ; b) <i>B. sulcata</i> ; c) <i>C. tachirensis</i> ; d) <i>M. karsteniana</i> ; e) <i>M. meridensis</i> ; f) <i>T. rubrivenium</i>	168
4.17	Relación entre a) absorbancia; b) reflectancia foliar y el contenido total de clorofila (x) para seis especies cultivadas al 4% y al 65% del FFF a campo abierto.....	176

CAPÍTULO INTRODUCTORIO

Planteamiento del problema

Los bosques húmedos tropicales representan los ecosistemas más diversos del planeta, y entre éstos, los bosques nublados, cuya vegetación se desarrolla sobre topografías montañosas, se encuentran entre los de mayor diversidad biológica y fragilidad (Vareschi 1992; Brown y Kappelle 2001). A su vez, están sometidos a elevadas tasas de deforestación e intervención antrópica (Hamilton 1995).

Estos bosques ocurren normalmente en una franja altitudinal de 500 a 3600 msnm, donde el ambiente se caracteriza por una cobertura de nubes persistente y los límites se presentan a altitudes distintas en distintos bloques montañosos. Estos límites varían dependiendo de si se trata de selvas en montañas aisladas insulares o en cadenas montañosas de mayor masa y continentalidad como los Andes (Ataroff y García-Núñez 2013). Igualmente, existe una diferencia importante entre las laderas de barlovento y sotavento (Ataroff 2001). La conservación de los bosques nublados es de gran importancia por su elevada biodiversidad, por su rol en el balance hídrico y prevención de la erosión en cuencas de alta montaña (Ataroff 2001). Para tomar medidas apropiadas para la conservación de estos bosques es necesario conocer y entender sus procesos ecológicos.

La compleja combinación de factores bióticos y abióticos que caracteriza el sotobosque de los bosques tropicales origina un hábitat con alta heterogeneidad espacial y temporal. En los bosques nublados, esta heterogeneidad se acentúa por la presencia de una nubosidad persistente. Schwarzkopf *et al.* (2011) analizaron la vegetación del sotobosque de varias selvas nubladas de los Andes venezolanos concluyendo que además de las limitaciones energéticas que les imponen el clima y el dosel, la vegetación del sotobosque de las selvas nubladas andinas se desarrolla bajo condiciones ambientales muy heterogéneas, debido a la interacción de factores tales como humedad y textura del suelo, topografía y cobertura del dosel. Las variables ambientales presentan gran variación, por lo que su medición e interpretación son muy complejas. Es importante comprender cómo las especies arbóreas que allí se desarrollan responden a esa heterogeneidad en términos de a) las estrategias adaptativas de las especies arbóreas en sus etapas juveniles y en estadios adultos en respuesta al ambiente de luz; y b) cómo dichas estrategias determinan los diferentes patrones sucesionales que caracterizan la dinámica y estructura del bosque.

De todos los factores ambientales que afectan a las plantas, la luz es quizás el factor que adquiere mayor relevancia en los bosques húmedos tropicales, debido a que es considerada como el recurso más limitante para el crecimiento y reproducción de las plantas (Pearcy 2007). En los bosques existe un amplio gradiente de luz que va desde el sombreo en el piso del bosque a irradiación intensa en claros grandes y el dosel superior (Chazdon y Fetcher 1984, Endler 1993). En la selva nublada andina de Venezuela, Acevedo *et al.* (2001, 2003) reportaron que la proporción de aberturas en el dosel es muy baja, lo que origina condiciones de “sombra” en el sotobosque. Además, la nubosidad persistente en las selvas nubladas incrementa la variabilidad espacio-temporal de la incidencia de luz (Hogan y Machado 2002).

García-Núñez *et al.* (1995) encontraron valores del flujo fotónico fotosintético (FFF) en el sotobosque de alrededor del 2% del total recibido en el dosel. Estos valores son similares a los reportados para otros bosques húmedos tropicales (Chazdon y Fetcher 1984; Martínez-Ramos 1985; Chazdon 1988; Canham 1989; Clark y Clark 1992; Hogan y Machado 2002). A pesar de la baja radiación en el piso del bosque, las plantas fotosintetizan aprovechando rayos de sol que penetran a través de las aberturas del dosel, los cuales son muy variables en duración e intensidad (Chazdon 1988). A pequeña escala, los rayos de sol son un factor muy importante en el ambiente de luz debido a los amplios gradientes de FFF que una planta puede recibir tanto directa como indirectamente a causa de éstos (Cescatti y Niinemets 2004; Baldocchi y Collineau 1994). Las perturbaciones en la continuidad del dosel originadas por la formación de claros en el bosque pueden influenciar profundamente el ambiente de luz y por ende la regeneración de las especies, así como su estructura, dinámica y composición (Denslow 1987; Brokaw y Busing 2000; Mesquita 2000; Dupuy y Chazdon 2006). El microclima que experimentan los árboles jóvenes varía de acuerdo al tamaño, orientación y forma de los claros, así como la altura del bosque circundante (Whitmore 1996), el modo como fue creado el claro y la extensión de la perturbación (Bazzaz 1984). La cantidad y calidad de luz que perciben las plantas en el sotobosque se ve afectada por las características del dosel tales como la altura, estratificación, densidad del follaje, la luz que reflejan las hojas y la proporción de aberturas (Acevedo *et al.* 2001, 2003). La caída de ramas y árboles completos puede generar claros desde unos pocos hasta cientos de metros cuadrados, dependiendo de la magnitud de los daños causados a la vegetación adyacente (Hartshorn 1980). Debido a que el efecto de un claro en el ambiente de luz se extiende también al piso del

bosque contiguo, por la transmisión lateral de la luz, es probable que cada árbol del bosque sea influenciado por un claro en algún momento de su ciclo de vida, y muchos pueden ser influenciados varias veces (Pearcy 2007).

Estudios teóricos y experimentales han determinado que existe una fuerte relación entre la heterogeneidad espacial en el ambiente de luz y la regeneración de árboles (Fetcher *et al.* 1987; Pacala *et al.* 1996; Bolker *et al.* 2003). Esta relación es muy compleja. Por ejemplo, en un bosque tropical de Costa Rica se encontró una relación débil e inconsistente entre la disponibilidad de luz y la abundancia de plántulas (Montgomery y Chazdon 2001). Sin embargo, al considerar la autocorrelación temporal entre la abundancia de plántulas y la disponibilidad de luz se halló una relación más directa, lo cual puede explicarse en el sentido de que los parches con mayor abundancia de plántulas son el resultado de una mayor disponibilidad de luz en el pasado reciente. Esta relación también es oscurecida por patrones de lluvia de semillas, herbivoría y otros factores. Según Pickett y Kolosa (1989), la trayectoria sucesional parece estar influenciada por la disponibilidad de luz, por la existencia de bancos de semillas y propágulos de cada especie en esos sitios, y por las diferencias en el desempeño de las especies respecto a los factores limitantes.

Un aspecto poco comprendido acerca de los bosques húmedos tropicales en general, es la relación existente entre los patrones de diversidad y los procesos ecosistémicos. Un enfoque sostiene que las diferentes especies tienen nichos muy especializados (poco solapamiento), por lo que la adición o sustracción de especies tendrían implicaciones importantes en el funcionamiento del ecosistema (Ashton 1969), mientras que otros argumentan que muchas especies son ecológicamente equivalentes (alta redundancia funcional) y que la alta diversidad se mantiene por disturbios y el azar (Hubbell y Foster 1986). Para bosques tropicales de tierras bajas existen estudios que apoyan ambos enfoques. Por ejemplo, al considerar la respuesta de diversas especies a variaciones en el gradiente lumínico dentro del bosque se encontró que algunas especies heliófilas presentan una clara especialización en gamas estrechas de gradientes de luz asociadas con la apertura de claros en el dosel. Sin embargo, otros trabajos muestran pocas diferencias en la respuesta de las especies arbóreas a gradientes de luz asociados con la caída de árboles. En este contexto, la plasticidad fenotípica de las especies de árboles al ambiente de luz determinaría la capacidad de aclimatación a cambios en este factor (Chazdon *et al.* 1996), particularmente en lo que se refiere a los procesos de los cuales

depende el balance de carbono (fotosíntesis, respiración y asignación de los asimilados) lo cual es crucial para el crecimiento y la supervivencia.

Dada la complejidad de factores que determinan la disponibilidad de luz en el piso del bosque, es importante comprender cómo la formación de claros afecta el régimen de luz recibido en el piso del bosque y por ende la dinámica de la regeneración de las especies arbóreas. Las selvas nubladas se desarrollan sobre topografías montañosas y accidentadas, y están sujetas a altas precipitaciones y nubosidad (Ataroff y García-Núñez, 2013; Luna *et al.* 2001), así como a la rápida erosión de los suelos y movimientos de masa por las altas pendientes (Schwarzkopf *et al.* 2011). En el piso del bosque, el impacto de estos factores sobre la regeneración se acentúa por el bajo FFF. Por tanto, la regeneración exitosa de las especies arbóreas implica la existencia de mecanismos adaptativos a las limitaciones energéticas impuestas por la baja incidencia de radiación solar que caracteriza estos ecosistemas (Acevedo *et al.* 2003). Una fase crítica para las especies arbóreas es la juvenil, en la cual la capacidad para aclimatarse o aprovechar cambios bruscos en el ambiente de luz del piso del bosque (formación de claros) podría determinar su sobrevivencia u oportunidad de alcanzar los estratos más altos, lo cual a su vez determinaría la estructura del bosque y la diversidad de especies.

Numerosos trabajos han confirmado que diferentes especies arbóreas presentan características adaptativas en relación al ambiente de luz en el que se desarrollan, lo cual ha permitido identificar grupos funcionales basados en características de crecimiento y adaptación a la sombra. Una clasificación muy extendida es la que diferencia a las especies arbóreas en a) intolerantes a la sombra b) tolerantes a la sombra y c) parcialmente tolerantes a la sombra (Bazzaz 1979; Bazzaz y Pickett 1980; Bazzaz 1984; Pickett *et al.* 1987; Ribeiro *et al.* 2005).

La nubosidad persistente en la selva nublada amortigua la radiación, temperatura y relaciones hídricas en comparación con otros bosques tropicales. Esto podría determinar que las diferencias funcionales de las especies arbóreas estén principalmente influidas por la heterogeneidad en el ambiente de luz producto de cambios en la estructura del dosel y posición topográfica, siendo secundarias otras características adaptativas tales como la resistencia a eventuales déficits hídricos. Denslow (1980) propuso que la diversidad de hábitats resultado de la presencia de claros de diferentes tamaños es una posible explicación de

la diversidad de especies arbóreas tropicales. Consecuentemente, las respuestas fisiológicas a lo largo del ciclo de vida de muchas especies arbóreas en el sotobosque de bosques húmedos tropicales han mostrado tener una estrecha relación con los cambios en la disponibilidad de luz (Bazzaz y Pickett 1980; Denslow 1980; 1987, Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1991; Canham *et al.* 1994; Sipe y Bazzaz 1994; Gratzer *et al.* 2004).

Las evidencias indican que grupos definidos ecológicamente, especialmente grupos sucesionales, pueden también ser similares fisiológicamente (Reich *et al.* 1994; Chazdon 1992). Las plantas son capaces de modificar su fisiología y morfología en función de la radiación disponible (aclimatación y respuesta plástica), lo cual mejora el rendimiento fotosintético. Pero no todas las plantas tienen la misma capacidad de aclimatación, lo cual parece estar relacionado con las características del hábitat de cada especie (Valladares 2000). En muchos casos, altos FFF provocan fotoinhibición y destrucción fotooxidativa del aparato fotosintético caracterizado por una reducción en la eficiencia de utilización de la luz (Krause y Weis 1991). La fotoinhibición se manifiesta como una disminución transitoria o permanente en la eficiencia cuántica de la fotosíntesis (mol de CO₂ fijado por mol de fotones absorbidos).

Asimismo, dependiendo del ambiente de luz en que se desarrollen las plantas, éstas mostrarán respuestas diferentes en las características morfológicas (forma y tamaño de la hoja, área foliar y peso foliar), anatómicas (densidad y tamaño de los estomas), ópticas (absorbancia, transmitancia y reflectancia) y bioquímicas (cantidad de clorofila y nitrógeno foliar). Dichas características suelen estar interrelacionadas y varios estudios han encontrado patrones de variación producto del desarrollo y aclimatación de las hojas al ambiente lumínico (Lee *et al.* 1990; Castro-Esau *et al.* 2006). Si estos grupos tienen diferentes características fotosintéticas (Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1996), se espera que estas diferencias se manifiesten en individuos en estado juvenil cuando estos sean cultivados bajo condiciones experimentales de luz.

El presente estudio se llevó a cabo en el Bosque Universitario San Eusebio (BUSE) ubicado en Mérida, Venezuela, el cual contiene comunidades vegetales representativas del ecosistema de selva nublada andina. Concretamente, se trabajó en la comunidad de mayor complejidad y altura del dosel, correspondiente a Bosque Alto Denso (BAD) de acuerdo con la clasificación cartográfica de Rangel (2004). Cabe destacar que, según Ataroff (2001), por su complejidad estructural, fisonomía y composición de la vegetación, esta comunidad

corresponde a una selva nublada. Sin embargo, para ser coherentes con el mapa de vegetación disponible se mantendrá la denominación Bosque Alto Denso. Investigaciones previas en el BUSE (Arends *et al.* 1991,1992; Ramos y Plonczak 2007) han estudiado la dinámica sucesional del componente arbóreo, en bosques tanto primarios como secundarios y han sugerido la existencia de grupos de especies arbóreas diferenciados en función de sus requerimientos de luz. Aunque con diferentes enfoques y definiciones, todos los trabajos parecen coincidir en la existencia de al menos tres grupos de especies: 1) Especies intolerantes a la sombra, con altos requerimientos de luz y que se desarrollan en claros grandes y/o bosques secundarios (ej. *Alchornea triplinervia*, *Miconia meridensis*, *Tetrorchidium rubriventum*); 2) Parcialmente tolerantes a la sombra, pero que pueden tolerar luz directa (ej. *Ruagea pubescens*, *Myrcia fallax* y *Prunus myrtifolia*) y, 3) tolerantes a la sombra (ej. *Myrcianthes karsteniana*, *Retrophyllum rospigliosii* y *Beilschmiedia sulcata*). Se espera que estas diferencias sean más acentuadas en la fase juvenil, conllevando diferencias en sus patrones de distribución en el sotobosque de acuerdo a sus requerimientos de luz. Siguiendo el criterio propuesto por Sáenz *et al.* (1999), denominaremos “brinzales” a aquellos individuos en estado juvenil cuya altura sea igual o mayor a 30 cm y menor de 150 cm. Cabe, entonces, preguntarse: ¿cómo se distribuyen los brinzales en relación a las condiciones contrastantes de luz presentes en el sotobosque de la selva nublada andina? El ambiente de luz en el sotobosque de la selva nublada andina es muy heterogéneo y dinámico. Por ejemplo, pueden ocurrir incrementos repentinos en el FFF por la caída de un árbol originando la formación de un claro, lo cual puede favorecer la fotosíntesis, sin embargo, niveles elevados del FFF pueden también ser una fuente de estrés para las plantas, provocando una limitación en su crecimiento e incluso una menor supervivencia (Valladares *et al.* 2000).

Por lo antes expuesto cabe preguntarse: ¿Cómo responden los brinzales de diferentes especies arbóreas a diferentes regímenes de FFF en términos de su respuesta fotosintética? ¿Pueden clasificarse estas especies en grupos que presenten respuestas similares de aclimatación fotosintética ante las variaciones en el régimen de luz? Para tratar de responder estas preguntas se plantean las siguientes hipótesis y objetivos generales.

Hipótesis generales

- En el Bosque Alto Denso del BUSE existe una alta heterogeneidad en el ambiente de luz a nivel del sotobosque, la cual determina una segregación de los individuos jóvenes de especies arbóreas en grupos de acuerdo a sus requerimientos de luz. Dichos requerimientos están relacionados con atributos fisiológicos de las especies producto de la adaptación al ambiente de luz, principalmente aquellos que determinan la respuesta fotosintética. Se espera que individuos jóvenes de especies arbóreas con requerimientos de luz similares presenten también respuestas fotosintéticas similares, lo cual permitiría identificar con mayor precisión la pertenencia de una especie a un determinado grupo funcional, al menos en la fase juvenil.
- Si los individuos jóvenes de especies arbóreas se distribuyen diferencialmente en el sotobosque en respuesta a sus requerimientos de luz, se espera que sus respuestas fotosintéticas sean comparativamente diferentes al experimentar cambios drásticos en el ambiente de luz donde se desarrollan. Los brinzales de las especies tanto tolerantes como intolerantes a la sombra, al exponerlas a condiciones de baja FFF presentarán aclimatación, disminuyendo considerablemente su tasa máxima de asimilación. En el caso de especies tolerantes a la sombra, al exponerlas a condiciones de alto FFF presentarán respuestas asociadas a un exceso de luz, tales como fotoinhibición crónica. Por último, se espera que las especies consideradas como parcialmente tolerantes a la sombra se aclimaten con relativa facilidad a altos o bajos FFF ajustando sus tasas máximas de asimilación, puntos de saturación, respiración en la oscuridad y puntos de compensación, así como los diferentes parámetros de respuesta del aparato fotoquímico medidos a través de la fluorescencia de la clorofila *a*.

Objetivos generales

- Caracterizar el ambiente de luz del sotobosque del BUSE mediante fotografías hemisféricas
- Estudiar la distribución de brinzales de especies arbóreas en ambientes contrastantes de luz (claros de diferente tamaño y el bosque no perturbado) del sotobosque del BUSE.

- Estudiar las respuestas ecofisiológicas de un grupo de brinzales a un gradiente experimental de disponibilidad de luz.

Descripción del área de estudio

Ubicación

El BUSE pertenece a la Universidad de Los Andes y está bajo la administración de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales; se localiza en La Carbonera, Cordillera de los Andes a una altitud entre 2.200 y 2.500 msnm (8° 37' norte y 71° 21' oeste). Políticamente se encuentra situada en el Municipio Andrés Bello del Estado Mérida-Venezuela. Su superficie total es de aproximadamente 369 ha (Figura 1).

Geomorfología y suelos

El área de estudio se encuentra predominantemente sobre la formación Colón del Cretáceo (Márquez 1990). Litológicamente, está constituida por lutitas estratificadas, masivas, de color negro, no calcáreas y de fractura concoidea (Useche 1972). En la zona se presenta un relieve típico de colinas redondeadas, con pendientes variables desde muy suaves a fuertes y la topografía es muy irregular (Márquez 1990). En las posiciones altas (convexas), los suelos presentan menor grado de evolución y son bien drenados. Los grandes grupos dominantes son: Humitropepts y Troportents. En la posición media (cóncava), los suelos presentan mayor desarrollo, son moderadamente bien drenados y el grupo dominante es Tropohumults. En la posición más baja, los suelos presentan mal drenaje, originando problemas de hidromorfismo, lo cual limita la evolución pedogénica de estos suelos, el grupo dominante es Tropaquept. En general, los suelos presentan gran acidez y deficiencia de calcio, magnesio, potasio y sodio, con predominancia de aluminio en el complejo de cambio (Márquez 1990). La selva nublada del BUSE se desarrolla bajo condiciones de topografía accidentada y alta dinámica geomórfica sobre una diversidad de sustratos geológicos, además de media y alta pluviosidad, lo que se traduce en una alta variabilidad en la textura y profundidad de los suelos que determina las características de la vegetación en diversas formas Valcarcel (1982)

Clima

El BUSE está enmarcado en ecosistemas nublados, concretamente selva nublada montana alta Ataroff (2003, 2004). La precipitación oscila entre 1400 y 1560 mm y presenta un régimen biestacional, con una estación seca (diciembre a febrero) y una estación lluviosa (marzo a

noviembre), pudiéndose considerar a enero como el único mes seco. La temperatura media anual es de 14,9 °C y el FFF medio a campo abierto es de $1561 \pm 77,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (García-Núñez 1992). Se observa principalmente en las primeras horas de la tarde la formación de neblina y nubes, fenómeno que se debe a la condensación del aire saturado con agua que sube de la cuenca del Lago de Maracaibo (García-Núñez 1992).

Vegetación

El BUSE, por estar situado a una altitud entre 2.200 y 2.500 msnm, y con permanente nubosidad, conforma un ecosistema de bosque nublado montano, siempreverde, mixto, irregular y densamente cerrado, muy rico en especies y donde los árboles casi siempre están colonizados por numerosas epifitas, musgos y líquenes.

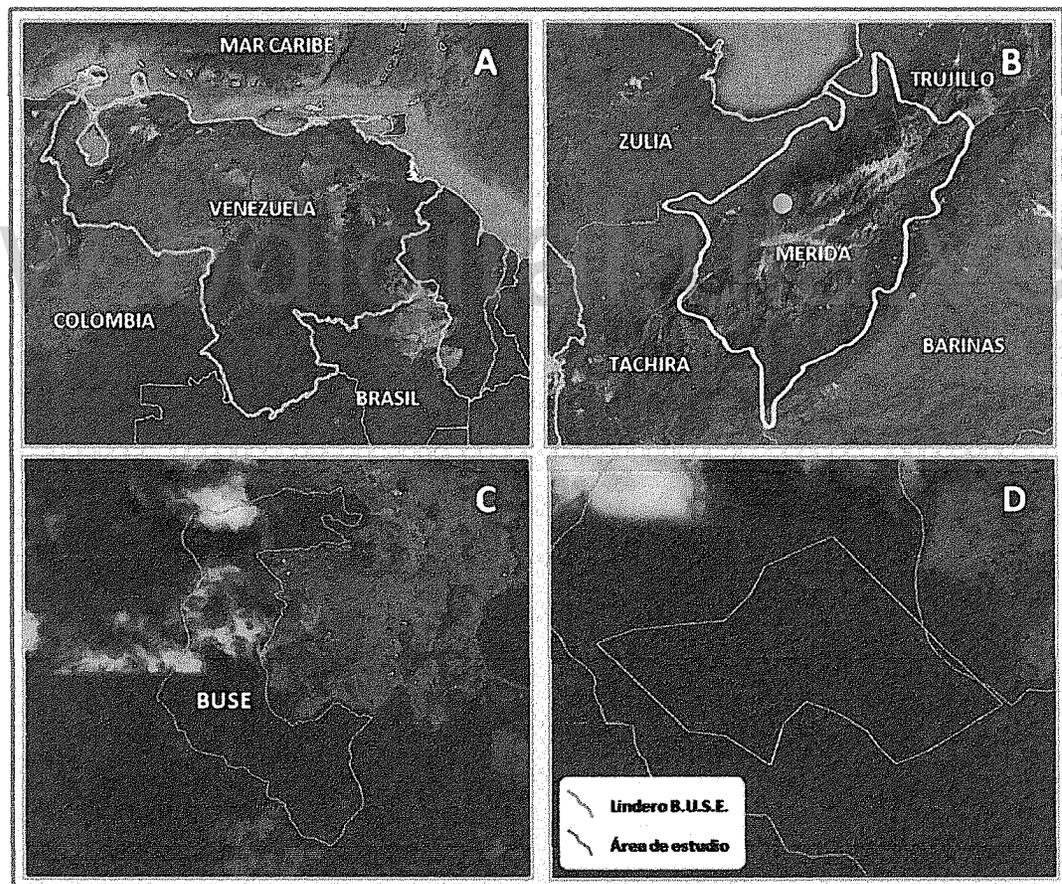


Figura 1. Ubicación relativa del área de estudio: a) Venezuela; b) Estado Mérida: punto rojo indica ubicación relativa del BUSE; c) BUSE y d) área de estudio: Bosque Alto Denso del BUSE.

Según Lamprecht y Veillón (1967), aquí se encuentran los únicos bosques mixtos perennifolios de cierta extensión en Venezuela compuestos por coníferas y latifoliadas. Las familias más abundantes son Lauraceae, Melastomataceae, Guttiferae, Euphorbiaceae, Myrtaceae y Podocarpaceae. Existen alrededor de 40 a 60 especies diferentes de árboles, entre los que predominan *Retrophyllum rospigliosii*, *Weinmannia jahnii*, *Eschweilera monosperma*, *Myrcia acuminata*, *Alchornea triplinervia*, *Clusia* spp. y varias especies de la familia Lauraceae de los géneros *Ocotea*, *Nectandra* y *Beilschmiedia* (Ataroff, 2001).

El BUSE, pese a su pequeña extensión (369 ha) presenta varios tipos de bosque bien diferenciados por su estructura vertical y cobertura. Rangel (2004) elaboró un mapa de vegetación para el sitio, identificando dichos tipos como bosque alto denso, bosque alto ralo, bosque medio denso, bosque bajo ralo. Estos tipos de bosque también presentan cierto grado de diferenciación en su composición florística (Quiroz 2010), lo cual podría deberse a factores tales como: suelos, topografía y altitud, que determinan condiciones ambientales particulares.

La estructura del dosel del bosque alto denso nublado permite distinguir tres estratos relativamente bien diferenciados: un estrato superior entre los 25 y 30 m de altura, con árboles emergentes que pueden alcanzar 40 m de altura; un estrato intermedio, en el que se encuentran los individuos de desarrollo mediano, entre 20 y 25 m altura, generalmente con especies del género *Nectandra* y *Ocotea* y un estrato inferior donde se encuentran individuos arbóreos, cuyas alturas están comprendidas entre los 10 y 15 m. El sotobosque está compuesto de herbáceas, palmas, arbustos y árboles jóvenes de las especies presentes en los estratos superiores. Se halla frecuentemente el helecho arborescente *Cyathea* spp. el cual alcanza hasta 12 ó más metros de altura, así como también un bambú (*Chusquea* spp.) invasor de claros dentro del bosque, en donde forma espesos matorrales (Schwarzkopf 2003; Ramos y Plonczak 2007).

El presente estudio está organizado de la siguiente manera: en una primera etapa se analizó la estructura de la vegetación arbórea del bosque alto denso del BUSE y la relación entre la distribución de los brinzales en el sotobosque y el ambiente de luz (capítulo 1); en la segunda etapa se analizó experimentalmente la respuesta fotosintética de seis especies arbóreas seleccionadas al someterlas a diferentes regímenes de luz (capítulos 2-4). En el capítulo 1, se clasificó “a priori” sitios en el bosque definiéndolos ya sea como áreas con perturbaciones naturales (claros) o como áreas de bosque no perturbadas (BNP). La estructura

del dosel y el ambiente de luz del sotobosque se caracterizaron mediante fotografías hemisféricas. La disponibilidad potencial de luz y su relación con la distribución de los brinzales se analizó a través de análisis univariante y multivariante. Con base en los resultados, se clasificaron las especies en grupos de acuerdo a su preferencia por diferentes condiciones de luz. Dos especies por cada grupo fueron escogidas para la realización de un experimento de aclimatación a regímenes de luz. En la segunda etapa (Capítulos 2-4) se describe en detalle el diseño, establecimiento y análisis del experimento de aclimatación de los brinzales de las especies seleccionadas a diferentes regímenes de FFF. En el capítulo 2 se analiza la respuesta fotosintética de las hojas a través de parámetros como asimilación fotosintética, respiración en la oscuridad, punto de compensación de luz y rendimiento cuántico aparente. En el capítulo 3 se analiza la respuesta fotosintética en términos de los mecanismos de fotoinhibición expresados por los parámetros de la fluorescencia de la clorofila *a* (tasa de transporte de electrones, eficiencia cuántica del fotosistema II, eficiencia cuántica máxima del fotosistema II, coeficiente de disipación fotoquímica y no fotoquímica). En el capítulo 4, se analizaron las respuestas de aclimatación de las especies seleccionadas a través de las propiedades ópticas (absorbancia, transmitancia y reflectancia), anatómico-morfológicas (área foliar específica, tamaño y densidad de estomas); y bioquímicas (contenidos de clorofila y contenido de nitrógeno) de sus hojas. Por último, en el capítulo 5 se sintetizan los principales hallazgos en términos de los objetivos e hipótesis planteados, se presentan las conclusiones generales y las recomendaciones para futuras investigaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo M., Ataroff M., Monteleone S., Estrada C. (2003) Heterogeneidad estructural y lumínica del sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Interciencia* 28: 394-403.
- Acevedo M., Monteleone S., Ataroff M., Estrada C. (2001) Aberturas del dosel y espectro de la luz en el sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Ciencia* 9: 165-183.
- Arends E., Villaquirán A., Calderón O. (1991-1992) Caracterización de la vegetación secundaria en un área talada de la selva nublada, Estado Mérida. *Revista Forestal Venezolana*. 25-26: 13-22.
- Ashton P.S. (1969) Speciation among tropical forest trees: some deductions in light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1: 155-196.
- Ataroff M., García-Núñez C. (2013) Selvas y bosques nublados de Venezuela, en: E Medina, O Huber, JM Nassar, P Navarro (Eds.), *Recorriendo el Paisaje Vegetal de Venezuela*,

- Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela. pp. 125-155.
- Ataroff M., Sarmiento L. (2004) Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela, en: E. La Marca and P. Soriano (Eds.), *Reptiles de Los Andes de Venezuela*, Fundación Polar, Codepre-ULA, Fundacite-Mérida, Biogeos, Mérida. pp. 9-26.
- Ataroff M. (2003) Selvas y bosques de montaña, en: M. Aguilera, A. Azócar, E. González-Jiménez (Eds.), *Biodiversidad en Venezuela*, CONICIT-Fundación Polar, Caracas. pp. 762- 811.
- Ataroff M. (2001) Venezuela, en: M. Kappelle y A. Brown (Eds.), *Bosques Nublados del Neotrópico*. Costa Rica. pp. 397- 442
- Baldocchi D., Collineau S. (1994) The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes, en: R. W. Caldwell M.M y Pearcy (Ed.), *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above- and Belowground*. Academic Press, San Diego. pp. 21-72.
- Bazzaz F.A. (1984) Dynamic of wet tropical forest and their species strategies, en: E. Medina, *et al.* (Eds.), *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropical Forest*. The Hague. Boston. Lancaster. pp. 233- 43.
- Bazzaz F., Pickett S. (1980) Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 287-310.
- Bazzaz F.A. (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 10: 351- 371.
- Bolker B.M., Pacala S.W., Neuhauser C. (2003) Spatial dynamics in model plant communities: What do we really know? *American Naturalist* 162:135-148.
- Brokaw N., Busing R. (2000) Niche versus chance and tree diversity and forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 183-188.
- Brown A.D., Kappelle M. (2001) Introducción a los bosque nublados del neotrópico: una síntesis regional, en: Kappelle M., Brown A.D. (Eds.), *Bosques Nublados del Neotrópico*., Costa Rica. pp. 697.
- Canham C.D. (1989) Different responses to gaps among shade tolerant tree species. *Ecology (supl.)* 70: 548-550.
- Canham C.D., Finzi A.C., Pacala S.W., Burbank D.H. (1994) Causes and consequences of resource heterogeneity in forests-interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 337-349.
- Castro-Esau K.L., Sanchez-Azofeifa G.A., Rivard B., Wright S.J., Quesada M. (2006) Variability in leaf optical properties of Mesoamerican trees and the potential for species classification. *American Journal of Botany* 93: 517-530.
- Cescatti A., Niinemets U. (2004) Leaf to Landscape, en: Smith W.K., Vogelmann T.C. Chritchley C. (Eds.), *Photosynthetic Adaptation: Chloroplast to Landscape*. Springer, New York, pp. 42-84.

- Chazdon R.L. (1988) Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-63.
- Chazdon R.L., Fetcher N. (1984) Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Chazdon R.L., Pearcy R.W., Lee D.W., Fetcher N. (1996) Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments, en: Mulkey S., Chazdon R.L., Smith A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York. pp. 5-55.
- Clark D., Clark D. (1992) Life history diversity of canopy and emergent trees in a tropical rain forest. *Ecological Monographs*. 62: 315-344.
- Denslow J.S. (1980) Gap partitioning among tropical rainforest tree. *Biotropica supplement: Tropical Forest Succession*. 12: 47-55.
- Denslow J.S. (1987) Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*. 18: 431-451.
- Dupuy J.M., Chazdon R.L. (2006) Effects of vegetation cover on seedling and sapling dynamics in secondary tropical wet forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*. 22: 65-76.
- Endler J.A. (1993) The Color of Light in Forests and Its Implications. *Ecological Monographs*. 63: 1-27.
- Fetcher N., Oberbauer S.F., Rojas G., Strain B.R. (1987) Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 35 (supl.1): 97-110.
- García-Núñez C. (1992) Efectos del ambiente de luz en la respuesta fotosintética, anatomía foliar y relaciones hídricas en plántulas de dos especies arbóreas de la Selva Nublada de la Carbonera. *Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela*. pp. 164.
- García-Núñez C., Azócar A., Rada F. (1995) Photosynthetic acclimation to light in juveniles of two cloud forest tree species. *Trees* 10: 114-124.
- Gratzer G., C. Canham, U. Dieckmann, A. Fischer, Y. Iwasa, R. Law, M.J. Lexer, H. Sandmann, T.A. Spies, B.E. Splechtna, Szwagrzyk J. (2004) Spatio-temporal development of forests-current trends in field methods and models. *Oikos* 107: 3-15.
- Hamilton L.S. (1995) Mountain cloud forest conservation and research: a synopsis. *Mountain Research and Development*. 15: 259-266.
- Hartshorn G.S. (1980) Neotropical Forest Dynamics. *Biotropica*. 12 (Suppl.): 23-30.
- Hogan K.P., Machado J.L. (2002) La luz solar: consecuencias biológicas y su medición en: Guariguata M.R., Kattan G.H. (Eds.), *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, Cartago, Costa Rica. pp. 119-143.
- Hubbell S.P., Foster R.B. (1986) Canopy Gaps and the Dynamics of a Neotropical Forest, en: Crawley M.J. (Ed.), *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford, UK. pp. 77-96.

- Krause G.H., Weis E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology*. 42: 313-349.
- Lamprecht H., Veillón J.P. (1967) La Carbonera. *El Farol*. 18: 17-24.
- Lee D.W., Bone R.A., Tarsis S.L., Storch D. (1990) Correlates of leaf optical-properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. *American Journal of Botany* 77: 370-380
- Luna I., Velázquez A., Velázquez E. (2001) México en: Kapelle M., Brown A.D. (Eds) *Bosques Nublados del Neotrópico*. pp. 183-229.
- Márquez O. (1990) Génesis de una secuencia de suelos en el Bosque Experimental San Eusebio, La Carbonera. Estado Mérida. *Revista Forestal Venezolana* 32:133-150.
- Martínez-Ramos M. (1985) Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias, en: Gómez-Pompa A., Del Amo S.(Eds.), *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*, Editorial Alhambra Mexicana., México. pp. 191-239.
- Mesquita R., (2000) Management of advanced regeneration in secondary forest of the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*. 130: 131-140.
- Montgomery R., Chazdon R. (2001) Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology Letters*. 82: 2707–2718.
- Pacala S.W., Canham C.D., Saponara J., Silander J.A., Kobe R.K., Ribbens E. (1996) Forest models defined by field measurement-estimation, error analysis, and dynamics. *Ecological Monographs*. 66: 1-43.
- Pearcy R.W. (2007) Responses of Plants to Heterogeneous Light Environments, en: Pugnaire F., Valladares F. (Eds.) *Functional Plant Ecology*, New York. pp. 213-255.
- Pickett S.A.T., Kolosa J. (1989) Structure of theory in vegetation science. *Vegetatio*. 83: 7-15.
- Quiroz L. (2010) Definición de comunidades arbóreas asociadas a sitios específicos en una selva nublada se los Andes venezolanos, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. pp. 144.
- Ramos M.C., Plonczak M.A. (2007) Dinámica sucesional del componente arbóreo luego de un estudio destructivo de biomasa en el Bosque Universitario San Eusebio, Mérida Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*. 51: 35-46.
- Rangel C. (2004) Mapa de vegetación escala 1:5000 y visualización tridimensional de la Estación Experimental San Eusebio por medio de sistemas de información geográfica y animaciones virtuales, Centro de Estudios Forestales y Ambientales de Postgrado, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. pp. 51.
- Schwarzkopf T. (2003) Biophysical characterization of cloud forest vegetation in the Venezuelan Andes, Cornell University. pp. 173.
- Schwarzkopf T., Riha S.J., Fahey T.J., Degloria S. (2011) Are cloud forest tree structure and environment related in the Venezuela Andes? *Austral Ecology* 36: 280-289.
- Sipe T.W., Bazzaz F.A. (1994) Gap partitioning among maples (*Acer*) in central New England: Shoot architecture and photosynthesis. *Ecology*. 75: 2318–2332.

- Strauss-Debenedetti S., Bazzaz F.A. (1991) Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia*. 87: 377–387.
- Useche C.A. (1972) *Geología de la Región de La Azulita, Edo Mérida*. Dirección de Geología. División de Exploraciones Geológicas. Caracas-Venezuela.
- Valcarcel R. (1982) Clasificación y mapeo de sitios en la Estación Experimental San Eusebio basada en criterios físicos-hidráulicos del suelo, Centro de Estudios Forestales y Ambientales de Postgrado, Universidad de Los Andes, Mérida. Pp. 120.
- Valladares F., Wright J., Lasso E., Kitajima K., Pearcy R. (2000) Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*. 81: 1925-1936.
- Vareschi V (1992) *Ecología de la vegetación tropical*. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas. pp 306.
- Whitmore T.C. (1996) A review of some aspects of tropical rain seedling ecology with suggestions for further enquiry. *Man and the Biosphere series*. 17: 3-40.

www.bdigital.ula.ve

CAPÍTULO 1

Distribución de Brinzales en Relación al Ambiente de Luz del Sotobosque en una Selva Nublada Andina

1.1. INTRODUCCIÓN

La distribución de las distintas especies de plantas en los ecosistemas boscosos ha sido relacionada con la disponibilidad de luz en el sotobosque (Bazzaz y Pickett 1980; Denslow 1980; 1987, Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1991; Canham *et al.* 1994; Sipe y Bazzaz 1994; Nicotra *et al.* 1999; Montgomery y Chazdon 2002; Poorter y Arets 2003; Gratzer *et al.* 2004). Endler (1993) definió un bosque como un grupo de árboles en el cual la mayoría de las copas se superponen, formando un dosel más o menos continuo con pequeños agujeros o claros. La estructura del dosel, no es estática, sino que cambia continuamente debido a perturbaciones que resultan de la interacción entre factores ambientales y la vegetación. Como consecuencia, el ambiente de luz en el bosque es espacial y temporalmente heterogéneo (Endler 1993, Turnbull y Yates 1993; Kitajima 1996; Capers y Chazdon 2004; Pearcy 2007). Existen áreas con altos FFF, como por ejemplo, el centro de un claro grande, que contrasta con áreas con bajos FFF en áreas donde el dosel es continuo. También existen muchas zonas intermedias (Brown 1993; Montgomery y Chazdon 2002) y la distribución de la luz varía diaria y estacionalmente debido a cambios en el ángulo solar (Canham 1988). No sólo la cantidad de luz disponible es importante, sino también sus características espectrales (Endler 1993, Acevedo *et al.* 2001, 2003, Acevedo y Ataroff 2012).

La formación de claros en el dosel del bosque ha sido considerada por mucho tiempo como el proceso que dirige el comienzo de la regeneración de los bosques tropicales (Runkle 1985; Yamamoto 1992; Marthews *et al.* 2008). La perturbación local que crea un claro altera las variables microclimáticas en el área del claro, y por consiguiente altera las condiciones de germinación y crecimiento. Para cada semilla, plántula y árbol que sobrevive a la formación del claro, comienza una secuencia sucesional llamada fase de regeneración de claro, la cual culmina cuando uno o más de ellos toman el lugar de los árboles caídos (Orians 1982). El concepto de claro ha sido muy exitoso para explicar algunos de los patrones de distribución de especies en el bosque tropical (Brokaw 1985; Hubbell y Foster 1986; Brokaw y Busing 2000) y además es el fundamento de investigaciones actuales sobre el mantenimiento de la riqueza

de especies arbóreas (Poorter 2005; Marthews *et al.* 2008). Sin embargo, existen pocos estudios que hayan caracterizado sistemáticamente y por largos periodos de tiempo los regímenes de radiación y de distribución de claros en los bosques tropicales (Chazdon y Fetcher 1984; Sanford *et al.* 1986; Clark y Clark 1987; Popma *et al.* 1988; Jans *et al.* 1993; Green 1996).

Debido a la complejidad existente en los claros, en muchos casos su definición ha sido general y ambigua; refiriéndose a claro como “apertura del dosel” (Bazzaz 1984; Whitmore 1984; Popma *et al.* 1988). Endler (1993) definió de una manera amplia los claros como parches de luz directa, incidentes a cualquier altura del bosque, cuyo tamaño puede variar desde unos pocos centímetros hasta varias decenas de metros. Este autor desarrolló una clasificación de los tipos de hábitat de bosque en función de la geometría de incidencia de las fuentes de luz (el sol, el cielo y la vegetación) donde los claros pequeños reciben poca o ninguna luz directa del sol o del cielo, mientras que los claros grandes reciben mucha luz solar. Definiciones más tradicionales incluyen la de Runkle (1981) quien definió un claro como una apertura en el dosel que se extiende hasta la base de los árboles circundantes, en tanto que Brokaw (1982) lo definió como un “hueco” en el bosque que se extiende a través de todos los niveles del dosel hasta una altura promedio de 2 m por encima del suelo. Tanto Runkle (1981, 1982) como Brokaw (1982) reorganizaron sus definiciones por la necesidad de aplicación práctica en el campo, y desarrollaron dos procedimientos diferentes para delimitar los “huecos del dosel”, los cuales han sido ampliamente usados, debatidos y modificados. Sin embargo, todavía no existe consenso sobre cuál definición usar (Brokaw 1985; Jans *et al.* 1993; Van Eysenrode *et al.* 2002; Marthews *et al.* 2008). Popma *et al.* (1988) usaron la distribución de especies pioneras para definir el “área total afectada” por la apertura de un claro, pero esto no es aplicable a bosques que contengan especies pioneras de larga vida (Finegan 1996), las cuales pueden estar presentes en el bosque no perturbado. La definición de Runkle (1981) solamente involucró la evaluación de la estructura aérea de la vegetación, lo cual presentó la gran ventaja de que podía ser aplicada a cualquier bosque. Sin embargo, esta definición fue criticada como “superficial” y no “significativa ecológicamente” (Swaine *et al.* 1987; Popma *et al.* 1988) debido a que ellos delimitaron áreas mucho más pequeñas que el ambiente modificado a nivel físico por el hueco en el dosel. Sin embargo, para caracterizar estas áreas modificadas se requiere una evaluación del régimen de luz del bosque en un amplio

arreglo de puntos y por largos periodos de tiempo, lo cual ha sido pocas veces realizado (Turnbull y Yates 1993; Caper y Chazdon 2004).

Varios estudios se han concentrado en la caracterización de los claros y su distribución en el bosque; así como en los patrones de distribución y tamaño de los claros y se ha propuesto que éstos pueden estar distribuidos aleatoriamente (Harsthorn 1980; Gale 2000) o en agregados (Poorter *et al.* 1994). Igualmente, se ha diferenciado entre claros formados cerca del nivel del suelo y claros que afectan sólo la parte superior del dosel (Clark y Clark 1992). Los primeros parecen ser fundamentales para la regeneración de las plántulas, mientras que los segundos permiten a los árboles más desarrollados alcanzar estratos superiores del dosel. Whitmore *et al.* (1993) compararon métodos para obtener el tamaño de claros y concluyeron que el análisis de fotografías hemisféricas es el mejor método de categorizar claros por su tamaño y provee buenos descriptores del ambiente de luz dentro de los claros. Otras variables, tales como pendiente, orientación, forma y altura del dosel circundante también contribuyen a la caracterización de los claros (van Eysenrode *et al.* 1998; Gale 2000).

El ambiente de un claro difiere de muchas formas de un ambiente de dosel continuo; la diferencia más pronunciada se puede encontrar en los elevados niveles de radiación solar y el incremento del déficit de presión de vapor de agua en el claro, mientras que la disponibilidad de nutrientes es sólo levemente alterada (Denslow 1996; Popma *et al.* 1988).

Cabrera (1999) caracterizó las diferencias en las respuestas de aclimatación fotosintética entre especies que se desarrollan en ambientes de luz característicos del sotobosque y de claros en un bosque nublado andino (La Mucuy) del Estado Mérida Venezuela, encontrando diferencias en la capacidad de aclimatación fotosintética, grados de fotoinhibición y de tolerancia al exceso de luz; esto explicaría el efecto del régimen de luz en la capacidad fotosintética de las plantas y por tanto su papel en modular la sucesión en los bosques tropicales montanos. Schwarzkopf *et al.* (2011) reportaron baja luminosidad en el sotobosque de selvas nubladas andinas, debido a las condiciones de nubosidad y topografía (particularmente la pendiente), a la estructura vertical y horizontal del dosel y el tamaño de los claros que son en general pequeños, distinto de otros bosques nublados en el Caribe y América Central donde los huracanes y el fuego juegan un rol importante en la formación de los mismos. Según Nicotra *et al.* (1999) la principal razón de la baja disponibilidad de luz que llega al sotobosque se debe a que la copa de los árboles del dosel capta la mayor parte de la luz

solar, originando un ambiente de poca luminosidad y de gran variabilidad lumínica. En el sotobosque las plantas aprovechan los rayos de sol, los cuales son muy variables en duración e intensidad (Chazdon 1988; Chazdon y Pearcy 1991). Los rayos de sol que llegan al sotobosque son un componente importante para la fotosíntesis de las plantas (Pearcy 1983; Chazdon 1988; Singaas *et al.* 2000; Leakey *et al.* 2002; Laekey *et al.* 2003). Las características de los rayos de sol dentro del bosque dependen de atributos tales como: la altura y flexibilidad del dosel, el tamaño de las hojas, el viento y la nubosidad (Pearcy 2007).

La distribución de las plantas a nivel espacial y temporal en el mosaico del bosque en respuesta a las diferentes estrategias para sobrevivir y desarrollarse (Pickett *et al.* 1987; Ribeiro *et al.* 2005) pueden ser separadas en dos grupos sucesionales basados en características de crecimiento y adaptación a la sombra: a) un grupo sucesional temprano (pioneras y especies secundarias tempranas que tienen alta demanda de luz) y b) un grupo sucesional tardío que es tolerante a la sombra (especies tolerantes tardías) (Bazzaz y Pickett 1980). En estudios realizados por Bazzaz y Pickett (1980) se encontró que el ambiente de luz donde se desarrollan las especies pioneras es altamente heterogéneo, y por tanto, se predijo que las especies pioneras podrían mostrar mayores niveles de plasticidad fotosintética. En contraste, Pearcy (1987) enfatizó que para alcanzar el dosel, las especies tolerantes a la sombra necesitaron para crecer una sucesión de claros y de doseles cerrados. El autor sugirió que las especies tolerantes a la sombra podrían realmente ser más plásticas que las pioneras. Aunque la hipótesis de grupos funcionales ha sido apoyada por estudios previos (Fetcher *et al.* 1987; Mulkey *et al.* 1992; Ellis *et al.* 2000), no existe un criterio conciso que establezca un consenso en relación al estatus sucesional de las especies y la dinámica del bosque.

Para la caracterización del ambiente de luz en los bosques existen técnicas que estiman con precisión las condiciones de luz. Las fotografías hemisféricas del dosel son una técnica óptica indirecta que ha sido ampliamente usada en estudios de estructura del dosel y de transmisión de luz en el bosque (Easter y Spies 1994; Englund *et al.* 2000; Frazer *et al.* 2001; Wagner 2001). Esta técnica permite estimar de forma integrada, las fracciones de luz solar directa e indirecta que llega al lugar donde se ha tomado la fotografía con respecto a la luz que llega a un lugar a cielo abierto en la misma latitud y período de tiempo (Zhang *et al.* 2005). Las fotografías son tomadas hacia el cielo desde el piso del bosque con un lente hemisférico, el cual produce una imagen circular que registra forma, tamaño y localización de los claros en

el dosel del bosque. Las cámaras digitales convierten estas imágenes hemisféricas en mapas de bits, las cuales son luego analizadas usando software de análisis de imágenes especializado. El procesamiento de la imagen involucra la transformación de la posición de los píxeles en la imagen en coordenadas angulares, la división de los píxeles en zonas de cielo y no-cielo y el cálculo de la distribución de áreas de resplandor. Estos datos son posteriormente combinados para producir estimaciones de la transmisión de luz, así como otras mediciones más directamente relacionadas con la estructura del dosel, tales como áreas abiertas en el dosel e índice de área foliar (Chazdon y Field 1987; Becker *et al.* 1989; Rich 1990; Canham 1988).

En este capítulo se analiza la distribución de brinzales en el sotobosque del Bosque Alto Denso (BAD) del BUSE, en sitios clasificados como áreas con perturbaciones naturales (claros) y áreas de bosque no perturbadas (BNP). Asumimos, que en la distribución de las especies en el sotobosque la luz juega un rol decisivo, por lo tanto, es necesario estudiar los extremos en la disponibilidad de luz. Al estudiar estas relaciones se plantean las siguientes preguntas:

- ¿Existe un gradiente de disponibilidad de luz en el sotobosque de la selva nublada, cuyos extremos se encuentran entre los centros de los claros y las zonas no perturbadas?
- ¿Las especies arbóreas en estado juvenil (brinzales) de la selva nublada muestran una distribución diferencial con respecto al ambiente de luz que llega al sotobosque?

Para dar respuesta a estas preguntas se consideraron los siguientes objetivos e hipótesis específicas.

1.1.2 Objetivos Específicos:

- Analizar la composición y distribución de los brinzales en el sotobosque de claros y en áreas de BNP del BUSE.
- Caracterizar el ambiente de luz del sotobosque del BUSE en áreas con diferente grado de perturbación (claros- BNP) a través de fotografías hemisféricas.
- Relacionar la composición, abundancia y distribución de los brinzales con el ambiente de luz en el sotobosque y analizar si existen patrones que permitan clasificar a las especies en grupos de acuerdo a su preferencia por diferentes ambientes de luz.

1.1.3 Hipótesis específica

En el BAD del BUSE los claros determinan la máxima variabilidad en el ambiente de luz del sotobosque, particularmente entre bosque no perturbado y el centro de los claros, y por lo tanto, se espera que el patrón de distribución de las especies arbóreas en su fase juvenil esté notoriamente definido por este factor. Las especies intolerantes a la sombra (ej. *Miconia meridensis*) serían más abundantes en áreas con mayor disponibilidad de luz directa (centro de claros), mientras que en las zonas BNP con flujos de fotones fotosintéticos muy bajos (2% del FFF alcanzado a cielo abierto; García *et al.* 1995), se espera que la composición de los árboles jóvenes esté conformado principalmente por especies tolerantes a la sombra (ej. *Aegiphila terniflora*). Se espera que las especies parcialmente tolerantes a la sombra (ej. *Beilschmiedia sulcata*) presenten una distribución independiente del gradiente de luz en el sotobosque.

1.2 MATERIALES y MÉTODOS

1.2.1 Determinación de la composición de brinzales en el sotobosque

1.2.1.1 Superficie

Para el estudio de la composición de la vegetación arbórea en etapa juvenil, se seleccionó un área con una superficie aproximada de 32 ha (800 m x 400 m) ubicada en el BAD del BUSE, cerca del refugio (N 956600; N956100; E234400; E235400). La zona cuenta con mapas detallados con curvas de nivel, pendiente, vegetación y vialidad (Rangel 2004).

1.2.1.2 Clases de tamaño de la vegetación arbórea

En este trabajo, los individuos en estado juvenil cuya altura es igual o mayor a 30 cm y menor de 150 cm, se denominaron “brinzales” según el criterio propuesto Sáenz *et al.* (1999). Por otra parte, se denominó “plántulas” a aquellos individuos menores de 30 cm de altura. Los individuos con altura mayor a 150 cm y diámetros a la altura de pecho (dap) menores a 9,9 cm se denominaron “latizales”; y “fustales” a los individuos con dap mayor a 10 cm.

1.2.1.3 Muestreo

Para la determinación de la composición de brinzales y su relación con el ambiente de luz se realizó primeramente un muestreo exploratorio para caracterizar el área en términos de porcentaje de cobertura del dosel e identificación de claros.

Debido a lo abrupto del terreno y la necesidad de abrir el mínimo número de caminos de acceso dentro del bosque, se decidió crear una malla de muestreo “virtual” sobre un mapa de

vegetación del área de estudio utilizando el software MapSetToolkit 1.40. La malla “virtual” consistió en trazar una línea o pica base cercana a uno de los caminos principales existentes en el bosque. A partir de esta pica se trazaron, cada 100 m, siete transectas de longitud variable entre 100 y 1000 m, dependiendo de los límites del BAD. La orientación de estas transectas se realizó tomando en cuenta la topografía del área, de manera tal que éstas cortaron perpendicularmente la dirección predominante de la pendiente. En cada transecta se ubicaron puntos cada 30 m. El mapa base, junto con la malla trazada fue transferido a la memoria de un GPS Garmin 60 CSX. De esta manera, para ubicar un punto cualquiera en el terreno, el método consistió en aproximarse lo más posible a dicho punto a través de los caminos existentes y abrir una pica de acceso para llegar al mismo. Dado que las transectas están trazadas siguiendo la dirección de mínima pendiente, entonces fue posible caminar con poca dificultad por trayectos sobre la pica y ubicar los puntos de medición. En general, en esta topografía abrupta sólo se puede recorrer trayectos cortos, debido zonas con pendientes muy fuertes que no pueden ser atravesadas a pie. Los puntos sobre las transectas con pendientes mayores a 20 %, los que estuvieran en el cauce de quebradas o sobre caminos o picas de acceso fueron descartados.

En los tramos accesibles de las transectas se marcaron puntos cada 30 metros, se registraron sus coordenadas y se marcaron con una baliza. En dichos puntos, se estimó la cobertura de la vegetación arbórea en cuanto a estructura del dosel (número de estratos, porcentaje de cobertura, altura), la altura del dosel circundante y la pendiente del terreno medida con un clisímetro. Cada punto levantado fue clasificado como (BNP) o claro de acuerdo a los siguientes criterios:

- 1) continuidad o interrupción de algún estrato del bosque (superior, intermedio e inferior);
- 2) presencia o ausencia de un árbol caído
- 3) porcentaje de cobertura del dosel (estimado con densiómetro de Lemmon)
- 4) especies indicadoras de claros (ej. *Chusquea* spp).

Se consideró como BNP aquellos puntos donde a) no había interrupciones notables en algún estrato del bosque; b) ausencia de árboles caídos o sus partes (ej. ramas grandes); c) cobertura del dosel estimada ≥ 90 %; y d) ausencia de *Chusquea* spp. El punto se consideró ubicado en bosque perturbado (Claros), cuando se observó: a) una interrupción abrupta del continuo de

alguno de los estratos del bosque; b) presencia de árbol caído (no se consideraron claros producidos por árboles muertos en pie o producidos por la caída de partes de un árbol); c) cobertura del dosel < 90% y d) presencia eventual de *Chusquea* spp.

Si un punto sobre la transecta era clasificado como claro, se procedió a establecer sus límites aproximados, midiendo el largo y ancho del mismo. Asimismo, se registró el número de estratos y el porcentaje de cobertura. La superficie del claro se estimó con la fórmula de una elipse. De acuerdo a estos criterios, cada claro se clasificó en una de las siguientes categorías:

Claros pequeños:

- Superficie entre 50 y 150 m²
- Discontinuidad en al menos uno de los estratos del bosque
- Cobertura de la vegetación en el centro del claro entre 80 y 90%

Claros medianos:

- Superficie entre 150 y 300 m²
- Discontinuidad en al menos uno de los estratos del bosque
- Cobertura de la vegetación en el centro del claro entre 60 y 79%

Claros grandes:

- Superficie mayor de 300 m²
- Discontinuidad en al menos uno los estratos del bosque
- Cobertura de la vegetación en el centro del claro < 60%

Los claros también se clasificaron según su edad como: recientes (≤ 10 años) y avanzados (≥ 10 años). Esta clasificación fue estimada a grandes rasgos con la ayuda de los baquianos, quienes identificaron la especie del árbol que dio origen al claro y su edad relativa dependiendo del estado de descomposición de las partes del árbol. Las plantas de *Chusquea* spp podían estar ausentes o presentes, sin embargo, para el momento de las evaluaciones la gran mayoría de los individuos se encontraron muertos. Esto se debe a que este género lo caracteriza la semelparidad, es decir, la planta muere una vez que ha florecido y fructificado lo cual ocurrió en el año previo a las mediciones.

A partir del recorrido exploratorio se establecieron 86 puntos que cumplieron con los criterios de clasificación antes mencionados. De ellos, 44 puntos correspondieron a de BNP y

42 a claros (Figura 1.1). Finalmente, la muestra definitiva se obtuvo seleccionando aleatoriamente 15 puntos en BNP y otros 15 puntos pertenecientes a claros (Figura 1.2). En los 15 puntos correspondientes a BNP se establecieron parcelas circulares de 200 m². Luego, cada parcela fue dividida en cuatro cuadrantes, en cada uno de los cuales se ubicaron dos subparcelas de 1 m de radio (3,14 m²), a 3 y 6 m de distancia del centro de la parcela, sobre una línea formando un ángulo de 45 grados con los lados de cada cuadrante, para un total de ocho subparcelas (equivalente a 25,04 m²) (Figura 1.3).

Para los 15 claros de la muestra definitiva, sus límites y tamaño fueron determinados siguiendo la metodología propuesta por Brokaw (1982) modificada por van Der Meer (van Der Meer y Bongers 1996), según la cual los límites de un claro están definidos por la presencia de individuos que alcanzan 20 m de altura (para cubrir el área de penumbra del claro o área de influencia sobre el bosque no perturbado). Asimismo, la longitud total del árbol caído fue medida y dividida en segmentos correspondientes a la copa, el fuste y la base del árbol; dichos segmentos se proyectaron hasta el borde del claro, quedando dividido en tres zonas: copa, fuste y base.

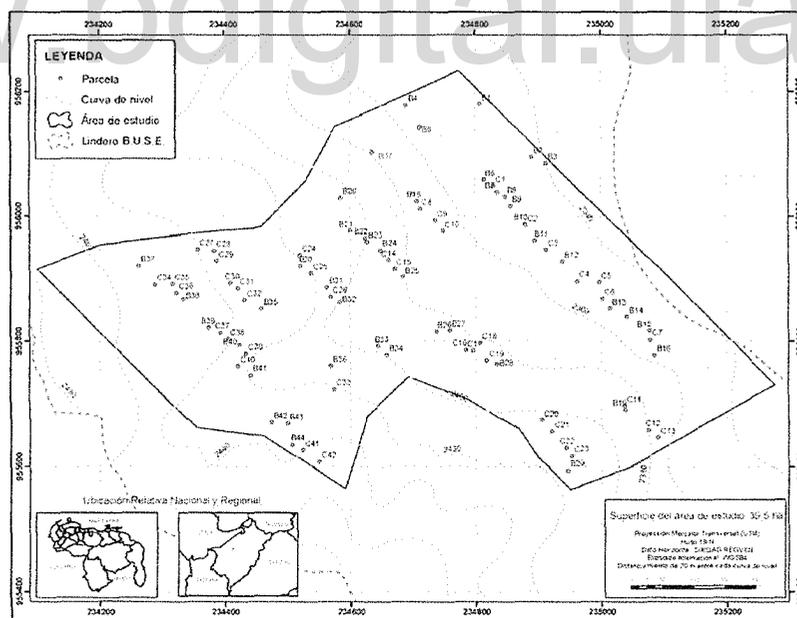


Figura 1.1 Ubicación de los puntos de muestreo exploratorio dentro del área de estudio.

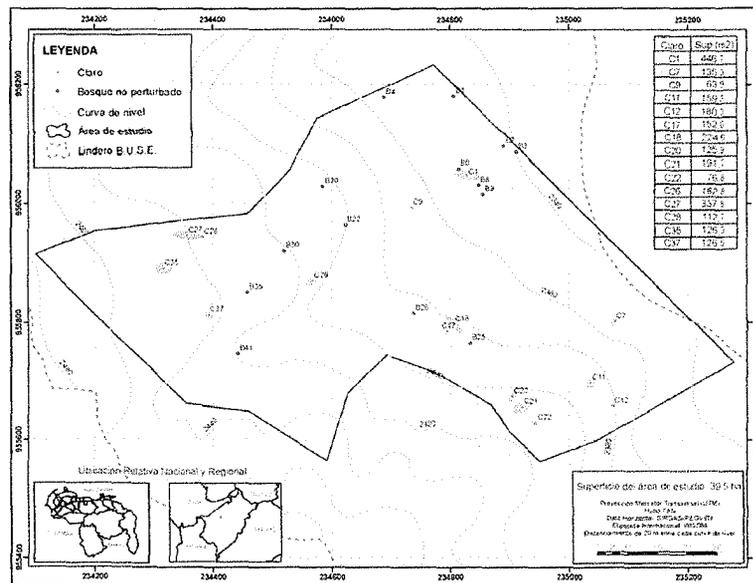


Figura 1.2 Ubicación de los sitios seleccionados para la muestra definitiva. Las elipses representan la superficie y orientación de los claros.

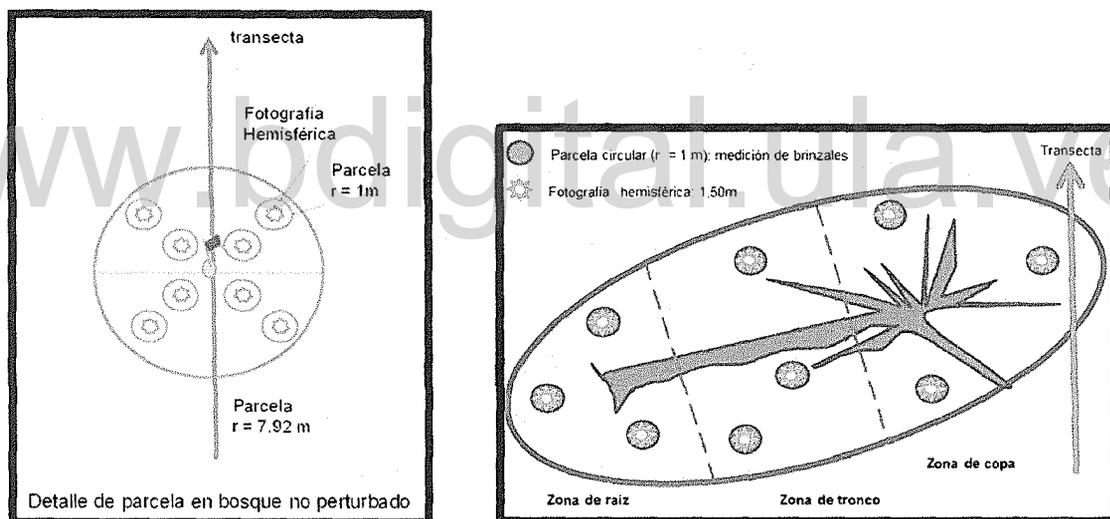


Figura 1.3 Disposición de las subparcelas en bosque no perturbado (BNP) y en claros.

El área del claro y de cada zona del mismo se delimitó mediante cuerdas fijadas a balizas colocadas en los bordes del claro y a lo largo del eje del árbol caído. Las longitudes de las cuerdas permitieron calcular con mayor precisión la forma y superficie de los claros. Utilizando el eje mayor del claro representado por la dirección de la caída del árbol y los límites de cada zona, se establecieron aleatoriamente subparcelas de 1 m de radio desde dicho eje hacia los bordes del claro. El número de subparcelas establecidas en cada claro dependió al

tamaño de los mismos, siendo el mínimo de cinco parcelas para el más pequeño y diecinueve para el más grande (Figura 1.3). Al inicio de la época seca (Diciembre-Enero de 2010), en las subparcelas de 1 m de radio se contaron e identificaron todas las plántulas y brinzales de especies arbóreas y se midió su altura total. En las parcelas circulares de BNP (200 m²) y en el área total de los claros se contaron e identificaron todos los individuos arbóreos mayores de 1,50 m de altura. Se registró la altura de árboles menores de 10 cm de diámetro a la altura de pecho (dap). A los árboles con dap \geq 10 cm se les midió su dap y altura total. En total se evaluaron 120 subparcelas en BNP y 168 en claros; el número de parcelas por claro varió de acuerdo al tamaño del mismo. El tamaño de los claros varió entre 50 y 600 m², con pendientes entre 10 y 63%.

Una vez realizada la selección definitiva de los 15 claros, éstos fueron clasificados por su antigüedad relativa: seis como “claro reciente” (< 10 años) y nueve como “claro antiguo” (>10 años). Además, según su tamaño, seis se clasificaron como: “claro pequeño” (50-130 m²), cuatro como “claro mediano” (131-170 m²) y cinco como “claro grande” (171-400 m²). Finalmente, en cada claro se clasificaron las subparcelas entre borde y centro de los claros. Se consideró como centro del claro una superficie equivalente al 30 % central de la superficie del mismo. El 70 % restante se consideró como borde o área de penumbra.

1.2.2 Medición del ambiente de luz en el sotobosque:

1.2.2.1 Fotografías hemisféricas

Para estimar el ambiente de luz y la estructura del dosel en las áreas de BNP y en los claros y sus zonas de influencia, se utilizaron fotografías hemisféricas tomadas en el centro de cada subparcela de 1m de radio. Se usó una lente hemisférica “Fisheye Converter” Nikon FC-E8, la cual tiene un campo óptico de 183° y, una cámara digital Nikon COOLPIX P5000 de 10 megapíxeles. La cámara con el lente incorporado fue montada en un trípode y se niveló para mantener el equipo en forma completamente horizontal. Las fotografías se tomaron a 1,5 m de altura sobre el nivel del suelo bajo condiciones de cielo cubierto siguiendo el protocolo propuesto por Zhang *et al.* (2005), basado en la determinación correcta del grado de exposición a la luz (control de la apertura del lente y velocidad de obturación, en comparación con la exposición automática), optimizando así las estimaciones de variables de luz. Diversas pruebas de campo a cielo abierto, pero con cobertura uniforme de nubes, permitieron estimar

valores apropiados de apertura del lente de f5.3 a f5.4 y velocidades de obturación de 1/125 a 1/250. En cada punto se tomaron tres fotografías: una en modo automático y las otras dos usando las velocidades de obturación mencionadas. La apertura se mantuvo siempre en f5.3 a f5.4 y el ISO se fijó en 200. Las fotografías hemisféricas fueron tomadas en la época lluviosa (mayo-junio) y en la época seca (diciembre-enero), tanto para las áreas BNP como para los claros con el fin de contrastar las dos épocas del año.

Para procesar las fotografías se utilizó el software Gap Light Analyzer (GLA) v. 2.0 (Frazer y Canham 1999), que posee aplicaciones para importar, desplegar y analizar fotografías hemisféricas digitales del dosel, generando un registro de simulaciones del régimen de radiación solar y características de la vegetación tal como el índice de área foliar existente en un área para una estación de crecimiento dado. Previo al procesamiento de las imágenes, se corrigió la distorsión del lente utilizando el procedimiento propuesto por Frazer y Fournier (2001), basado en un polinomio de tercer orden:

$$Y = 6,6380X - 0,0025X^2 - 2,4014E - 0,5X^3; 0^\circ \leq X \leq 90^\circ$$

donde: Y es la posición radial de un punto proyectado medido en píxeles desde el centro óptico de una imagen digital con resolución completa (1600 x 1200 píxeles) y X es la distancia angular.

Un aspecto difícil en el procesamiento de las imágenes es la determinación final del número de píxeles blancos y negros en la fotografía, lo cual puede tener considerable influencia en la correcta determinación del área de cielo abierto y de área cubierta de vegetación. Debido a la elevada cantidad de fotografías a procesar y lo engorroso de realizar este procedimiento de forma manual, las imágenes fueron convertidas a blanco y negro mediante el software SIDELOOK (Nobis y Hunziker 2005) que permitió obtener de manera optimizada y automatizada los umbrales correspondientes a cielo abierto y a vegetación.

Para cada fotografía, se estimaron variables relacionadas con el ambiente lumínico y la estructura de la vegetación para los periodos considerados. El GLA requiere como inputs la latitud, longitud, estación de crecimiento, altitud y la pendiente del sitio para estimar los parámetros relativos a la luz y para ello calcula la posición del sol durante las horas del día y durante los días del año y el efecto de la pendiente en la cantidad de luz teórica que alcanzaría una unidad de superficie a 1,5 m del suelo. Para describir la intensidad de la luz difusa se utilizó el modelo de cielo uniformemente cubierto (Hutchison *et al.* 1980). Las proporciones de

radiación directa y difusa sobre el cielo nublado fueron determinadas según lo indicado por (Frazer y Canham 1999). El índice de nubosidad fue estimado en 0,57 de acuerdo a los valores de radiación global promedio obtenidos para el BUSE (García-Núñez, 1992).

Se seleccionaron las variables a) índice de área foliar (IAF), definida como el valor de IAF integrados sobre el ángulo cenital entre 0 y 60°; b) porcentaje de dosel abierto (%DA) definido como el porcentaje de cielo que puede ser visto desde debajo del dosel; c) porcentaje transmitido de luz directa (%TDIR) es la proporción de luz directa que es transmitida través del dosel a un punto en el sotobosque con respecto a la radiación directa que se recibe por encima del dosel; d) porcentaje transmitido de luz difusa (%TDIF) es la proporción de luz difusa que es transmitida través del dosel a un punto en el sotobosque con respecto a la radiación difusa que se recibe por encima del dosel; e) duración promedio en minutos de los rayos de sol definida como los minutos de luz directa que potencialmente podrían llegar a un punto en el sotobosque en el curso de un día promedio para el periodo considerado; y f) frecuencia de los rayos de sol referida al número de rayos de sol de una duración específica (minutos) que potencialmente podría experimentar un punto en el sotobosque entre el comienzo y el final del periodo de tiempo considerado (Frazer y Canham 1999). Asimismo, a partir de las variables de luz obtenidas se determinó el Índice de Luz (Gap Light Index) definido por Canham(1988) como:

$$ILuz = ((Tdifusa \times Pdifusa) + (Tdirecta \times Pdirecta)) \times 100$$

donde: Pdifusa y Pdirecta son las proporciones de radiación total difusa y directa recibidas por encima del dosel; Tdifusa y Tdirecta son las proporciones de radiación directa y difusa, transmitidas a través de una abertura en el dosel hasta un punto en el sotobosque. EL ILuz presenta valores entre 0 y 100, donde teóricamente si $ILuz = 0$, entonces no llega luz al sotobosque y 100 representa un sitio completamente abierto (Hardy et al. 2004). Este índice especifica la contribución de una abertura dada en el dosel al régimen de luz incidente en un punto dado del sotobosque.

Para contrastar la hipótesis de no diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los valores de las variables de luz en la época seca y la época lluviosa, se aplicó una prueba *t* para medias pareadas (Ott 1993). Asimismo, se aplicó una prueba *t* de diferencia de medias asumiendo varianzas heterogéneas para claros versus bosque no perturbado y una prueba *F* (análisis de

varianza de una vía) para comparaciones entre más de dos categorías (ej. claros grandes, medianos y pequeños).

1.2.2.2 Procesamiento de los datos

Se calculó la abundancia y frecuencia para cada especie por categoría de tamaño. Para los latizales y fustales fue posible determinar valores de abundancia, frecuencia, diámetro promedio, área basal y altura promedio para cada especie. Esta información se usó para obtener una descripción de la composición y estructura de la vegetación en el BAD, a nivel tanto del bosque como un todo, como a nivel de claros y bosque no perturbado. Para obtener una referencia de la estructura horizontal del bosque se calculó el índice de valor de importancia (IVI) (Curtis y McIntosh 1951), ya que es un indicador fitosociológico de cada especie en la comunidad. Este se calculó a través de los parámetros de abundancia, frecuencia y dominancia relativas con la siguiente fórmula:

$$IVI = Abun\% + Frec\% + Dom\%$$

donde: IVI= índice de valor de importancia; Abun%= abundancia relativa; Frec%= Frecuencia relativa; Dom%= dominancia (área basal) relativa.

También se calculó el índice de valor de importancia ampliado (IVIA) (Finol 1971), para incorporar información de la regeneración y posición sociológica al IVI y así obtener referencia de la contribución fitosociológica de cada especie en la estructura horizontal y vertical de la comunidad. Este se calculó a través de la fórmula:

$$IVIA = IVI + PSR + RNR$$

donde: PSR = posición sociológica relativa (%) y RNR = Regeneración natural relativa (%).

La posición sociológica relativa para una especie dada (j) se define como

$$PSR_j = \frac{\sum_{i=1}^3 AR\%E_i}{3}$$

donde: $AR\%E_i$ = abundancia relativa de la especie j en el estrato i con respecto la abundancia de todas las especies en ese estrato. Los estratos se definieron en función de su altura (h), donde: estrato inferior ($i = 1$) con $h \leq 7$ m; estrato medio ($i = 2$) con h entre 7,1 y 14 m; y estrato superior ($i = 3$) con $h > 14,1$ m.

La regeneración natural relativa (RNR) para una especie dada se define como:

$$RNR = \frac{ABR + FR + CTR}{3}$$

donde: ABR= la abundancia relativa (%); FR = frecuencia relativa(%); CTR = categoría de tamaño relativa (%)

1.2.2.3 Distribución de los brinzales en el gradiente de luz

Si los brinzales de una especie se distribuyen de acuerdo a un patrón dependiente del gradiente lumínico, entonces sería de esperar que la distribución de los brinzales estuviera relacionada con el ambiente lumínico existente en cada sitio evaluado. En caso de no estarlo, la especie se distribuiría independientemente del ambiente de luz.

Una forma sencilla de estimar indirectamente la disponibilidad de luz en el sotobosque es mediante el porcentaje de apertura del dosel (%DA). Esta variable se utilizó para determinar si la distribución de cada especie a lo largo del gradiente de luz es o no aleatoria. Para ello se comparó la distribución de los brinzales con la distribución acumulativa empírica del %DA. Un test de no aleatorización de Kolmogorov-Smirnov (Lusk *et al.* 2006) permitió determinar la bondad de ajuste para cada una de las 20 especies más abundantes en relación al porcentaje de apertura del dosel. Si el p-valor obtenido para una especie es mayor a un nivel alpha de 0,05; entonces se puede considerar que la especie se distribuye aleatoriamente con respecto a la variable considerada.

En muchos bosques, la distribución de frecuencias de ambientes de luz está altamente sesgada hacia sitios con aperturas de dosel menor al 5% (Montgomery y Chazdon 2002; Lusk *et al.* 2006). Esto implica que en la mayor parte de la superficie del bosque, la apertura del dosel es muy baja, existiendo, por tanto, gran cantidad de espacio potencialmente apropiado para el establecimiento de especies tolerantes a la sombra y pocas áreas para el establecimiento de especies no tolerantes. Por tanto, diferencias relativamente pequeñas en los requerimientos de luz en diferentes especies podría ser suficiente para permitir la coexistencia de poblaciones de varias especies, y por lo tanto, impedir exclusión por competencia. Entonces, si se grafica la abundancia de cada especie en el bosque de acuerdo al gradiente de luz, se obtendría una representación sesgada, ya que los valores muy bajos de abundancia hacia las zonas más altas del gradiente de luz estarían afectadas por la pequeña superficie existente de estos sitios. Por tanto, para relacionar la distribución de especies a lo largo del

gradiente de luz tomando en cuenta este problema, se debe ordenar las parcelas en orden creciente del gradiente de luz y representarla en una escala porcentual, de esta manera, intervalos iguales en la escala transformada del gradiente de luz, representan áreas iguales de disponibilidad de micrositos.

Se ordenaron las parcelas según el porcentaje de apertura del dosel y se relacionaron con la distribución acumulada en porcentaje de la abundancia de las diferentes especies. Luego, se calculó la mediana y el rango intercuartílico (25-75%) de la distribución de cada especie sobre este gradiente. El rango intercuartílico fue escogido porque es un indicador robusto de la distribución de especies en el gradiente transformado. Este parámetro distinguió mejor entre las especies que los rangos completos (mínimo y máximo), el cual cubría la mayor parte del gradiente para muchos taxa (Lusk *et al.* 2006).

1.2.2.4 Análisis multivariado

Se prepararon matrices de vegetación y matrices de variables ambientales. La matriz de vegetación se realizó con dos entradas (abundancia de especies y parcelas). La segunda matriz también de dos entradas (parcelas y variables ambientales). Las variables ambientales fueron las variables de luz obtenidas del análisis de las fotografías hemisféricas (porcentaje de dosel abierto, índice de área foliar, porcentaje de luz directa, porcentaje de luz difusa), los análisis de vegetación se realizaron usando el PC-ORD v 5.0 (McCune y Mefford 1999) con el propósito de explorar la asociación de la vegetación con los sitios muestreados. Primero se utilizó el Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL), que es un método de ordenación indirecto basado en promedios ponderados y sin restricción (unconstrained). El ACL asume que la distribución de especies a lo largo del gradiente ambiental es unimodal. Este método produce un gráfico biplot que representa especies y sitios mediante puntos. Los ejes de ordenación corresponden a las direcciones de mayor variabilidad dentro del conjunto de datos. Estos ejes se correlacionaron con las variables ambientales.

Se usó el análisis de especies indicadoras de dos vías (TWINSPAN) para definir grupos de ensamblajes de especies, utilizando cinco niveles de corte de pseudoespecies y cinco como tamaño mínimo de grupo. Luego, se probó la significancia de diferencias entre los grupos obtenidos con TWINSPAN con el procedimiento de permutación multirespuesta (MRPP). El MRPP es un método no paramétrico para examinar las diferencias en la estructura del ensamblaje entre grupos definidos a priori. Se usó la distancia euclidiana al cuadrado de

los datos de abundancia como medida de distancia en MRPP. Se examinó la hipótesis nula de no diferencias entre los grupos TWINSpan con un procedimiento de aleatorización de Monte Carlo con 1000 permutaciones. Luego, se usó el método del valor indicador (INDVAL) (Dufrene y Legendre 1997) para identificar las especies que discriminan entre los grupos TWINSpan. El valor indicador de una especie varía de 0 a 100, y obtiene su máximo valor cuando todos los individuos de una especie ocurren en todos los sitios de un grupo. El método selecciona especies indicadoras basadas tanto en alta especificidad como en alta fidelidad a un grupo específico. El INDVAL se considera superior a métodos más tradicionales para identificar especies indicadoras (e.j. TWINSpan), tanto sobre bases estadísticas como prácticas (Legendre y Legendre 1998). Por ejemplo, es robusto a la presencia de diferencias de tamaños de muestras dentro de los grupos y abundancias entre especies. La significancia del valor indicador de cada especie fue evaluada por un proceso de aleatorización de Monte Carlo con 1000 permutaciones. Los análisis TWINSpan, MRPP e INDVAL fueron realizados con PC-ORD v 5.0 (McCune y Mefford 1999).

1.3 RESULTADOS

1.3.1 Composición y estructura de la vegetación arbórea

A continuación se presentan los resultados de los levantamientos estructurales para todo el bosque, para las zonas de BNP y para las áreas de claros respectivamente. Se encontraron 51 especies arbóreas, de las cuales 36 resultaron las más abundantes, y de éstas, cinco representan aproximadamente el 40 % del IVIA: *Myrcia fallax*, *Retrophyllum rospigliosii*, *Myrcia acuminata*, *Cyathea* spp y *Miconia meridensis*. En el caso del IVI y la posición sociológica relativa (PSR%) existe una marcada predominancia de *M. fallax*, seguida por *R. rospigliosii* y *M. acuminata*. Al observar la regeneración natural relativa, las especies con mayores valores son: *Aegiphila terniflora* (12,20%), *Retrophyllum rospigliosii* (10,57%), *Psicotria* spp (7,52%), *Myrcia acuminata* (7,28%), *Myrcia fallax* (6,83%), *Eugenia* spp (4,52%) y *Miconia meridensis* (4,26%) (Tabla 1.1). En el bosque no perturbado se encontraron 32 de las 36 especies más abundantes en el bosque, las seis especies con mayor IVIA (Tabla 1.2) son *Myrcia fallax* (17,07 %), *Hyeronima oblonga*, *Eugenia* sp, *Myrcia acuminata* y *Oreopanax capitatus*; mientras que para la regeneración natural relativa las especies más importantes son: *Psicotria* spp (9,41%), *Myrcia acuminata* (7,10%), *Retrophyllum rospigliosii* (7,01%), *Myrcia fallax* (6,24%), *Eugenia* sp (5,08%), *Prunus moritziana* (4,20%).

Tabla 1.1. Levantamiento estructural del BAD (n =30). IVI: índice de valor de importancia en porcentaje; PSR: posición sociológica relativa en porcentaje; RNR: regeneración natural relativa en porcentaje; IVIA: índice de importancia ampliado en porcentaje. BUSE, Mérida, Venezuela. Los valores están en porcentaje.

Especie	IVI	PSR	RNR	IVIA
<i>Myrcia fallax</i>	14,22	14,38	6,83	12,87
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	7,99	8,26	10,57	8,72
<i>Myrcia acuminata</i>	7,23	7,65	7,28	7,58
<i>Cyathea spp</i>	0,25	0,49	3,23	5,18
<i>Miconia meridensis</i>	5,37	5,32	4,26	5,11
<i>Eugenia sp</i>	4,72	5,11	4,52	4,99
<i>Ruagea pubescens</i>	6,21	5,68	1,98	4,94
<i>Hyeronima oblonga</i>	6,23	5,40	1,58	4,63
<i>Oreopanax capitatus</i>	5,87	5,14	1,99	4,51
<i>Aegiphila terniflora</i>	0,59	2,36	12,20	4,33
<i>Casearia tachirensis</i>	4,18	3,96	3,55	3,88
<i>Billia colombiana</i>	4,71	4,09	1,25	3,52
<i>Clusia multiflora</i>	4,96	4,23	0,68	3,52
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	4,41	3,86	0,78	3,24
<i>Beilshmedia sulcata</i>	3,08	2,84	1,69	2,61
<i>Psicotria spp</i>	0,16	1,37	7,52	2,60
<i>Ardisia sp</i>	2,40	2,34	3,15	2,50
<i>Ocotea macropoda</i>	2,05	2,15	2,40	2,20
<i>Prunus moritziana</i>	1,00	1,54	3,76	1,98
<i>Aiouea guianensis</i>	1,10	1,31	2,90	1,63
<i>Alchornea triplinervia</i>	2,11	1,81	0,50	1,55
<i>Myrcianthes karsteniana</i>	0,76	0,96	3,15	1,39
Otras especies (27)	9,01	8,55	13,96	9,63
Total	100	100	100	100

Tabla 1.2. Levantamiento estructural del BAD en bosque no perturbado (n = 15 parcelas, área = 200 m²). IVI: índice de valor de importancia en porcentaje; PSR: posición sociológica relativa en porcentaje; RNR: regeneración natural relativa en porcentaje; IVIA: índice de importancia ampliado en porcentaje. BUSE, Mérida, Venezuela. Los valores están en porcentaje.

Especie	IVI	PSR	RNR	IVIA
<i>Myrcia fallax</i>	20,47	17,74	6,24	17,07
<i>Hyeronima oblonga</i>	9,87	3,83	1,76	7,04
<i>Eugenia</i> sp	6,26	8,49	5,08	6,47
<i>Myrcia acuminata</i>	5,06	7,28	7,10	5,91
<i>Oreopanax capitatus</i>	7,52	3,74	2,51	5,76
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	4,70	5,79	7,01	5,38
<i>Clusia multiflora</i>	6,58	2,84	0,70	4,66
<i>Aegiphila terniflora</i>	1,11	8,11	10,71	4,43
<i>Billia colombiana</i>	5,28	2,58	1,68	4,02
<i>Miconia meridensis</i>	3,91	4,10	3,44	3,86
<i>Ruagea pubescens</i>	4,52	3,02	2,10	3,73
<i>Psicotria</i> spp	0,00	7,03	9,41	3,29
<i>Geissanthus fragans</i>	2,82	2,25	2,86	2,71
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	3,56	1,47	0,84	2,60
<i>Alchornea triplinervia</i>	3,01	1,46	0,54	2,21
<i>Aiouea guianensis</i>	1,73	2,31	3,18	2,13
<i>Beilshmedia sulcata</i>	2,07	1,43	1,90	1,91
<i>Prunus moritziana</i>	0,38	2,94	4,20	1,65
<i>Laplacea fruticosa</i>	2,41	0,74	0,28	1,65
<i>Casearia tachirensis</i>	0,72	1,92	3,97	1,61
<i>Cyathea</i> spp	0,50	1,92	4,21	1,52
<i>Myrcianthes karsteniana</i>	0,83	1,46	3,35	1,46
<i>Ocotea macropoda</i>	0,56	2,07	2,38	1,22
Otras especies (20)	6,15	5,48	14,57	7,70
Total	100	100	100	100

Para los claros se encontraron 34 especies de las 36 más abundantes. El IVIA de los claros muestra en primer lugar a *Retrophyllum rospigliosii* seguido de *Myrcia acuminata*, *Myrcia fallax*, *Casearia tachirensis*, *Miconia meridensis* y *Ruagea pubescens* y para la regeneración natural relativa a *Retrophyllum rospigliosii* (13,81%), *Aegiphila terniflora* (10,17%), *Myrcia acuminata* (6,72%), *Myrcia fallax* (6,07%), *Psicotria* spp (5,26%) y *Miconia meridensis* (4,62%) (Tabla 1.3).

Los resultados anteriores indican que existen muy pocas diferencias en la estructura y composición del bosque al comparar claros y bosques no perturbados, en todos los casos hay una marcada predominancia de *M. fallax*, *R. rospigliosii*, *M. acuminata*, *M. meridensis* y *Eugenia* sp. Por su parte, *M. fallax*, que es la especie más importante en términos de IVIA, presenta marcadas diferencias entre BNP y claros, siendo mucho menos importante en los claros. En cambio, *R. rospigliosii*, la segunda especie más importante del bosque, posee el mayor IVIA en los claros y su importancia es considerablemente menor en el BNP.

La segunda especie más importante en el BNP es *H. oblonga* y prácticamente no tiene importancia en las zonas de claro. En cuanto a la regeneración natural, *A. terniflora* se destaca considerablemente en todos los sitios, sin embargo, tiene una importancia modesta a nivel de IVIA. Esto podría indicar que esta especie, aunque muy abundante en los estratos medio y bajo, rara vez alcanza el estrato superior.

1.3.2. Estructura del dosel y ambiente de luz en el sotobosque.

1.3.2.1. Comparación entre el periodo lluvioso y el periodo seco.

La prueba *t* mostró resultados estadísticamente significativos para todas las variables de estructura del dosel y ambiente de luz al hacer la comparación entre bosque no perturbado y claros ($p < 0,001$). Estos resultados muestran valores considerablemente mayores de IAF para el bosque no perturbado, mientras que las demás variables (ej. porcentaje de dosel abierto) fueron mucho menores que para los claros (Tabla 1.4). Las pruebas t-pareadas entre la época seca y la época lluviosa mostraron que para el periodo seco en el BNP, el índice de área foliar fue significativamente menor que en el periodo lluvioso ($p < 0,05$), mientras que el %TDIR, duración y frecuencia de los rayos de sol fue significativamente mayor. En los claros se encontró diferencias estadísticamente significativas para %TDIR, %TDIF y frecuencia de rayos de sol, obteniéndose valores mayores en el periodo seco. El índice de luz (ILuz)

Tabla 1.3. Levantamiento estructural del BAD en claros (n = 15 claros de superficie variable). IVI: índice de valor de importancia en porcentaje; PSR: posición sociológica relativa en porcentaje; RNR: regeneración natural relativa en porcentaje; IVIA: índice de importancia ampliado en porcentaje. BUSE, Mérida, Venezuela. Los valores están en porcentaje.

Especie	IVI	PSR	RNR	IVIA
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	11,31	12,23	13,81	11,99
<i>Myrcia acuminata</i>	8,98	11,21	6,72	8,97
<i>Myrcia fallax</i>	7,72	11,15	6,07	8,08
<i>Casearia tachirensis</i>	7,68	5,78	3,15	6,39
<i>Miconia meridensis</i>	6,84	6,09	4,62	6,25
<i>Ruagea pubescens</i>	7,74	5,59	2,34	6,23
<i>Beilshmedia sulcata</i>	5,26	2,94	1,73	4,09
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	5,24	2,93	0,96	3,92
<i>Aegiphila terniflora</i>	0,86	6,64	10,17	3,88
<i>Ocotea macropoda</i>	3,55	2,51	2,79	3,19
<i>Eugenia spp</i>	3,02	3,38	3,36	3,16
<i>Oreopanax capitatus</i>	3,71	1,94	1,91	3,00
<i>Billia colombiana</i>	3,49	1,66	1,25	2,67
<i>Clusia multiflora</i>	3,33	1,28	0,94	2,45
<i>Prunus moritziana</i>	1,66	3,45	3,28	2,34
<i>Hyeronima oblonga</i>	2,60	2,02	1,77	2,32
<i>Geissanthus fragans</i>	2,02	1,85	3,44	2,27
<i>Styloceras kunthiamum</i>	2,96	0,32	0,31	1,90
<i>Viburnum tinoides</i>	2,42	0,91	0,97	1,83
<i>Psicotria spp</i>	0,33	2,46	5,26	1,74
<i>Myrcianthes karsteniana</i>	0,68	1,95	3,14	1,43
<i>Aiouea guianensis</i>	0,48	1,62	2,93	1,20
<i>Ficus velutina</i>	1,84	0,32	0,13	1,20
<i>Alchornea triplinervia</i>	1,24	0,33	0,68	0,95
Otras especies (22)	5,04	9,45	18,27	8,57
Total	100	100	100	100

Tabla 1.4. Estimaciones de las variables de la estructura del dosel y de luz para el periodo lluvioso y el periodo seco obtenidas mediante fotografías hemisféricas. Para cada periodo $n = 288$ con 120 subparcelas correspondientes a BNP y 168 correspondientes subparcelas de claros. Números en paréntesis son las desviaciones estándar. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas para la misma variable entre el periodo seco y el periodo húmedo ($p < 0,05$). Todas las variables presentaron diferencias significativas ($p < 0,001$) al comparar claros versus BNP, independientemente de la época. BUSE, Mérida, Venezuela.

Periodo	Bosque no perturbado		Claros	
	Seco	Lluvioso	Seco	Lluvioso
VARIABLES				
IAF	5,59 (0,91) ^a	5,74 (1,05) ^b	4,40 (1,05) ^a	4,49 (1,28) ^a
% DA	1,54 (1,00) ^a	1,50 (1,00) ^a	4,03 (2,70) ^a	3,92 (2,52) ^a
% TDIR	3,11 (2,20) ^a	2,80 (2,42) ^b	7,61 (6,58) ^a	6,54 (4,81) ^b
% TDIF	2,46 (1,54) ^a	2,43 (1,63) ^a	6,56 (4,50) ^a	6,27 (3,91) ^b
Duración rayos sol (min)	15,67 (10,73) ^a	13,96 (9,75) ^b	34,95 (38,52) ^a	34,42 (33,15) ^a
Frecuencia rayos sol	12,31 (7,40) ^a	4,88 (2,66) ^b	21,72 (16,74) ^a	8,23 (6,65) ^b
ILuz	3,31 (0,18) ^a	2,54 (0,15) ^b	8,10 (0,40) ^a	6,60 (0,35) ^b

IAF: índice de área foliar; %DA: porcentaje de dosel abierto; %TDIR: porcentaje transmitido de luz directa al sotobosque; %TDIF: porcentaje transmitido de luz difusa al sotobosque; Duración rayos sol (min): duración promedio en minutos de los rayos de sol; Frecuencia rayos sol: número de rayos de sol de una duración específica (minutos) que potencialmente podría experimentar un punto en el sotobosque; ILuz: índice de Luz

presentó valores bajos tanto para BNP como para claros, siendo más bajos para BNP particularmente en el periodo lluvioso.

1.3.2.2. Comparación entre claros según antigüedad y tamaño

Cuando los claros se agruparon según su antigüedad relativa se encontró diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) en todas las variables evaluadas. Se encontró según el ILuz que los claros recientes están más iluminados que los antiguos (Tabla 1.5). Cuando se consideró la clasificación por tamaño para el IAF hubo diferencias estadísticamente significativas, siendo el IAF de los claros grandes y medianos significativamente mayor que en los claros pequeños (Prueba de Tukey). Para el resto de las variables hubo diferencias estadísticamente significativas entre los claros medianos con respecto a los grandes y pequeños (Tabla 1.6).

Tabla 1.5. Estimaciones de las variables de la estructura del dosel y de luz obtenidas mediante fotografías hemisféricas en subparcelas para los claros clasificados como antiguos (n=94) y recientes (n=74) según su antigüedad relativa. Números en paréntesis son las desviaciones estándar. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas para la misma variable ($p < 0,05$). BUSE, Mérida, Venezuela.

Variables	Antigüedad relativa del claro	
	Antiguo	Reciente
IAF	4,66 (0,10) ^a	4,04 (0,20) ^b
% DA	3,40 (0,27) ^a	4,89 (0,31) ^b
% TDIR	6,36 (0,66) ^a	9,37 (0,76) ^b
% TDIF	5,53 (0,45) ^a	7,97 (0,41) ^b
Duración rayos sol (min)	29,77 (2,89) ^a	42,21(3,30) ^b
Frecuencia rayos sol	19,29 (1,71) ^a	25,06 (1,96) ^b
ILuz	6,77 (0,46) ^a	9,78 (0,65) ^b

IAF: índice de área foliar; %DA: porcentaje de dosel abierto; %TDIR: porcentaje transmitido de luz directa al sotobosque; %TDIF: porcentaje transmitido de luz difusa al sotobosque; Duración rayos sol (min): duración promedio en minutos de los rayos de sol; Frecuencia rayos sol: número de rayos de sol de una duración específica (minutos) que potencialmente podría experimentar un punto en el sotobosque; ILuz: índice de Luz

Tabla 1.6. Estimaciones de las variables de la estructura del dosel y de luz obtenida mediante fotografías hemisféricas en subparcelas para los claros clasificados como grandes (n=69), medianos (n=52) y pequeños (n=47) según categorías de tamaño. Números en paréntesis son las desviaciones estándar. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas para la misma variable ($p < 0,05$). BUSE, Mérida, Venezuela.

Variables	Grande	Mediano	Pequeño
IAF	4,53 (0,15) ^a	4,74 (0,14) ^a	4,06 (0,2) ^a
% DA	4,31 (0,38) ^a	2,72 (0,36) ^b	4,86 (0,31) ^a
% TDIR	8,23 (0,94) ^a	5,03 (0,89) ^b	9,24 (0,77) ^a
% TDIF	7,18 (0,63) ^a	4,30 (0,60) ^b	7,88 (0,51) ^a
Duración rayos sol (min)	37,67 (4,06) ^a	23,18 (3,86) ^b	42,36 (3,32) ^a
Frecuencia rayos sol	24,24 (2,38) ^a	14,35 (2,26) ^b	25,62 (1,94) ^a
ILuz	7,59 (0,54) ^a	5,67 (0,37) ^b	9,97 (0,88) ^a

IAF: índice de área foliar; %DA: porcentaje de dosel abierto; %TDIR: porcentaje transmitido de luz directa al sotobosque; %TDIF: porcentaje transmitido de luz difusa al sotobosque; Duración rayos sol (min): duración promedio en minutos de los rayos de sol; Frecuencia rayos sol: número de rayos de sol de una duración específica (minutos) que potencialmente podría experimentar un punto en el sotobosque; ILuz: índice de Luz

Al considerar los claros en tres zonas: base, fuste y copa no se encontraron diferencias estadísticamente significativas así como tampoco entre borde y centro de los claros (Tablas 1.7 y 1.8).

1.3.3 Distribución de los brinzales en relación al ambiente de luz.

El porcentaje de dosel abierto (%DA) indica que más del 75 % de los parcelas presentaron un %DA menor al 4,5 %, siendo que la mitad de los sitios tuvieron un %DA menor a 2,2 % llegando hasta niveles tan bajos como el 0,8% y el máximo fue del 12,6 %.

La prueba de Kolmogorov-Smirnov ($n = 1975$ individuos) indicó que de las 23 especies más abundantes, sólo seis se distribuyeron independientemente del ambiente de luz ($p > 0,05$): *Myrcianthes karsteniana*, *Nectandra laurel*, *Myrcia fallax*, *Aegiphila terniflora*, *Roupala obovata* y *Psicotria* spp (Tabla 1.9). Las restantes presentan distribuciones claramente no aleatorias con p-valores muy inferiores a 0,05. Esto sugiere, que la distribución de brinzales de la mayoría de las especies de este bosque está influenciada por la luz.

Para el rango intercuartílico (25-75%) se consideraron 20 de las especies más importantes en términos de abundancia de brinzales, observándose que prácticamente todas las especies concentraron sus individuos en %DA menor al 6,6 % (Figura 1.4). El rango intercuartílico de la distribución de brinzales combinando todas las especies (denominado como “bosque”) abarcó un rango de %DA entre 1,3 y 4,2 % aproximadamente. Al considerar los rangos intercuartílicos de las especies individuales (presentes en al menos 10 subparcelas) se observa que la máxima abundancia de la mayoría se encuentra dentro del rango intercuartílico de %DA para el bosque. Sólo tres especies (*Ocotea macropoda*, *Oreopanax reticulatus* y *Passiflora lindeniana*) presentan la mediana desplazada fuera del rango hacia valores más altos de %DA, mientras que las restantes, presentan su mediana dentro de dicho rango. Destacan, asimismo, cuatro especies: *Aegiphila terniflora*, *Eugenia* spp, *Myrcianthes karsteniana* y *Psicotria* spp cuyos rangos intercuartílicos son similares al del bosque, lo que sugiere una distribución en rangos intermedios del gradiente de %DA. *Beilshmiedia sulcata* y *Hyeronima moritziana* presentan rangos intercuartílicos muy amplios, indicando que estas especies se desempeñan relativamente bien a lo largo del gradiente de %DA. Aunque varias especies presentan parte de su rango intercuartílico por debajo del percentil 25 de %DA, únicamente *Cyathea* spp presenta una mediana muy cerca de dicho límite. Esto sugiere, que %DA por debajo de 1,2 presentan limitaciones para el establecimiento de la regeneración de especies arbóreas.

Tabla 1.7. Estimaciones de las variables de la estructura del dosel y de luz obtenidas mediante fotografías hemisféricas en subparcelas para los claros clasificados según categorías de posición como base (n=41), copa (n=58) y fuste (69). Números en paréntesis son las desviaciones estándar. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas para la misma variable ($p < 0,05$). BUSE, Mérida, Venezuela.

VARIABLES	Base	Copa	Fuste
Índice de área foliar	4,47 (0,17) ^a	4,35 (0,14) ^a	4,38 (0,13) ^a
% Dosel abierto	3,95 (0,43) ^a	4,19 (0,37) ^a	4,00 (0,33) ^a
% TDIR	8,43 (1,03) ^a	7,28 (0,89) ^a	7,52 (0,79) ^a
% TDIF	6,49 (0,70) ^a	6,72 (0,61) ^a	6,53 (0,54) ^a
Duración rayos sol (min)	38,16 (4,49) ^a	33,63 (3,87) ^a	34,62 (3,43) ^a
Frecuencia rayos sol	22,02 (2,63) ^a	21,00 (2,28) ^a	22,27 (2,02) ^a
ILuz	8,12 (0,71) ^a	8,12 (0,76) ^a	8,07 (0,61) ^a

IAF: índice de área foliar; %DA: porcentaje de dosel abierto; %TDIR: porcentaje transmitido de luz directa al sotobosque; %TDIF: porcentaje transmitido de luz difusa al sotobosque; Duración rayos sol (min): duración promedio en minutos de los rayos de sol; Frecuencia rayos sol: número de rayos de sol de una duración específica (minutos) que potencialmente podría experimentar un punto en el sotobosque; ILuz: índice de Luz

Tabla 1.8. Estimaciones de las variables de la estructura del dosel y de luz, obtenidas mediante fotografías hemisféricas en los claros con las subparcelas agrupadas en borde (n=103) vs centro (n=65). Números en paréntesis son las desviaciones estándar. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas para la misma variable ($p < 0,05$). BUSE, Mérida, Venezuela.

VARIABLES	Borde	Centro
Índice de área foliar	4,43 (0,09) ^a	4,12 (0,26) ^a
% Dosel abierto	3,98 (0,22) ^a	4,69 (0,68) ^a
% TDIR	7,39 (0,54) ^a	10,30 (1,64) ^a
% TDIF	6,46 (0,37) ^a	7,73 (1,13) ^a
Duración rayos sol (min)	33,98 (2,32) ^a	46,33 (7,11) ^a
Frecuencia rayos sol	21,47 (1,37) ^a	24,81 (4,21) ^a
ILuz	8,52 (0,55) ^a	7,43 (0,56) ^a

IAF: índice de área foliar; %DA: porcentaje de dosel abierto; %TDIR: porcentaje transmitido de luz directa al sotobosque; %TDIF: porcentaje transmitido de luz difusa al sotobosque; Duración rayos sol (min): duración promedio en minutos de los rayos de sol; Frecuencia rayos sol: número de rayos de sol de una duración específica (minutos) que potencialmente podría experimentar un punto en el sotobosque; ILuz: índice de Luz

Tabla 1.9. Prueba de Kolmogorov-Smirnov para detectar no aleatoriedad en la distribución de brinzales en relación al porcentaje de dosel abierto. BUSE, Mérida, Venezuela.

<i>Especie</i>	Familia	Abreviatura	p
<i>Eugenia sp</i>	Myrtaceae	Esp	0,0060
<i>Hyeronima moritziana</i>	Euphorbiaceae	Hm	<0,0001
<i>Myrcianthes karsteniana</i>	Myrtaceae	Mk	0,2050
<i>Casearia tachirensis</i>	Flacourtiaceae	Ct	0,0030
<i>Ocotea macropoda</i>	Laureaceae	Om	<0,0001
<i>Beilshmedia sulcata</i>	Laureaceae	Bs	<0,0001
<i>Nectandra laurel</i>	Laureaceae	Nl	0,0250
<i>Ardisia spp</i>	Myrsinaceae	Asp	0,0001
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	Euphorbiaceae	Tr	<0,0001
<i>Miconia meridensis</i>	Melastomataceae	Mm	0,0010
<i>Prunus moritziana</i>	Rosaceae	Pm	0,0040
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Podocarpaceae	Rr	<0,0001
<i>Myrcia fallax</i>	Myrtaceae	Mf	0,0510
<i>Myrcia acuminata</i>	Myrtaceae	Ma	0,0000
<i>Aegiphila terniflora</i>	Verbenaceae	At	0,2950
<i>Oreopanax capitatus</i>	Araliaceae	Oc	<0,0001
<i>Roupala obovata</i>	Proteaceae	Ro	0,0930
<i>Billia colombiana</i>	Hippocastanaceae	Bc	<0,0001
<i>Cyathea spp</i>	Cyatheaceae	Csp	<0,0001
<i>Aiouea guianensis</i>	Lauraceae	Ag	0,0000
<i>Oreopanax reticulatus</i>	Araliaceae	Or	<0,0001
<i>Clusia multiflora</i>	Guttiferae	Cm	<0,0001
<i>Psicotria spp</i>	Rubiaceae	Psp	0,2470
<i>Passiflora lindeniana</i>	Passifloraceae	Pl	<0,0001

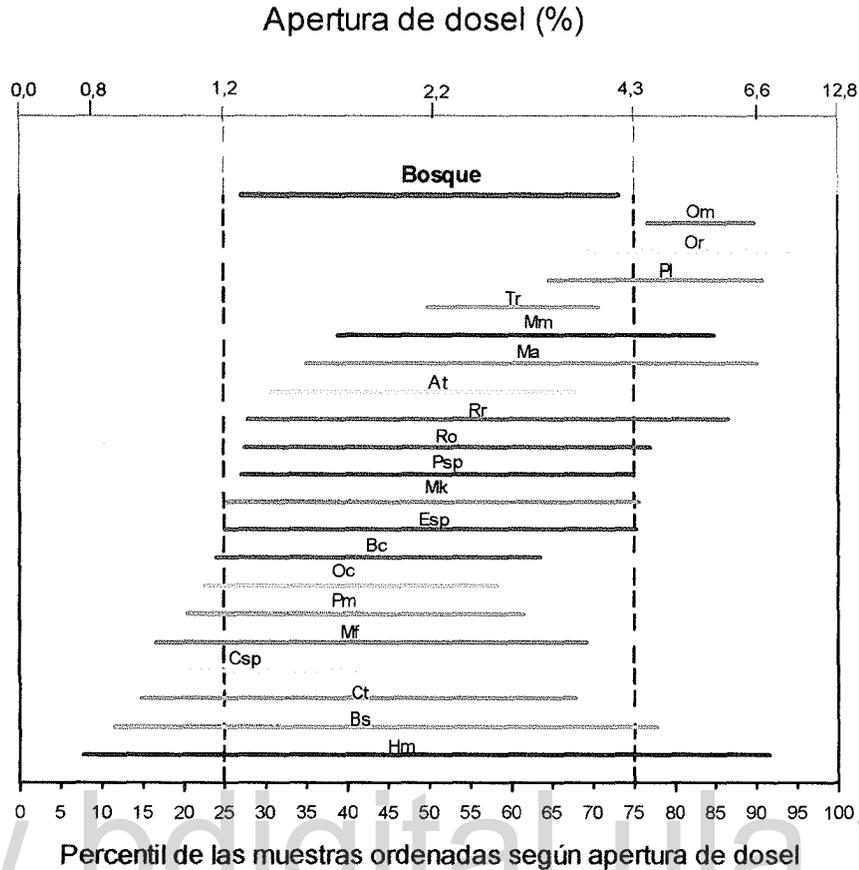


Figura 1.4 Distribución de los rangos intercuartílicos de los brinzales en un gradiente ordenado de apertura del dosel. La ubicación de las abreviaturas de los nombres de las especies corresponde a la mediana de la distribución de los brinzales. Para las abreviaturas de las especies ver tabla 1.9. BUSE, Mérida, Venezuela.

Por otro lado, %DA por arriba de 4,3 % también parece limitar el establecimiento de dichas especies.

1.3.4 Análisis multivariante de la relación entre la abundancia de los brinzales y las variables de estructura del dosel y ambiente de luz:

Los resultados del análisis de correspondencias linealizado (ACL) para explorar la asociación de la vegetación (brinzales) con los sitios muestreados (subparcelas, $n = 280$) agrupados en sitios de bosque no perturbado y sitios de claros (mediante una variable de clasificación) se presentan en forma de tabla (Tabla 1.10) y gráfico biplot (Figura 1.5). Cabe destacar que se descartaron ocho parcelas en las que no se encontraron brinzales. Los autovalores de los tres primeros ejes son mayores a 3,5 desviaciones estándar. Cada autovalor representa la

diversidad beta media a lo largo de cada eje. Nótese que valores mayores a 4 en la longitud de los gradientes, indicaría que no hay especies en común entre los extremos de los ejes. La varianza explicada por los ejes de ordenación fue 14,3% para el primero, 13,4 % para el segundo y 9,2 % para el tercero, para una varianza total explicada de 36,9 % (Tabla 1.10), los ejes fueron correlacionados con las variables de luz (Tabla 1.11).

Tabla 1.10. Resumen de resultados del ACL para todas las parcelas (BNP y claros)

Estadísticos	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Varianza total: 4,4570			
Autovalor	0,410	0,347	0,279
Longitud gradiente	3,643	3,563	3,792
% varianza	14,3	13,4	9,200
% varianza acumulada	14,3	27,7	36,900

Tabla 1.11. Correlaciones (Pearson y Kendall) con los dos primeros ejes de ordenación del Análisis de Correspondencias linealizado (n=280).

variable	Eje 1		Eje 2	
	r	p-valor	r	p-valor
Índice de área foliar	0,14	<0,05	0,26	<0,05
%Dosel abierto	-0,17	<0,05	-0,18	<0,05
% TDIR	0,09	(ns)	0,28	<0,05
% TDIF	0,14	<0,05	0,26	<0,05
Duración rayos sol (min)	0,10	(ns)	0,26	<0,05
Frecuencia rayos sol	0,08	(ns)	0,22	<0,05

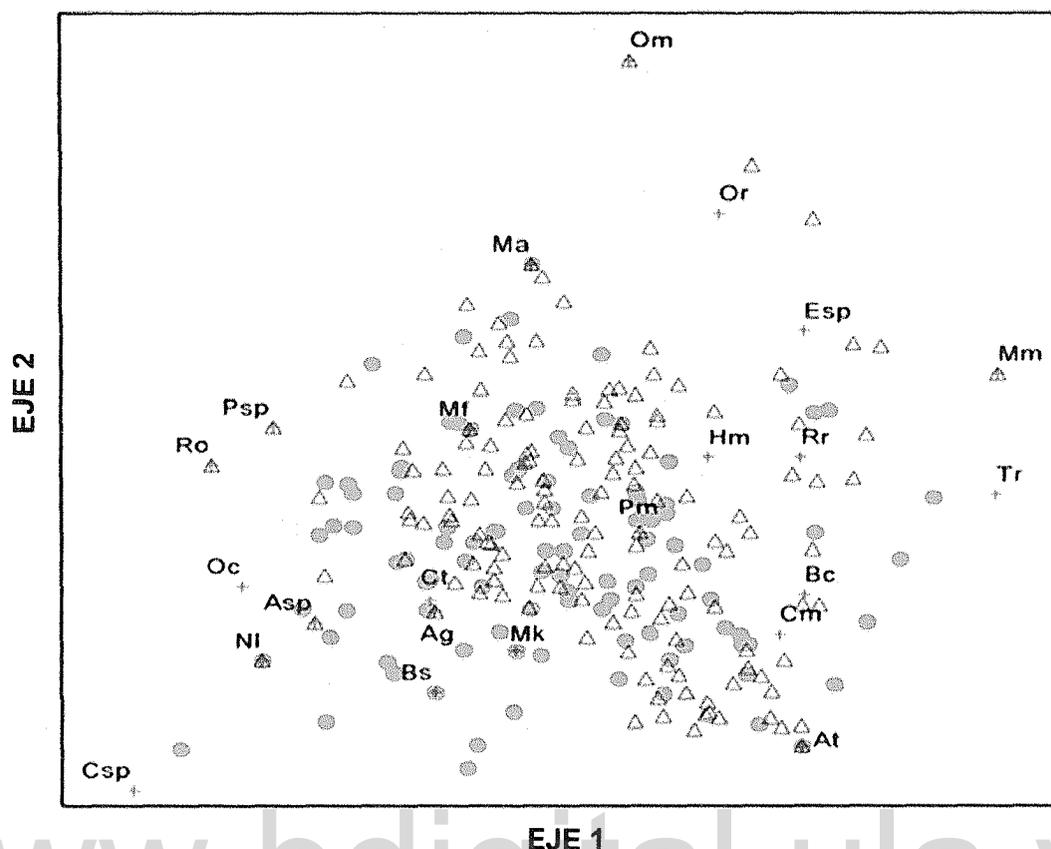


Figura 1.5 Biplot de los primeros dos ejes del Análisis de Correspondencias Linealizado: los círculos representan el BNP, los triángulos los claros y las cruces representan los óptimos de las especies. Para las abreviaturas ver el Tabla 1.9. BUSE, Mérida, Venezuela.

Las variables porcentaje de dosel abierto (%DA), y porcentaje de luz difusa transmitida mostraron correlación positiva y significativa ($p < 0,05$) con el eje 1, mientras que el índice de área foliar (IAF) tuvo una correlación significativa negativa con dicho eje. Se puede notar, que las variables %TDIR y la duración y frecuencia de los rayos de sol no fueron significativos para este eje. Esto sugiere que el eje 1 pudiera estar relacionado con el incremento en los niveles de luz difusa, pero con poca importancia en el incremento de %TDIR. Por otro lado, el eje 2, aunque con menor % de varianza explicada, presenta correlaciones significativas para todas las variables. En este caso, la ordenación a lo largo de este eje indicaría que los sitios hacia el extremo derecho del mismo, reciben en general, mayor cantidad de luz, tanto directa como difusa. En el biplot se observa que la separación realizada a priori entre subparcelas pertenecientes a claros y subparcelas pertenecientes a bosques no perturbados (BNP) no

muestra ninguna diferenciación apreciable. En este caso, se puede presumir que la identificación relativamente subjetiva entre claros y BNP según los criterios usados en campo, no fueron suficientes para detectar variaciones reales en el ambiente de luz. En efecto, al analizar las condiciones de luz e IAF correspondientes a las subparcelas, se encontró que muchas de las clasificadas como claros, presentaron altos IAF y bajos niveles de luz y viceversa. Esta dificultad para caracterizar visualmente el ambiente de luz, se debe en gran parte al efecto de las condiciones topográficas, pendiente y orientación de los sitios con respecto al trayecto aparente del sol.

Dado que se observó una asociación significativa entre variables ambientales y los ejes, así como entre especies y los ejes, se decidió utilizar un análisis de especies indicadoras de dos vías (TWINSPAN) el cual permitió definir cuatro grupos de ensamblajes de especies: grupo 1 (n = 99); grupo 2 (n = 18); grupo 3 (n = 146); y el grupo 4 (n = 17). Es importante destacar que la primera división de TWINSPAN generó dos grupos que no se diferenciaron significativamente, por ello se procedió a una subdivisión adicional. Se examinó la hipótesis de no diferencias significativas entre los grupos formados por TWINSPAN mediante el análisis MRPP. El valor del estadístico A fue de 0,148; lo cual indica que los grupos están bien diferenciados unos de otros. Los valores de A para comunidades ecológicas suelen estar por debajo de 0,1 siendo $A = 0,3$ el máximo que es posible obtener (MacCune y Grace 2002). El procedimiento permitió examinar diferencias por pares de grupos, encontrándose diferencias significativas entre los grupos 1 y 2 ($A = 0,06$; $p < 0,001$); 1 y 3 ($A = 0,12$; $p < 0,00001$); 1 y 4 ($A = 0,08$; $p < 0,0002$); 2 y 3 ($A = 0,03$; $p < 0,0001$); 2 y 4 ($A = 0,33$; $p < 0,00001$) y 3 y 4 ($A = 0,04$; $p < 0,00001$); es decir, todos los grupos se diferenciaron significativamente los unos de los otros.

Un análisis de especies indicadoras se llevó a cabo para conocer las especies que discriminan entre los grupos obtenidos con TWINSPAN (Tabla 1.12). El grupo 1 está conformado principalmente por *Aegiphila terniflora* (VI = 66,1; $p = 0,0001$) y *Myrcianthes karsteniana* (VI = 20,5; $p = 0,0196$). El grupo 2 posee dos especies indicadoras *Cyathea* spp (VI = 80,3; $p = 0,0001$) y *Beilshmiedia sulcata* (VI = 5,9; $p = 0,2984$). El grupo 3 aunque contiene diez especies, sólo dos son significativas: *Myrcia acuminata* (VI = 46,2; $p = 0,0001$) y *Myrcia fallax* (VI = 30,1; $p = 0,0182$). El grupo 4 está conformado por cinco especies de las

Tabla 1.12. Valor indicador para las 20 especies más abundantes (brinzales) para cada grupo Twinspan. Una prueba Monte Carlo con 10000 permutaciones fue usada para probar la significación de cada especie como indicadora para su grupo respectivo. BUSE, Mérida, Venezuela.

Especie	Abreviatura	Grupo	Valor Indicador	p-valor*
<i>Aegiphila terniflora</i>	At	1	66,1	0,0001
<i>Myrcianthes karsteniana</i>	Mk	1	20,5	0,0196
<i>Aiouea guianensis</i>	Ag	1	6,7	0,6304
<i>Oreopanax capitatus</i>	Oc	1	3,1	0,6298
<i>Billia colombiana</i>	Bc	1	2,7	0,6789
<i>Clusia multiflora</i>	Cm	1	1,2	1,0000
<i>Cyathea</i> sp	Csp	2	80,3	0,0001
<i>Beilshmiedia sulcata</i>	Bs	2	5,9	0,2884
<i>Myrcia acuminata</i>	Ma	3	46,2	0,0001
<i>Casearia tachirensis</i>	Ct	3	11,2	0,2241
<i>Myrcia fallax</i>	Mf	3	30,1	0,0182
<i>Psicotria</i> sp	Psp	3	16,0	0,1157
<i>Prunus moritziana</i>	Pm	3	15,5	0,1860
<i>Roupala obovata</i>	Ro	3	10,2	0,1598
<i>Nectandra laurel</i>	Nl	3	5,9	0,2859
<i>Ardisia</i> sp	Asp	3	5,5	0,8040
<i>Oreopanax reticulatus</i>	Or	3	3,5	0,3442
<i>Hyeronima moritziana</i>	Hm	3	1,5	0,7355
<i>Miconia meridensis</i>	Mm	4	69,1	0,0001
<i>Ocotea macropoda</i>	Om	4	18,2	0,0068
<i>Eugenia</i> sp	Esp	4	8,0	0,2333
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Rr	4	7,5	0,1589
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	Tr	4	4,7	0,2030

que sólo *Miconia meridensis* (VI = 69,1; $p = 0,0001$) y *Ocotea macropoda* (VI = 18,2; $p = 0,0068$) fueron significativas.

Se realizó nuevamente un ACL con las mismas especificaciones del primero, pero con los grupos creados por TWINSpan como variables categóricas (Figura 1.6). Se pueden observar los cuatro grupos diferenciados. El grupo 1 se halla ubicado cercano al eje de ordenación 1 hacia el lado derecho. Ya que este eje, mostró correlación positiva con la luz difusa y %DA, posiblemente las parcelas de este grupo representen ambientes donde predomina la luz difusa sobre la luz directa. En esta posición del biplot se observa el óptimo para *Aegiphila terniflora*, la especie indicadora más importante del grupo 1. Dicho óptimo está asociado a altos valores para el eje de ordenación 1, pero bajos valores del eje de ordenación 2. Esto sugiere que se trata de una especie que necesita altos niveles de luz difusa, pero pudiera ser poco tolerante a condiciones de luz directa. Esto es respaldado indirectamente por los resultados de los rangos intercuartílicos de las especies según el gradiente de %DA (Figura 1.4); el rango intercuartílico de esta especie está totalmente incluido en la zona intermedia de %DA. El grupo 2, por otro lado, se ubica en el extremo inferior izquierdo del ordenamiento. Estas son parcelas con un alto IAF, bajo %DA y bajo %TDIF, es decir, las parcelas de este grupo representan condiciones de baja luminosidad. La especie indicadora de este grupo *Cyathea* spp se encuentra muy cerca del extremo inferior izquierdo del ordenamiento que representa condiciones de alta sombra y baja luz. Esta fue la única especie que presentó más del 50% de sus brinzales hacia condiciones de muy baja apertura del dosel. Por otro lado, *B. sulcata*, también presenta su óptimo en zonas de baja luz, sin embargo, esta especie, presentó un rango de distribución más amplio en relación al %DA (Figura 1.4).

El grupo 3 está ubicado hacia el centro del ordenamiento, agrupa el mayor número de parcelas, lo cual sugiere un ambiente lumínico de condiciones intermedias. En este grupo, se encontraron diez especies indicadoras, pero la mayoría resultaron no significativas y se encuentran ubicadas hacia los límites del grupo. Dos especies *M. fallax* y *M. acuminata* son las más representativas del grupo. En el ordenamiento, *M. acuminata* parece tener mayores requerimientos de luz directa (más arriba en el sentido del eje de ordenación 2). Mientras que *M. fallax*, está ubicada muy cerca del centro del ordenamiento.

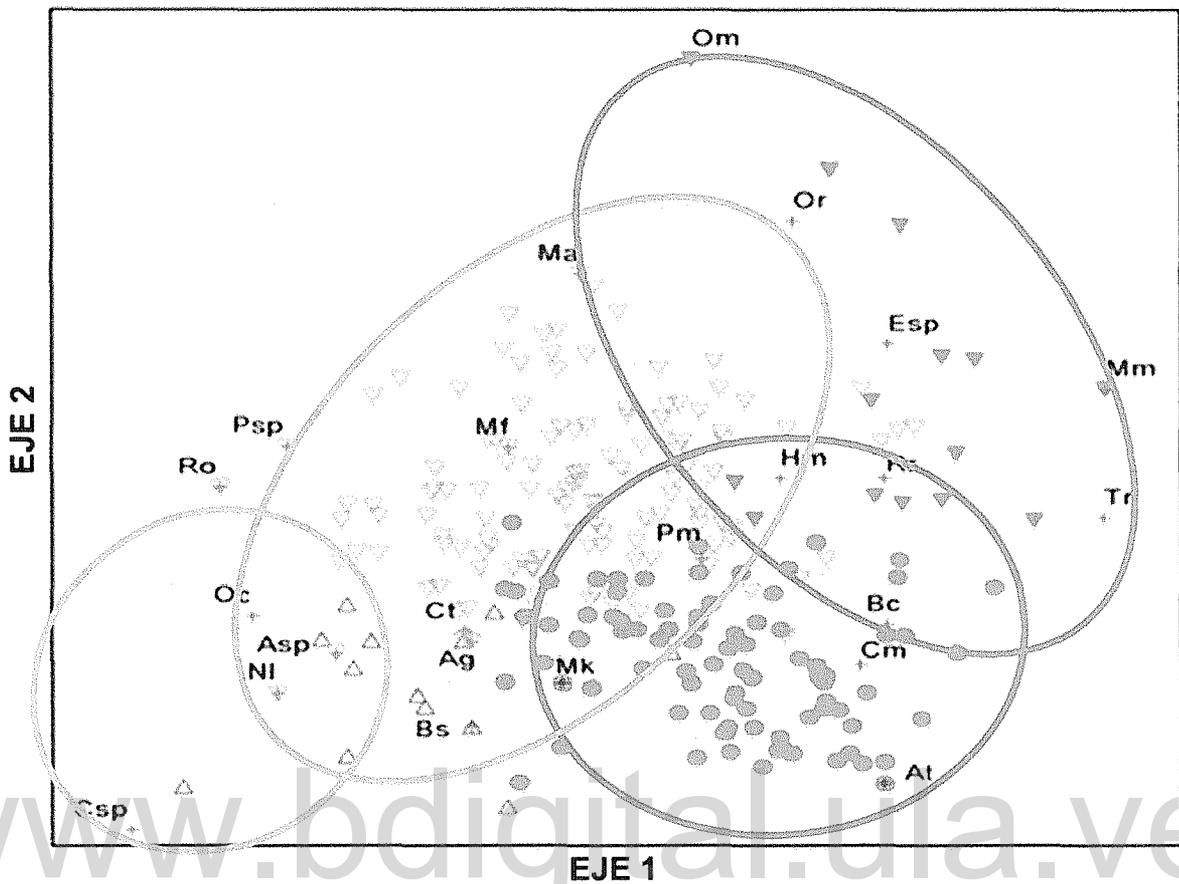


Figura 1.6 Biplot de ACL con los grupos conformados por TWINSPAN: círculos cerrados representan el grupo 1; triángulos abiertos representan el grupo 2; triángulos invertidos abiertos representan al grupo 3 y los triángulos invertidos cerrados representan al grupo 4. El óptimo de los brinzales de cada especie se indica con una cruz. Para las abreviaturas ver el Tabla 1.9 de especies indicadoras. BUSE, Mérida, Venezuela.

En la figura 1.4, se observa, que ambas especies presentan rangos intercuartílicos relativamente amplios, pero *M. acuminata* presenta una considerable proporción de sus individuos hacia zonas que pudieran considerarse de mayor luminosidad (mayor apertura del dosel), mientras que *M. fallax*, se encuentra hacia zonas de medio a bajo %DA. Finalmente, el grupo 4 se encuentra ubicado hacia la derecha y parte superior del ordenamiento. Este grupo parece incluir parcelas con altos niveles de luz tanto difusa como directa, más bajo IAF y mayor %DA. Es notorio, que en este grupo, todas las parcelas fueron identificadas como claro. Igualmente, las especies indicadoras de este grupo frecuentemente se encontraron en sitios con mayores %DA. Por ejemplo, *Oreopanax reticulatus*, *Ocotea macropoda* y *Miconia meridensis*. Particularmente *O. reticulatus* y *O. macropoda*, presentaron rangos intercuartílicos muy estrechos y su mediana estuvo claramente ubicada hacia condiciones de mayor %DA (Figura 1.4). *Miconia meridensis*, la especie más característica del grupo, aparece al extremo del eje de ordenación 1, pero sólo cerca de la mitad del eje de ordenación 2, lo que parece indicar que esta especie requiere de luz difusa, y tolera cierto grado de luz directa. Esto es soportado por la amplitud de su rango intercuartílico, el cual presenta un sesgo hacia condiciones de mayor %DA. De acuerdo a los resultados anteriores, se seleccionaron doce especies para cultivar, a fin de analizar sus respuestas ecofisiológicas ante varios regímenes de FFF. Estas presentaron los mayores valores de abundancia, y muchas de ellas son especies indicadoras de los grupos de sitios encontrados en el sotobosque del BAD: *Aegiphila terniflora*, *Beilshmiedia sulcata*, *Casearia tachirensis*, *Eugenia* spp, *Miconia meridensis*, *Myrcia acuminata*, *Myrcia fallax*, *Myrcianthes karsteniana*, *Nectandra laurel*, *Ocotea macropoda*, *Prunus moritziana* y *Tetrorchidium rubrivenium*.

1.4. DISCUSIÓN

1.4.1 Disponibilidad de luz

En este estudio se encontró baja disponibilidad de luz en el sotobosque tanto en BNP como en claros y las diferencias en la cantidad de luz que llega al sotobosque de claros con respecto al del BNP es menor de lo esperado. Esto puede deberse al pequeño tamaño de los claros (50-600 m²), acompañado a la gran altura del dosel (>25 m) y su compleja estructura vertical y horizontal; influyendo además condiciones del sitio como la topografía (pendiente, exposición y orientación). Por otra parte, entre el periodo seco y el lluvioso se encontró pequeñas

diferencias aunque estadísticamente significativas en el ambiente de luz tanto en claros como en el BNP.

1.4.1.1 Porcentaje de apertura del dosel

El %DA promedio para el BNP fue de 1,52% con un mínimo de 0,50% y un máximo de 3,17%; mientras que para los claros el promedio fue de 3,97 % con un mínimo de 2,31% y un máximo de 12,8%. Esta distribución coincide con resultados encontrados en otros estudios (Lieberman *et al.* 1995; Figueroa y Lusk 2001; Lusk *et al.* 2006). Asimismo, en estudios realizados en bosques tropicales utilizando fotografías hemisféricas, Acevedo *et al.* (2003) encontraron para una selva nublada andina (La Mucuy) un promedio de %DA de 3,35% y un máximo de 9,46%. Ostertarg (1998) estimó para bosques bajos en Costa Rica un %DA de $7,31 \pm 1,82$ en claros y $3,90 \pm 1,62$ en dosel cerrado. De Carvalho y De Oliveira (2001) evaluaron el porcentaje de apertura de dosel en un bosque nublado al sureste de Brasil en 31 claros de entre 50-70 m² de tamaño y encontraron una variación entre 5 y 18%.

Según Montgomery y Chazdon, (2002) y Lusk *et al.* (2006), en la mayoría de los bosques tanto tropicales como templados la frecuencia de distribución de ambientes de luz está altamente sesgada hacia micrositios con menos del 5% de %DA. Poorter y Arets (2003) reportaron para 15 estudios realizados en bosques tropicales del mundo, valores promedios de %DA entre 0,7 a 4,3 % y máximos de entre el 10 y 20%. Al estimar el %DA para un bosque húmedo en Bolivia encontraron un promedio de 3,5%, con valores mínimos de 0,2 % y máximos de 10,6%. Sólo 14,5% de los sitios superó el 5% de %DA. Los bajos %DA probablemente son consecuencia de una compleja estructura vertical de los bosques, la cual está compuesta por varios estratos de vegetación que interceptan en gran medida la radiación solar y sólo una porción de ésta puede llegar a los brinzales del sotobosque. En este estudio se encontraron diferencias significativas entre la época lluviosa y la seca para ninguna de las clases de sitios.

1.4.1.2 Porcentaje de luz transmitida directa y difusa e Índice de Luz.

Se encontró que la proporción de luz difusa estimada por encima del dosel con respecto al total de luz recibida es del 88% y sólo 12% es luz directa. En el sotobosque, las proporciones de ambos componentes varían de 10 a 25 % de luz directa y la restante proporción es luz difusa. Es decir, la cantidad de luz difusa en el sotobosque siempre es mucho más alta que la de luz directa. Sin embargo, las proporciones de cada componente con respecto al estimado

encima del dosel que se transmiten al sotobosque pueden variar considerablemente (estos valores son %TDIR y %TDIF). Se encontró que tanto en BNP como en claros existe mayor %TDIR en relación al %TDIF. Dicha incidencia fue afectada tanto por la clase de sitio como por la estacionalidad. Así, para BNP se encontró un 25% más de %TDIR que de %TDIF en el periodo seco y un 15% para el periodo húmedo, mientras que en claros la diferencia fue de 16% más de %TDIR que de %TDIF en el periodo seco y sólo 5% en el periodo húmedo (Tabla 1.4). Esto podría deberse a la mayor área foliar lo que determina menores diferencias entre luz directa y difusa transmitida al sotobosque tanto en BNP como en claros. El %TDIR que llega al sotobosque de los claros es 60 % mayor que para el BNP en el periodo seco y de 43% para el periodo lluvioso; mientras que el %TDIF es aproximadamente un 60% mayor en claros que en BNP para ambos periodos. Nicotra *et al.* (1999) reportan resultados similares para La Selva en Costa Rica. La luz directa recibida bajo el dosel varió entre diciembre y enero, tanto claros como BNP recibieron bajas cantidades de luz, no existiendo diferencias significativas entre ambos sitios. Durante abril a septiembre, aumentó la incidencia de luz directa transmitida al sotobosque en ambos casos pero mucho más en los claros.

El ILuz, permite interpretar de manera más sencilla estos resultados, ya que integra las proporciones de luz transmitida al sotobosque en relación a las proporciones existentes por encima del dosel. Los valores de ILuz fueron en promedio muy bajos (entre 0,25 y 26). El BNP presentó el ILuz significativamente más bajo que en los claros (Tabla 1.4.) Asimismo, el ILuz fue significativamente más alto en periodo seco que en periodo lluvioso tanto en claros como en BNP, indicando una mayor transmisión de luz al sotobosque (Tabla 1.4). Respecto a la antigüedad, los claros recientes presentaron mayor ILuz que los claros antiguos (Tabla 1.5). Existieron diferencias significativas con respecto al tamaño de los claros, con los claros pequeños y grandes mostrando significativamente mayor ILuz que los claros medianos (Tabla 1.6).

Para subparcelas individuales se encontró que las variables relacionadas con la transmisión de luz no presentaron resultados consistentes. Se encontraron subparcelas dentro de los claros donde la luz transmitida fue inferior al promedio para BNP y sitios de BNP donde la luz transmitida fue mayor al promedio para los claros, esto a pesar de presentarse un dosel cerrado. Esto puede deberse a que la infiltración de rayos de sol, desde el dosel hasta el sotobosque, está influenciada eventualmente por la adyacencia de zonas de claros, por el

movimiento que causa el viento entre las ramas, por la diferencia de altura entre las copas de los árboles (Canham 1988), por la presencia de latizales y restos de árboles partidos y lianas en los claros (Whitmore 1996; Uhl *et al.* 1988; Brokaw y Busing 2000), por la geometría de los claros (Turnbull y Yates 1993), por la vegetación (Endler 1993) y por la estacionalidad.

Resultados similares encontraron Marthews *et al.* (2008) al estudiar mediante modelos de simulación el ambiente de luz en claros de bosques tropicales a partir de datos de BCI en Panamá. Estos autores reportaron que los claros no están uniformemente iluminados, incluso claros que aparentemente estaban más iluminados presentaron más del 36% de su área fuera de la luz directa durante menos de una hora en el mes más brillante (septiembre) y el área de sombra estuvo por encima del 50%. El estudio predijo que la mayoría de las áreas bien iluminadas ocurren fuera de los claros, los cuales constituían menos del 2% del total del área simulada. Se encontró que la luz directa puede entrar al sotobosque a través de infiltración, ya sea como luz oblicua, desde claros adyacentes (Canham 1988; Brown 1993; Whitmore 1996; Brokaw y Busing 2000) o a través de espacios entre las copas de los árboles (Chazdon 1988; Brown 1993; Whitmore 1996), pero áreas iluminadas creadas por diferencias en la altura del dosel, se concentrarían más bien en áreas de alta variabilidad en la altura del dosel o posiblemente, en áreas de baja densidad de árboles. El sotobosque en el BNP tampoco estuvo uniformemente sombreado encontrándose una proporción de 13 a 15% del área del sotobosque que recibió más de una hora de luz solar directa en septiembre (Marthews *et al.* 2008).

1.4.1.3 Rayos de sol

La gran heterogeneidad espacial y temporal de los rayos de sol en los bosques tropicales ha sido ampliamente documentada (Cescatti y Niinemets 2004; Valladares *et al.* 2000; Baldocchi y Collineau 1994). En este trabajo se encontró que la duración promedio de los rayos de sol se duplica al comparar el BNP (15 min) con los claros (35 min), siendo los mínimos y máximos de entre 5 y 27 minutos en BNP y entre 2 y 75 minutos en los claros. Tanto en BNP como en los claros, las diferencias en duración de los rayos de sol entre los periodos seco y lluvioso fue pequeña, aunque diferencias estadísticamente significativas fueron encontradas sólo para el BNP, donde la duración fue ligeramente mayor en el periodo seco que en el lluvioso. Chazdon *et al.* (1988) reportaron para un bosque húmedo mexicano que la duración de los rayos de sol estuvo entre 7 y 33 minutos en el sotobosque. Canham *et al.* (1990) reportaron para la

Estación Biológica La Selva en Costa Rica una duración promedio de los rayos de sol de 5,7 minutos.

La frecuencia de los rayos de sol en el BAD es aproximadamente 40% mayor en los claros tanto en periodo seco como en periodo húmedo, siendo 2,5 veces mayor en ambos sitios al comparar el periodo lluvioso con el seco. Es importante considerar que el BUSE presenta un régimen de precipitación biestacional con un periodo seco muy corto de diciembre a febrero y un periodo lluvioso de marzo a noviembre, debido a lo cual prevalece un ambiente de luz con rayos de sol de corta duración y baja frecuencia, lo cual podría influir sustancialmente en la disponibilidad de luz total para la fotosíntesis en el sotobosque (Chazdon 1988; Pearcy *et al.* 2007; Alter *et al.* 2012; Pearcy y Way 2012; Way y Pearcy 2012; Smith y Berry 2013).

1.4.1.4 Índice de área foliar

El índice de área foliar difirió significativamente entre sitios, encontrándose valores promedio de IAF de 5,5 para BNP y de 4,5 para claros. En general, estos valores están en el rango de los observados en diversos estudios en bosques tropicales utilizando diferentes metodologías (Malhado *et al.* 2009; Clark *et al.* 2008; Asner *et al.* 2003; Meir *et al.* 2000; Juárez *et al.* 1999; Leigh 1999; Robert *et al.* 1996; Mc Williams *et al.* 1993). Sin embargo, son relativamente mayores a los reportados por otros estudios realizados en selvas nubladas utilizando fotografías hemisféricas como método de estimación. Schwarzkopf (2011) estimó el IAF para tres bosque nublados andinos en Venezuela y reportó valores por debajo de 3,0. Asimismo, Acevedo *et al.* (2003) reportaron un IAF promedio de 2,3 y un máximo de 3,1 a 2300 msnm en la Mucuy-Venezuela, aunque estos trabajos no se circunscribieron a un sólo tipo de bosque de los existentes en el área de estudio. En efecto, en BUSE se puede encontrar bosques de alturas bajas de 15 a 20 m de altura y de cobertura rala, hasta selvas con dosel por encima de 25 m de altura y árboles emergentes mayores a 35 m como es nuestro caso. Esto se debe a factores asociados a la altitud, el relieve y el tipo de suelos que tienen amplia influencia en el desarrollo de los bosques en la zona (Quiroz 2010).

Estudios en otras regiones también han reportado valores bajos de IAF para bosques nublados situados por encima de 2000 m. Leuschner *et al.* (2007) reportaron valores desde 5,1 a 1050 msnm hasta 2,9 a los 3060 msnm en una transecta altitudinal en la cordillera andina ecuatoriana. Los bajos valores de IAF por encima de 2000 metros de altitud también han sido reportados por simulaciones del efecto de los cielos nublados en la productividad del bosque

nublado, indicando que la ganancia de carbono del dosel se alcanza con bajos valores de IAF (Bruijnzeel y Veneklass 1998).

Las diferencias entre el IAF en la época seca y la época lluviosa fueron pequeñas, aunque estadísticamente significativas para el BNP, siendo de aproximadamente del 3 %; mientras que en los claros no se encontró diferencias significativas entre la época seca y lluviosa. El bosque en estudio es considerado como un bosque siempreverde, reportándose sólo un pequeño número de especies con carácter deciduo o semideciduo (ej. *Cedrela* sp), además, en la zona la estación seca generalmente no abarca más de dos meses. En otro bosque nublado (La Mucuy) Ataroff y Rada (2000) reportaron una diferencia de hasta 17% en IAF entre la época lluviosa y la seca. De Wasseige *et al.* (2003) en un bosque tropical en la República Centroafricana, encontraron una variación estacional reportando un IAF de 5,47 a final de noviembre (estación lluviosa) bajando a 5,13 al final de febrero (fin de la estación seca), reduciendo el IAF en un 6%. Wirth *et al.* (2001) en el BCI de Panamá encontraron mayores valores de IAF en la estación lluviosa que en la seca. No todos los bosques tropicales presentan similares patrones estacionales de IAF. Por ejemplo, Maass *et al.* (1995) en bosques secos de México encontraron una relación inversa entre precipitación e IAF, con máximos de IAF a principios de la estación seca y mínimos en los periodos más lluviosos. Emmons *et al.* (2006) en bosques de Perú, Bolivia y la Guayana Francesa encontraron diferencias en los patrones estacionales del IAF, lo cual puede deberse a variaciones en la disponibilidad de agua en el suelo y posiblemente a periodos de mayor insolación.

Varias razones pueden explicar los mayores valores encontrados para el IAF en BAD en relación con los encontrados en otros estudios realizados en selvas nubladas. Por una parte, de los métodos indirectos de estimación, se ha considerado que las fotografías hemisféricas usualmente subestiman los valores de IAF en relación a otros métodos de medición directos e indirectos (Moser *et al.* 2007, Kearsley 2011). Una de las causas ha sido la ausencia de protocolos apropiados para la toma de fotografías hemisféricas previos a los trabajos de Zhang (2005), quien demostró la necesidad de calibración previa de los parámetros de apertura del diafragma y tiempo de exposición. Particularmente, el uso de los parámetros definidos en modo automático por la cámara, produce una gran subestimación de los valores de IAF en condiciones de dosel cerrado y sobreestimación en condiciones de dosel abierto. Esta parece ser la causa de que muchos estudios hayan reportado la ausencia de diferencias significativas

entre distintas condiciones de apertura del dosel en diversos tipos de bosque; habiéndose por otra parte detectado verdaderas diferencias al utilizar paralelamente diferentes metodologías directas e indirectas (Jonckheere *et al.* 2004). Kearsley (2011) comparó resultados de IAF obtenidos usando los nuevos protocolos en relación al método automático en un bosque húmedo tropical en el Congo. El método automático produjo valores de IAF entre 3,2 y 3,7 para un bosque primario y entre 2,5 y 3,1 para un bosque de transición, mientras que con el método manual encontró valores de 3,9 a 4,5 y 2,9 a 3,9 respectivamente. En un bosque tropical montano de Ecuador, Moser *et al.* (2007) utilizaron tres métodos de estimación del IAF (método de la hojarasca, fotografías hemisféricas y LAI-2000) a lo largo de una transecta entre 1000 y 3000 msnm. Los autores encontraron que las fotografías hemisféricas, no produjeron diferencias significativas entre los sitios, hallando valores entre 2,8 y 3,0, con un promedio de $2,7 \pm 0,1$. En el presente trabajo, además de las imágenes tomadas siguiendo el protocolo de Zhang (2005), se tomaron las fotografías en modo automático, encontrándose, igualmente un IAF de 2,8 en promedio. Al comparar claros y BNP tampoco se encontraron diferencias significativas. En general, cualquiera fueran las condiciones del sitio, los valores con el método automático oscilaron entre 2,7 y 3,0.

Asimismo, se debe resaltar que con métodos indirectos se realiza una estimación del IAF que no corresponde con la verdadera definición del término, el cual incluye teóricamente sólo la proyección de las hojas. En las fotografías hemisféricas se registran todos los elementos del dosel que interceptan la radiación incluyendo ramas, tallos, frutos y epífitas y por lo tanto, varios autores prefieren usar otros términos tales como: índice de área de vegetación, índice de área de planta, índice de área de follaje e índice de área foliar efectiva (Jonckheere *et al.* 2004). En bosques tropicales montanos la influencia de ramas, troncos y epífitas debe ser considerada al utilizar métodos ópticos. Moser *et al.* (2007) encontraron que el área acumulada de elementos diferentes a las hojas se incrementó considerablemente con la altitud, resultando en una mayor diferencia entre el índice de área de planta y el IAF en los sitios de alta elevación, este efecto debería ser comparativamente pequeño en bosques a menores elevaciones con altos índices de área foliar.

1.4.2 Distribución de brinzales en claros y en bosque no perturbado en relación al ambiente de luz.

El análisis multivariado incluyendo las categorías de claro y bosque no perturbado, tamaño y antigüedad de los claros, posición dentro del claro, no identificó tendencias de especies en particular a ubicarse en alguna de las categorías, es decir, no se detectaron diferencias en la composición de especies entre las diferentes categorías consideradas. Una razón para esto, es que los ambientes de luz dentro de cada parcela no mostraron una clara correlación con las categorías seleccionadas; así, claros grandes podían presentar parcelas con niveles de luz altos en el borde de los claros, mientras que en el centro se encontraron eventualmente valores bajos, en muchos casos debido a la formación de una cubierta de lianas y chusquea. Sin embargo, los resultados de este trabajo, muestran que existe un cierto grado de partición del ambiente de luz. Cuando se consideró sólo %DA el patrón de distribución para la mayor parte de los brinzales de las especies fue no aleatorio con respecto de esta variable, centrándose en valores relativamente bajos de %DA aunque con preferencia por condiciones intermedias de luz (1,2 y 4,3 de %DA). Hacia zonas muy oscuras ($\%DA < 2\%$) o zonas de mayor luminosidad ($\%DA > 6,6\%$) la abundancia de los brinzales de todas las especies se redujo considerablemente. Varios estudios han aportado evidencia de que la mayoría de la especies en los bosques húmedos son de tolerancia intermedia a la sombra. Figueroa y Lusk (2001) encontraron que los ambientes de luz promedio para 13 de 26 especies ocurrieron entre 4 y 12% de %DA en un bosque templado de Chile. Wright *et al.* (2003) evaluaron en BCI Panamá las 73 especies más abundantes del dosel para examinar la hipótesis de que bajo dosel cerrado, la morfología y fisiología determinan la tolerancia a la sombra, no encontrando un gran número de especies funcionalmente equivalentes en los extremos del continuo de regeneración, sino sólo unas pocas especies extremadamente tolerantes a la sombra o extremadamente demandantes de luz. La mayoría de las especies tuvo requerimientos intermedios de luz. Los autores sugieren que los brinzales y latizales de las especies demandantes de luz son relativamente raros debido a que éstos son efímeros, ya sea porque mueren rápidamente en la sombra, o porque crecen rápidamente a clases de tamaños más grandes si los niveles de luz permanecen altos. En contraste, las especies tolerantes a la sombra son relativamente abundantes como brinzales y latizales, ya que son persistentes y la mayoría sobreviven y crecen lentamente en la sombra.

En nuestro estudio, se encontró que los brinzales se distribuyen de acuerdo a las proporciones de %TDIR y %TDIF. Coincidiendo con Wright *et al.* (2003), muy pocas especies mostraron preferencia por sitios muy sombreados o por sitios iluminados y aproximadamente el 50 % de las especies parece desarrollarse en condiciones intermedias de luz. Adicionalmente, se observó que un grupo de especies tuvo preferencia por ambientes donde se presentaron altos niveles de luz difusa respecto a la luz directa. Según los resultados, las proporciones de luz directa y difusa influyen significativamente en distribución de los brinzales en el sotobosque y por lo tanto, en la segregación de grupos de especies según sus requerimientos lumínicos, con pocas especies en los extremos y la mayoría con requerimientos intermedios de luz. Poorter y Arets (2003) encontraron un gradiente de tolerancia a la sombra para un conjunto de especies no pioneras y sugieren que dichas especies muestran variaciones sutiles en sus estrategias de sobrevivencia y crecimiento, produciendo un empaquetamiento de las especies a lo largo de un pequeño rango de ambientes de luz en el sotobosque, lo cual coincide con los resultados encontrados en el presente trabajo. La partición del ambiente de luz contribuye, por tanto, a la coexistencia de especies arbóreas, en conjunción con otros mecanismos tales como el azar (principalmente mortalidad por daño mecánico a consecuencia de caída de árboles, ramas), ahogamiento por lianas y trepadoras (e.j. *Chusquea*), pestes dependientes de la densidad y limitaciones en el reclutamiento (Wright 2002). A pesar de que se observó una partición de especies a lo largo del gradiente de luz, esta partición no coincidió con la clasificación “a priori” entre claros y BNP, así como entre zonas diferenciadas dentro de los claros. Esto se debió en parte a que la heterogeneidad del ambiente de luz en el mosaico del bosque no está fuertemente asociada a la dicotomía entre BNP y claros, como se discutió más arriba. Brokaw y Busing (2000) han sugerido que otra posible causa para no observar una partición del ambiente de luz por las plantas dentro de los claros es debido a la presencia de regeneración avanzada de especies tolerantes a la sombra, presentes en el sotobosque antes de la formación del claro. La recuperación en el claro es dominada frecuentemente por los árboles más altos en ese momento. Esto es evidente a partir de observaciones directas donde la composición general del claro varía poco durante la recuperación. Poorter y Arets (2003) basados en una serie de estudios sobre distribución, crecimiento y mortalidad de especies arbóreas en diferentes bosques lluviosos sugieren que las especies de estos bosques tienen diferentes estrategias para regenerarse en el mosaico del ambiente forestal, donde predomina de manera

predecible bajos niveles de luz en el sotobosque, pero donde ocurren de manera impredecible y efímera claros que originan aumento en la cantidad de luz que llega al sotobosque. El crecimiento lento y la alta sobrevivencia, permiten a las especies tolerantes a la sombra, persistir en el piso del bosque hasta que se forme un claro en el dosel (Condit *et al.* 1996).

Hartshorn (1980) sugirió que el 71% de las especies del dosel en la estación biológica La Selva requerían altas cantidades de luz para regenerarse. En contraste otros autores como Hubbell y Foster (1986), Welden *et al.* (1991) y Condit *et al.* 1996) mostraron que más del 80% de las especies del BCI se regeneraban en el sotobosque sombreado y eran funcionalmente equivalentes. De Lima y De Moura (2008) encontraron en un bosque lluvioso montano Atlántico de Brasil, que las especies más abundantes y frecuentes fueron tolerantes a la sombra y que las especies encontradas dentro de los claros no difirieron de las encontradas en el bosque como un todo. Esto llevó a estos autores a sugerir incluso que la formación de claros no contribuye al mantenimiento de la diversidad en los bosques tropicales. Igualmente, Wright *et al.* (2003) encontró que la mayoría de las especies en BCI tienen requerimientos de luz intermedios.

Los resultados del presente trabajo parecen apoyar una tercera posibilidad ya sugerida por Wright *et al.* (2003) según la cual no hay un gran número de especies en ambos extremos del gradiente de luz, sino que existen muy pocas especies extremas, siendo la mayoría de las especies de tolerancia intermedia a la luz.

1.5 BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo M., Monteleone S., Ataroff M., Estrada C. (2001) Aberturas del dosel y espectro de la luz en el sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Ciencia*. 9(2): 165-183
- Acevedo M., Ataroff M., Monteleone S., Estrada C. (2003) Heterogeneidad estructural y lumínica del sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Interciencia*. 28: 394 -403.
- Asner G.P., Scurlock J.O., Hicke J.A. (2003) Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology & Biogeography*. 12: 191-205.
- Alter P., Dreissen A., Luo F., Matsubara S. (2012) Acclimatory responses of *Arabidopsis* to fluctuating light environment: comparison of different sunfleck regimes and accessions. *Photosynthesis Research*. 113: 221-237.
- Ataroff M. (2003) Selvas y bosques de montaña, en: Aguilera M., Azócar A., González-Jiménez E. (Eds). *Biodiversidad en Venezuela*. CONICIT-Fundación Polar, Caracas. pp. 762-810.

- Ataroff M., Rada F. (2000) Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *Ambio*. 29: 440-444.
- Baldocchi D., Collineau S. (1994) The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes, en: Caldwell M.M., Pearcy R.W. (Eds.). *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above- and Belowground.*, Academic Press, San Diego, CA, pp. 21-72.
- Bazzaz F., Pickett S. (1980) Physiological ecology of tropical succession: a comparative review *Annual review of Ecology and Systematics*. 11: 287-310.
- Bazzaz F.A., Carlson W.P. (1982) Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional species. *Oecologia*. 54 :313-316.
- Bazzaz F.A. (1984) Dynamic of wet tropical forest and their species strategies, en: E. Medina, *et al.* (Eds.), *Physiological Ecology of plants of the wet tropical The Hague*. Boston. Lancaster. pp. 233- 243.
- Becker P., Erhart D.W., Smith A.P. (1989) Analysis of forest light environments. 1. Computerized estimation of solar-radiation from hemispherical canopy photographs. *Agricultural and Forest Meteorology*. 44: 217-232.
- Brokaw N. (1982) The definition of tree-fall gap and its effect on measure of forest dynamics. *Biotropica*. 14: 158-160.
- Brokaw N., Busing R. (2000) Niche versus chance and tree diversity and forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution*. 15: 183-188.
- Brokaw N.V.L. (1985) Gap-Phase Regeneration in a Tropical Forest. *Ecology*. 66: 682-687.
- Brown N. (1993) The Implications of Climate and Gap Microclimate for Seedling Growth Conditions in a Bornean Lowland Rain Forest. *Journal of Tropical Ecology*. 9: 153-168.
- Bruijnzeel L.A., Veneklaas E.J. (1998) Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology*. 79: 3-9.
- Cabrera H. (1999) Fotosíntesis y fotoinhibición. Mecanismos de aclimatación a la luz en especies de la sucesión de bosques tropicales montanos. Tesis de Doctorado. Postgrado en Ecología Tropical, ICAE., Mérida, Venezuela, Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. pp. 171.
- Canham C.D. (1988) An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology*. 69: 1634-1638.
- Canham C.D., Denslow J.S., Platt W.J., Runkle J.R., Spies T.A., White P.S. (1990) Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 20: 620-631.
- Canham C.D., Finzi A.C., Pacala S.W., Burbank D.H. (1994) Causes and consequences of resource heterogeneity in forests interspecific variation in light transmission by canopy -trees. *Canadian Journal of Forest Research*. 24: 337-349.
- Capers R.S., Chazdon R.L. (2004) Rapid assessment of understory light availability in a wet tropical forest. *Agricultural and Forest Meteorology*. 123: 177-185.

- Cescatti A., Niinemets U. (2004) Leaf to Landscape, en: Smith W.K., Vogelmann T.C. Chritchley C. (Eds.), *Photosynthetic Adaptation: Chloroplast to Landscape*. Springer, New York, pp. 42–84.
- Chazdon R., Pearcy W. (1991) The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience*. 41: 760-766.
- Chazdon R.L. (1988) Sunfleck and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research*. 18: 1-63.
- Chazdon R., Williams K., Field C.B. (1988) Interactions between Crown Structure and Light Environment in Five Rain Forest Piper Species. *American Journal of Botany*. 75: 1459-1471.
- Chazdon R.L., Fetcher N. (1984) Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*. 72: 553-564.
- Chazdon R.L., Field C.B. (1987) Determinants of photosynthetic capacity in six rainforest Piper species. *Oecologia*. 73: 222–230.
- Clark D., Clark D. (1992) Life history diversity of canopy and emergent trees in a tropical rain forest. *Ecological Monographs*. 62: 315-344.
- Clark D.A., Clark D.B. (1987) Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical*. 35 (supl.1): 41-54.
- Clark D.B., Olivas P.C., Oberbauer S.F., Clark D.A., Ryan M.G. (2008) First direct landscape-scale measurement of tropical rain forest leaf area index, a key driver of global primary productivity. *Ecology Letters*. 11: 163-172.
- Condit R., Hubbell S.P., Foster R.B. (1996) Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forest. *Journal of Vegetation Science*. 7: 405-416.
- Corredor J. (2001) *Silvicultura Tropical*. Universidad de Los Andes. Consejo de Publicaciones. Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico, Mérida, Venezuela. pp 373.
- Curtis J.T., McIntosh R.P. (1951) An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*. 32: 476-496.
- De Carvahlo L.M.T., De Oliveira-Filho A.T. (2001) Distribution, size and dynamics of canopy gaps in a cloud forest of the Ibitipoca range, southeastern Brazil, en:Gottsberger G., Liede S. (Eds.). *Life forms and dynamics in tropical forest*, Berlin- Stuttgart. pp. 346: 29-39
- De Lima R.A., de Moura L.C. (2008) Gap disturbance regimen and composition in the Atlantic Montane Rain Forest. *Plant Ecology*. 197: 239-253.
- De Wasseige C., Bastin D., Defourny P. (2003) Seasonal variation of tropical forest LAI based on field measurements in Central African Republic. *Agricultural and Forest Meteorology*. 119: 181-194.
- Denslow J.S. (1980) Gap partitioning among tropical rainforest tree. *Biotropica supplement: Tropical Forest Succession*. 12: 47-55.

- Denslow J.S. (1987) Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 431-451.
- Denslow J.S. (1996) Functional groups diversity and responses to disturbance, en: Orians G. Dirzo R., Cushman J. H. (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests*, Louisiana, USA.
- Dufrene M., Legendre P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. 67: 345-366.
- Easter M.J., Spies T.A. (1994) Using hemispherical photography for estimating photosynthetic photon flux density under canopies and in gaps in Douglas- Fir forest of the Pacific Northwest. *Canadian Journal of Forest Research*. 24: 2050-2058.
- Ellis A., Hubbell S., Potvin C. (2000) In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional groups hypothesis. *Canadian Journal of Botany*. 78: 1336-1347.
- Emmons L.H., Chatelet P., Cournac L., Pitman N.C., Vilca V., del Aguila L.F., Dubois M.A. (2006) Seasonal change in leaf area index at three sites along a south american latitudinal gradient. *Ecotropica*. 12: 87-102.
- Endler J.A. (1993) *The Color of Light in Forests and Its Implications*. *Ecological Monographs*. 63:1-27.
- Englund S.R., O'Brien J.J., Clark D.B. (2000) Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densitometry for measuring forest light environment. *Canadian Journal of Forest Research*. 30: 1999-2005.
- Fetcher N., Oberbauer S.F., Rojas G., Strain B.R. (1987) Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 35 (supl.1): 97-110.
- Figueroa J.A., Lusk C.H. (2001) Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New Phytologist*. 152. 483-489.
- Finegan B. (1996) Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution*. 11: 119- 124.
- Finol H. (1971) Nuevos parámetros a considerarse en el análisis estructural de las selvas vírgenes tropicales. *Revista Forestal Venezolana*. 21: 29-42.
- Frazer G., Canham C. (1999) *Gap Light Analyzer (GLA), versión 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs, user manual and program documentation*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and Institute of Ecosystem Studies, Millbrook. New York.
- Frazer G., Fournier R., Trofymow J., Hall R. (2001) A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and Forest Meteorology*. 109: 249-263.
- Gale N. (2000) The relationship between canopy gaps and topography in a western Ecuadorian rain forest. *Biotropica*. 32: 653-661.

- García-Núñez C., Azócar A., Rada F. (1995) Photosynthetic acclimation to light in juveniles of two cloud forest tree species. *Trees*. 10: 114-124.
- Gratzer G., C. Canham, U. Dieckmann, A. Fischer, Y. Iwasa, R. Law, M.J. Lexer, H. Sandmann, T.A. Spies, B.E. Splechtna, Szwagrzyk J. (2004) Spatio-temporal development of forests-current trends in field methods and models. *Oikos*. 107: 3-15.
- Green P.T. (1996) Canopy gaps in rain forest on Christmas Island, Indian Ocean: Size distribution and methods of measurement. *Journal of Tropical Ecology*. 12: 427-434.
- Hardy J.P., Melloh R., Koenig G., Marks D., Winstral A., Pomeroy J.W., Link T. (2004) Solar radiation transmission through conifer canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*. 126: 257-270.
- Hartshorn G.S. (1980) Neotropical Forest Dynamics. *Biotropica*. 12 (Suppl.): 23-30.
- Hubbell S.P., Foster R.B. (1986) Canopy Gaps and the Dynamics of a Neotropical Forest, en: Crawley M.J. (Ed.), *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford, UK. pp. 77-96.
- Hutchison B.A., Matt D.R., McMillen R.T. (1980) Effects of sky brightness distribution upon penetration of diffuse radiation through canopy gaps in deciduous forest. *Agricultural and Forest Meteorology*. 22: 137-147.
- Jans L., Poorter L., Van Rompaey R.S., Bongers F. (1993) Gaps and forest zones in tropical moist forest in Ivory Coast. *Biotropica*. 25: 258-269.
- Jonckheere I., Fleck S., Nackaerts K., Muys B., Coppin P., Weiss M., Baret F. (2004) Review of methods for in situ leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*. 121: 19-35.
- Juárez R.I.N., Rocha H.R., Figueira A.M.S., Goulden M.L., Miller S.D. (2009) An improved estimate of leaf area index based on the histogram analysis of hemispherical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology*. 149: 920-928.
- Kearsley E. (2011) Characterizing spatial variability of tropical rainforest structure using hemispherical photography, in the reserves of Yangambi and Yoko (Democratic Republic of Congo), Faculteit Bio-ingenieurswetenschappen, Universiteit Gent, Gent. pp. 65.
- Kitajima K. (1996) Ecophysiology of tropical tree seedling, en: Mulkey S.S., Chazdon R.L., Smith, A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*, New York. pp. 559-596.
- Leahey A.D.B., Press M.C., Scholes J.D. (2003) High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant Cell and Environment*. 26: 1681-1690.
- Leahey A.D.B., Press M.C., Scholes J.D., Watling J.R. (2002) Relative enhancement of photosynthesis and growth at elevated CO₂ is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant Cell and Environment*. 25:1701-1714.
- Legendre P., Legendre L. (1998) *Numerical Ecology*. Second English Edition. Elsevier Science B.V. Canada. pp. 870.

- Leigh E.G. (1999) *Tropical Forest Ecology: A view from Barro Colorado Island* Oxford University Press, Oxford, New York. pp 248.
- Leuschner C., Moser G., Bertsch C., Röderstein M., Hertel D. (2007) Large altitudinal increase in tree root/shoot ratio in tropical mountain forests of Ecuador. *Basic and Applied Ecology*. 8: 219-230
- Lieberman M., Lieberman D., Peralta R. (1995) Canopy closure and distribution of tropical forest tree species al La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*. 11: 161-178.
- Lusk C.H. (2001) Cuando un claro no es un claro?: niveles lumínicos e índice de área foliar en claros ocupados por *Chusquea quila*, en un bosque lluvioso chileno. *Gayana Botánica*. 58: 25-30.
- Lusk C.H., Chazdon R., Hofmann G. (2006) A bounded null model explains juvenile tree community structure along light availability gradients in a temperate rain forest. *Oikos* 112: 131-137.
- Maass J.M., Vose J.M., Swank W.T., Martínez-Yrizar A. (1995) Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management*. 74: 171-180.
- Malhado A., Costa M., de Lima F., Portilho K., Figueireda D. (2009) Seasonal leaf dynamics in an Amazonian tropical forest. *Forest Ecology and Management*. 258: 1161-1165.
- Marthews T., Burslem D., Phillips R., Mullins C.E. (2008) Modelling Direct Radiation and Canopy Gap Regimes in Tropical Forests. *Biotropica*. 40: 676-685.
- McCune B., Grace J. (2002) *Analysis of ecological communities*. MJM Software Design. Gleneden Beach, Oregon, United States of America. pp 307.
- McCune B., Mefford M.J. (1999) PC-ORD for Windows. Multivariate analysis of ecological data. MJM Software Design. Gleneden Beach, Oregon. USA. pp 237.
- McWilliam A.L.C., Roberts J.M., Cabral O.M.R., Leitao M.V.B., Decosta A.C.L., Maitelli G.T., Zamparoni C.A. (1993) Leaf-area index and aboveground biomass of terra-firme rainforest and adjacent clearings in Amazonia. *Functional Ecology*. 7: 310-317.
- Meir P., Grace J., Miranda A. (2000) Photographic method to measure the vertical distribution of leaf area density in forests. *Agricultural and Forest Meteorology*. 102: 111- 105.
- Montgomery R.A., Chazdon R.L. (2002) Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*. 131: 165-174.
- Moser G., Hertel D., Leuschner C. (2007) Altitudinal change in LAI and stand leaf biomass in tropical montane forests: a transect study in Ecuador and a pan-tropical meta-analysis *Ecosystems*. 10:924-935.
- Mulkey S.S., Percy R.W. (1992) Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understorey herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. *Functional Ecology*. 6: 719-729.
- Nicotra A.B., Chazdon R.L., Iriarte S.V.B. (1999) Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forest. *Ecology*. 80: 1908-1926.

- Nobis M., Hunziker U. (2005) Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. *Agricultural and Forest Meteorology*. 128: 243-250.
- Orians G.H. (1982) The influence of tree-fall in tropical forest in tree species richness. *Tropical Ecology* 23: 255-279.
- Ostertarg R. (1998) Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. *Ecology* 79: 1294-1304.
- Ott R.L. (1993) *An Introduction to Statistical Methods and Data Analysis*. California. Pp. 1051.
- Pearcy R.W. (2007) Responses of Plants to Heterogeneous Light Environments, en: Pugnaire F., Valladares F. (Eds.) *Functional Plant Ecology*, New York. pp. 213-255.
- Pearcy R.W. (1983) The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58: 19-25.
- Pearcy R.W. (1997) Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest tree in canopy, gap and understory micro-environments. *Functional Ecology*. 1: 169-178.
- Pearcy R.W., Way D.A. (2012) Two decades of sunfleck research: looking back to move forward. *Tree Physiology*. 32: 1059-1061.
- Pickett S.A.T., Collins S.L., Armesto J.J. (1987) Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review*. 53: 335- 371.
- Poorter L., Arets E.J. (2003) Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology*. 166: 295-306.
- Poorter L., Bongers J., van Rompaey R. (1994) Spatial distribution of gaps along three catenas in the moist forest of Taï National Park, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology*. 10: 385-398.
- Poorter L., Rose S. (2005) light dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia*. 142: 378-387.
- Popma J., Bongers F., Werger M. (1988) Gap-dependence and leaf characteristics of tropical rain forest species, en: Bongers, F., Popma J. (Eds.), *Trees and gaps in Mexican Tropical Forest*, México. pp. 97-107.
- Ramos M.C., Plonczak M.A. (2007) Dinámica sucesional del componente arbóreo luego de un estudio destructivo de biomasa en el Bosque Universitario San Eusebio, Mérida Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*. 51: 35-46.
- Rangel C. (2004) Mapa de vegetación escala 1:5000 y visualización tridimensional de la Estación Experimental San Eusebio por medio de sistemas de información geográfica y animaciones virtuales, Centro de Estudios Forestales y Ambientales de Postgrado, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. pp. 51.
- Ribero R., Souza G., Oliveira R., Machado E. (2005) Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botânica*. 28: 149-161.

- Rich P. (1990) Characterizing plant canopies with Hemispherical Photographs. *Remote Sensing Reviews*. 5: 13-29.
- Roberts J.M., Cabral O.M., da Costa J., McWilliam A.L., Sá T.D. (1996) An overview of the leaf area index and physiological measurements during ABRACOS, en: Gash, J.H. Nobre C.A., Roberts, J.M., Victoria, R.L (Eds.), *Amazonian Deforestation and Climate*, John Wiley & Sons, Brazil. pp 287-306
- Runkle J. (1981) Gap regeneration in some old-growth forest of the eastern United States. *Ecology*. 62: 1041-1051.
- Runkle J.R. (1982) Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*. 63: 1533-1546.
- Runkle J.R. (1985) Disturbance Regimes in Temperate Forests, en: Pickett S.T., White T.S. (Eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, Orlando, Florida. pp. 385-455
- Sáenz G., Finegan B., Guariguata M. (1999) Crecimiento y mortalidad en juveniles de siete especies arbóreas en un bosque muy húmedo tropical intervenido de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 47: 45-57.
- Sanford R.L., Braker H.E., Hartshorn G.S. (1986) Canopy openings in a primary Neotropical lowland forest. *Journal of Tropical Ecology*. 2: 277-282.
- Schwarzkopf T., Riha S.J., Fahey T.J., Degloria S. (2011) Are could forest tree structure and environment related in the Venezuela Andes? *Austral Ecology*. 36: 280-289.
- Singsaas E.L., Ort D.R., DeLucia E.H. (2002) Diurnal regulation of photosynthesis in understory saplings. *New Phytologist*. 145: 39-49.
- Sipe T.W., Bazzaz F.A. (1994) Gap partitioning among maples (*Acer*) in central New England: Shoot architecture and photosynthesis. *Ecology*. 75: 2318-2332.
- Strauss-Debenedetti S., Bazzaz F.A. (1991) Plasticity and acclimation to light in tropical *Moraceae* of different successional positions. *Oecologia*. 87: 377-387.
- Swaine M.D., Lieberman D., Putz F.E. (1987) The dynamics of tree populations in tropical forest: A Review. *Journal of Tropical Ecology*. 3: 359-369.
- Turnbull M.H., Yates D.J. (1993) Seasonal Variation In The Red/Far-Red Ratio And Photon Flux Density In An Australian Sub-Tropical Rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*. 64: 111-127.
- Uhl C., Clark K., Dezzeo N., Maquirino P. (1988) Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology*. 69: 751-763.
- Valladares F., Wright J., Lasso E., Kitajima K., Percy R. (2000) Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*. 81: 1925-1936.
- Van Der Meer P.J., Bongers F. (1996) Patterns of tree-fall and branchfall in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology*. 84: 19-29.

- Van Eysenrode D., Kockelbergh F., Bogaert J., Impens I., van Hecke P. (2002) Canopy gap edge determination and the importance of gap edges for plant diversity. *Web Ecology*. 3: 1-5.
- Wagner S. (2001) Relative radiance measurements and zenith angle dependent segmentation in hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*. 107: 103-115.
- Way D.A., Pearcy R.W. (2012) Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiology*. 32: 1066-1081.
- Welden C.W., Hewett S.W., Hubbell S.P., Foster R.B. (1991) Sapling survival, growth, and recruitment: Relationship to canopy height in a Neotropical forest. *Ecology*. 72: 35-50.
- Whitmore T.C. (1996) A review of some aspects of tropical rain seedling ecology with suggestion for further enquiry. *Man and the Biosphere Series*. 17: 3-40.
- Whitmore T.C., Brown N.D., Swaine M.D., Kennedy D., Good-win-Bailey C.I., Gong W.K. (1993) Use of hemispherical photographs in Forest Ecology: Measurement of gap size and radiation total in a Bornean tropical forest. *Journal of Tropical Ecology*. 9: 131-151.
- Wirth R., Weber B., Ryel R.J. (2001) Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecologica*. 22: 235-244.
- Wright S.J. (2002) Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*. 130: 1-14.
- Wright S.J., Muller-Landau H.C., Condit R., Hubbell S.P. (2003) Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*. 84: 3174-3185.
- Yamamoto S.I. (1992) The gap theory in forest dynamics. *Botanical Magazine Tokyo*. 105: 375-383.
- Zhang Y.C., Jing M; Miller John R. (2005) Determining digital hemispherical photograph exposure for leaf area index estimation. *Agricultural and Forest Meteorology*. 133: 166-181.

CAPÍTULO 2

Respuesta Fotosintética de Brinzales Cultivados a Diferentes Regímenes de Luz

2.1 INTRODUCCIÓN

La distribución de las plantas a nivel espacial y temporal en el mosaico del bosque en respuesta a las condiciones del ambiente de luz depende de las estrategias de éstas para sobrevivir y desarrollarse. De acuerdo a estas estrategias, las especies arbóreas pueden separarse en tres grupos basados en características de crecimiento y adaptación a la sombra a) especies con alta demanda de luz b) especies tolerantes a la sombra y c) especies parcialmente tolerantes a la sombra (Bazzaz 1979; Bazzaz y Pickett 1980; Bazzaz 1984; Pickett *et al.* 1987; Ribeiro *et al.* 2005). Si estos grupos tienen diferentes características fotosintéticas (Strauss-DeBenedetti y Bazzaz 1996), se espera que estas diferencias se manifiesten cuando las plantas crezcan bajo condiciones experimentales de luz. Las evidencias indican que grupos definidos ecológicamente, especialmente grupos sucesionales, pueden también ser similares fisiológicamente (Reich *et al.* 1994; Chazdon 1992).

La actividad fotosintética depende tanto de la eficiencia del aparato fotoquímico como del control estomático del intercambio de gases, siendo regulada de acuerdo a características específicas de los diferentes grupos. En este sentido, se ha encontrado en varios bosques tropicales que especies que parecen tener el mismo patrón de regeneración, tienen respuestas fisiológicas y morfológicas similares (Bazzaz y Pickett 1980; Ellis *et al.* 2000; Ribeiro *et al.* 2005). En diferentes trabajos se ha encontrado que el ambiente de luz donde se desarrollan las especies pioneras es altamente heterogéneo, lo que sugiere que las especies pioneras podrían mostrar mayores niveles de plasticidad fotosintética (Bazzaz & Pickett 1980). En contraste, Pearcy (1987) enfatizó que las especies tolerantes a la sombra para alcanzar el dosel, necesitan para crecer una sucesión de claros y de doseles cerrados. El autor sugirió que las especies tolerantes a la sombra podrían en realidad ser más plásticas que las pioneras.

Aunque la hipótesis de grupos funcionales en cuanto a la asignación sucesional de las especies y grado de tolerancia a la sombra ha sido apoyada por estudios previos (Fetcher *et al.* 1987; Mulkey *et al.* 1992; Ellis *et al.* 2000), existe una alta variabilidad en la respuesta a la luz que se refleja a su vez en un amplio grado de estatus sucesional de las especies, por lo que la asignación a grupos sucesionales definidos no es siempre concisa. De hecho, las respuestas

fisiológicas de árboles tropicales de diferentes grupos sucesionales a cambios ambientales de luz no son entendidas completamente (Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1996; Ellis *et al.* 2000; Kozlowski y Pallardy 2002; Souza *et al.* 2004; Feng *et al.* 2004; Montgomery 2004; Ribeiro *et al.* 2005; Dos santos *et al.* 2006).

En este capítulo se analiza la respuesta fotosintética a la luz de brinzales de seis especies arbóreas de la selva nublada de San Eusebio, a través de los parámetros de asimilación fotosintética (A), respiración en la oscuridad (RO), punto de compensación de luz (PCL) y rendimiento cuántico aparente (Qy). En el capítulo anterior, se encontró que el gradiente de apertura del dosel en el bosque estudiado es muy estrecho (entre 0,8 y 12,6%) ya sea en claros o bosque no perturbado. Un análisis univariado de la abundancia de especies en función de esta variable encontró que a pesar de ello, la regeneración de las especies arbóreas fue baja hacia los extremos de dicho gradiente, por lo que éstas podrían considerarse como especies de tolerancia intermedia a la sombra (Lieberman *et al.* 1995; Figueroa y Lusk 2001; Lusk *et al.* 2006). Sin embargo, cuando se consideraron simultáneamente otras variables de la estructura del dosel (ej. índice de área foliar) y variables lumínicas (% de luz directa, % de luz difusa, duración y frecuencia de los rayos de sol) mediante un análisis multivariado, se detectó la existencia de un patrón, en el que algunas especies tendieron a estar en ambientes, que aunque sombreados, presentaron una alta proporción de luz difusa en relación con la proporción de luz directa recibida. Otras especies, mostraron preferencia por sitios donde la proporción de luz directa fue más alta con relación al % de luz difusa, mientras que otras especies se distribuyeron de manera independiente con respecto al ambiente de luz del sotobosque (véase capítulo 1). Esto sugiere que dentro de este grupo de especies de “tolerancia intermedia a la sombra” existe una diferenciación en su distribución que depende de la proporción entre luz directa y luz difusa.

Tomando en cuenta el agrupamiento de especies según su distribución en el sotobosque de acuerdo al ambiente de luz (capítulo 1), cabe preguntarse: ¿los brinzales pertenecientes a especies ubicadas dentro de un mismo grupo, presentan respuestas fotosintéticas similares?; ¿difieren aquellas especies pertenecientes a otros grupos al ser sometidas a diferentes regímenes de flujo fotónico fotosintético? Para tratar de dar respuesta a estas preguntas se planteó el siguiente objetivo e hipótesis:

2.1.2 Objetivo específico

Comparar la respuesta de aclimatación fotosintética a diferentes regímenes experimentales de FFF de brinzales seleccionados según su distribución en los ambientes de luz del sotobosque, a saber: 1) *Miconia meridensis* y *Tetrorchidium rubrivenium* con preferencia a ambientes donde predomina la luz directa; 2) *Aegiphila terniflora* y *Myrcianthes karsteniana* que mostraron preferencia a ambientes con predominio de luz difusa y; 3) *Beilschmiedia sulcata* y *Casearia tachirensis* que no mostraron preferencia por un ambiente de luz en particular.

2.1.3 Hipótesis específica

Si los individuos jóvenes de especies arbóreas se distribuyen diferencialmente en el sotobosque como respuesta a sus requerimientos de luz, entonces, se espera que sus respuestas fotosintéticas sean comparativamente diferentes al experimentar cambios en el ambiente de luz donde se desarrollan, particularmente, al exponer repentinamente a condiciones de alto FFF (65% del FFF a campo abierto) se espera que especies:

- con preferencia a luz directa (*Miconia meridensis* y *Tetrorchidium rubrivenium*), reduzcan temporalmente su tasa de asimilación, pero posteriormente se aclimaten, aumentando su tasa máxima de asimilación, tasa de respiración en la oscuridad y punto de compensación de luz.
- con preferencia a la luz difusa (*Aegiphila terniflora* y *Myrcianthes karsteniana*) no se aclimaten, presentando incrementos de la tasa de respiración en la oscuridad y puntos de compensación de luz y disminución de las tasas máximas de asimilación a luz saturante y del rendimiento cuántico aparente, sin evidencias de recuperación con el tiempo.
- sin preferencia definida por un ambiente de luz en particular (*Casearia tachirensis* y *Beilschmiedia sulcata*), se aclimaten, mostrando ajustes en los diferentes parámetros de la respuesta fotosintética.

Asimismo, se espera que las plantas de los diferentes grupos de tolerancia a la sombra al someterlas al tratamiento de bajo FFF (4 % del FFF a campo abierto) se aclimaten reduciendo sus tasas de asimilación y de respiración en la oscuridad y bajando sus puntos de compensación de luz..

2.2 MATERIALES y MÉTODOS

2.2.1 Aclimatación fotosintética de las especies seleccionadas en respuesta a gradientes de luz experimentales.

El experimento de aclimatación a diferentes ambientes de luz se llevó a cabo en las adyacencias del campamento del BUSE, en un área de aproximadamente dos hectáreas despejada de vegetación.

2.2.2 Diseño experimental y selección de especies

En el presente trabajo se definió la vegetación arbórea según criterios propuestos por Sáenz *et al.* (1999), donde “plántulas” son aquellos individuos menores de 30 cm de altura, “brinzales” individuos jóvenes cuya altura es igual o mayor a 30 cm y menor de 150 cm. Para determinar la respuesta fotosintética de aclimatación de las especies seleccionadas a diferentes porcentajes relativos de FFF (4%, 20% y 65%) del FFF incidente a campo abierto, se diseñó un experimento en el que plántulas de cada especie fueron colectadas del bosque y trasplantadas en bolsas de polietileno de 17 cm de diámetro y 25 cm de altura, cuyo sustrato consistió de una mezcla 1:1 de arena y suelo del bosque. Dichas plántulas fueron trasladadas a condiciones controladas del ambiente de luz bajo un umbráculo donde recibieron sólo el 20% de FFF con respecto a cielo abierto. Las plantas fueron estrictamente monitoreadas para garantizar su establecimiento, crecimiento y sobrevivencia durante un periodo de seis meses hasta que alcanzaron el tamaño de brinzal. Se regó de manera regular para evitar déficit hídrico. El diseño experimental consistió en un diseño factorial 6 x 3 donde cada tratamiento fue una combinación de especie (seis) y tres niveles de % del FFF a campo abierto (4%, 20% y 65%) y con mediciones repetidas a los 0, 15 y 120 días del experimento. Cada tratamiento constó de cinco réplicas (individuos por especie).

Se construyeron tres umbráculos ubicados en áreas expuestas a la luz directa del sol durante la mayor parte del día (tomando en cuenta, las condiciones topográficas y cercanía del bosque). El primero, construido en madera, con una superficie de 20 m² y cubierto con una malla plástica de sombreo de 80% que permite el paso de 20 % del FFF a campo abierto (moderado FFF -MFFF-). Asimismo, se construyeron dos umbráculos con tubo galvanizado, con una altura de 2 m y un área de 4 m² (2 m x 2 m). En cada uno, se dejó una apertura de la malla de sombreo desde el suelo hasta 40 cm de altura para permitir la circulación de aire. El segundo umbráculo fue cubierto con dos mallas superpuestas de 80% a fin de permitir el paso

del 4 % del FFF a campo abierto (bajo FFF -BFFF-). Finalmente, el tercer umbráculo fue cubierto con una malla de 35 % que permite el paso del 65 % del FFF a campo abierto (alto FFF -AFFF-). Se construyeron mesones metálicos de 40 cm de altura para evitar contacto directo de los envases contentivos de las plantas con el suelo del umbráculo.

De acuerdo con la agrupación de especies sugerida por los resultados obtenidos en el capítulo 1, se seleccionaron varias especies de cada grupo para cultivarlas en diferentes ambientes experimentales de luz. En el bosque, se colectaron individuos (plántulas) de doce especies relevantes *Aegiphila terniflora*, *Beilschmiedia sulcata*, *Casearia tachirensis*, *Eugenia* spp, *Miconia meridensis*, *Myrcia acuminata*, *Myrcia fallax*, *Myrcianthes karsteniana*, *Nectandra laurel*, *Ocotea macropoda*, *Prunus moritziana* y *Tetrorchidium rubrivenium*. Individuos de éstas fueron extraídos cuidadosamente y plantados en bolsas de polietileno y trasladados al umbráculo de MFFF (sombra 80 %). Algunas especies importantes no pudieron colectarse debido a la ausencia o escasez de plántulas para el momento.

De las doce especies cultivadas, se seleccionaron seis especies para estudios ecofisiológicos. Esta selección, estuvo parcialmente restringida por la disponibilidad del material vegetal, en cuanto a desarrollo, vitalidad y condiciones fitosanitarias para el momento de iniciar el experimento de aclimatación. Las especies seleccionadas fueron: *Aegiphila terniflora*, *Beilschmiedia sulcata*, *Casearia tachirensis*, *Miconia meridensis*, *Myrcianthes karsteniana* y *Tetrorchidium rubrivenium*.

De acuerdo a los resultados obtenidos en el Capítulo 1: *A. terniflora* y *M. karsteniana* son especies que requieren altos niveles de luz difusa en relación a los máximos observados a partir de las fotos hemisféricas, pero parecen ser poco tolerantes a condiciones de luz directa. Por otro lado, *B. sulcata* y *C. tachirensis* representa al grupo de especies que tienen requerimientos intermedios de luz, siendo especies que estuvieron presentes en rangos relativamente amplios del ambiente lumínico. Finalmente, *M. meridensis* y *T. rubrivenium*, fueron clasificadas en el grupo con preferencia por la luz directa.

El día de la primera medición (día 0) se hizo una selección aleatoria de los individuos de cada especie. Las plantas seleccionadas fueron trasladadas al laboratorio de Ecofisiología del ICAE para medir la respuesta fotosintética a la luz. Luego, fueron separadas en dos grupos por especie de cinco individuos cada uno. Un grupo fue colocado en el umbráculo del 4% y otro grupo en el umbráculo del 65%. Las plantas fueron distribuidas de manera aleatoria.

Al cumplirse los 15 días de la primera medición, se realizó la segunda medición para analizar las respuestas fotosintéticas en el corto plazo, para ello, se trasladaron nuevamente las plantas al laboratorio para realizar las mediciones correspondientes y luego se retornaron a los umbráculos donde permanecieron hasta el día 120 (4 meses). Las plantas fueron distribuidas aleatoriamente en cada umbráculo. Posteriormente, cada 30 días éstas fueron cambiadas de posición dentro del umbráculo para minimizar la variación local en el FFF incidente.

2.2.3 Variables microclimáticas

Se midió la irradiancia (W/m^2) tanto dentro como fuera de cada umbráculo con sensores piranómetros HOBO S-LIB-M003 conectados a una micro-estación H21-002 data logger (HOBO); además se conectaron sensores de temperatura S- TMB- M002 de 12 Bits. Dado que los registros de los sensores de luz estaban en términos de irradiancia (W/m^2) se transformaron a radiación fotosintéticamente activa (PAR, $\mu mol m^{-2} s^{-1}$) a través de la conversión propuesta por Thimijan y Heins (1983):

$$PAR (\mu mol m^{-2} s^{-1}) = [Irradiancia (W m^{-2}) / 0,219] * 0,45$$

2.2.4 Mediciones fisiológicas

Al momento de las mediciones todas las plantas habían crecido sanas y no se observó evidencia de restricción de las raíces en las bolsas. Para las mediciones de la tasa fotosintética se seleccionaron hojas bien desarrolladas, sin evidencias de senescencia, ataque de patógenos o daños mecánicos. Las mediciones realizadas en el día cero (0) corresponden al nivel de luz control (20% del FFF a campo abierto). De igual modo, para las diferentes especies estudiadas, las hojas medidas entre 0 y 15 días correspondieron a aquellas desarrolladas durante su permanencia en el umbráculo del 20% de FFF; mientras que las mediciones a los 120 días correspondieron a hojas desarrolladas en los respectivos tratamientos.

Se midió la tasa de asimilación de CO_2 (A , $\mu mol m^{-2} s^{-1}$), y la tasa de respiración en la oscuridad (RO , $\mu mol m^{-2} s^{-1}$) mediante un sistema portátil de intercambio de gases en modo abierto (LCA-4 The Analytical Development Co. Ltd., Hoddesdon, England). Este consiste de una cámara foliar, con unidad abastecedora de aire y un analizador de gases infrarrojo. Esta posee un sensor de humedad, un termistor para medir la temperatura del aire y un sensor cuántico para medir el flujo de fotones fotosintético ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$). La hoja seleccionada se colocó dentro de la cámara por la cual pasa un flujo de aire controlado, con concentraciones conocidas de vapor de agua y dióxido de carbono. Las tasas de intercambio de gases se

determinan a través de las tasas de flujo de aire del área foliar encerrada dentro de la cámara y de las diferencias de concentraciones de vapor de agua y dióxido de carbono del aire que entra y sale de la cámara (referencia y análisis). Los cálculos fueron realizados según las ecuaciones de von Caemmerer y Farquhar (1981). Para realizar las curvas de asimilación ($n=3-6$) se utilizó una fuente de luz de 1000 W, se comenzó desde la oscuridad y luego a través de la utilización de filtros colocados entre la fuente de luz y la planta, se incrementaron gradualmente los niveles de luz hasta $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

2.2.5 Procesamiento y análisis de datos

Los datos fueron organizados en una hoja de cálculo. Se calcularon las estadísticas descriptivas (media y error estándar) para todas las variables por tratamiento (combinación especie, FFF, tiempo). Se ajustaron curvas de luz (Asimilación en función del FFF) mediante una hipérbola rectangular (Landsberg 1977):

$$y = \frac{m * (a + x)}{(a + x + k)}$$

donde: y =tasa de asimilación de CO_2 (A); x = flujo de fotones fotosintético (FFF); a = punto de compensación de luz (PCL) ($a=x$ cuando $y=0$); m =tasa de asimilación máxima a luz saturante (A_{max}); k = intensidad de luz en $A_{\text{max}}/2$.

A partir de los coeficientes estimados de los parámetros de estas curvas se calculó las tasas de respiración en la oscuridad, las tasas de fotosíntesis máxima (A_{max}), los puntos de compensación de luz (PCL) y los puntos de saturación de luz (PSL). El rendimiento cuántico aparente de la fotosíntesis se estimó utilizando los valores de asimilación (A) para FFF entre 0 y $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

2.2.6 Análisis Estadístico.

El diseño experimental planteado es relativamente complejo debido a que cada combinación de especie-nivel de FFF fue medida repetidamente en el tiempo sobre los mismos individuos.

Aunque las mediciones directas se hacen sobre las hojas, se asume que éstas son representativas de la capacidad fotosintética del individuo. Para las mediciones de un mismo individuo en el tiempo, se detectó la existencia de autocorrelación entre las mediciones realizadas sobre un mismo individuo a diferentes tiempos. Esto debe tomarse en cuenta al realizar los análisis estadísticos, ya que la aplicación de las técnicas clásicas de análisis de varianza puede conducir a una estimación pobre de los términos de error, particularmente

generando mayores errores estándar, lo cual afectará los resultados e interpretación de análisis tales como comparaciones de medias y homogeneidad de varianzas (Peek *et al.* 2002).

El análisis estadístico apropiado se puede realizar con diversas técnicas para analizar modelos de medidas repetidas tales como ANOVA de medidas repetidas, MANOVA, análisis no paramétricos (Potvin *et al.* 1990) y más recientemente modelos mixtos (Peek *et al.* 2002). Particularmente, los modelos mixtos que combinan efectos fijos y efectos aleatorios están disponibles hoy día en varios paquetes estadísticos (SAS, SPSS, R) permitiendo calcular de manera correcta las estimaciones de las variables de interés en respuesta a los diferentes factores considerados (ej. especie, FFF, tiempo), pudiendo trabajarse incluso con modelos no balanceados, desigualmente replicados y con diversas estructuras de correlación entre los datos (Littell *et al.* 1996; Schabenberger y Pierce 2002; Macchiavelli *et al.* 2005).

El experimento realizado se analizó estadísticamente planteándolo como un modelo factorial de medidas repetidas. Las medidas repetidas son aquellas donde la respuesta se observa en varios momentos subsecuentes en el tiempo sobre la misma unidad experimental o sujeto (árbol, parcela, etc.), ya que interesa investigar cambios en el tiempo de características que se miden repetidamente sobre un mismo sujeto. Con este análisis es posible explorar tanto la variabilidad entre sujetos como la variabilidad correspondiente a observaciones dentro de los sujetos (Macchiavelli 2005).

En el experimento se considerará el efecto de los factores especie, FFF y tiempo de medición. Así como el efecto de las interacciones entre cada par de factores y la triple interacción: Especie×FFF×Tiempo, ya que de ignorarse éstas interacciones se obtendrían resultados erróneos desde el punto de vista de la significación estadística, debido a que si dichos efectos son significativos, estos estarían incluidos en el término de error del modelo alterando la significación estadística de los efectos simples (Macchiavelli 2005).

El procedimiento MIXED de SAS v. 9.1 (SAS 2004) permitió obtener las estimaciones para los efectos de los factores considerados y realizar las comparaciones deseadas. Para ello, los efectos de especie y FFF son efectos fijos, mientras que el tiempo se incorporó como un efecto que representa la autocorrelación entre las medidas tomadas en diferentes periodos de medición sobre los mismos individuos. Se hicieron pruebas con varias estructuras de la matriz de varianzas-covarianzas de los residuos, incluyendo el modelo que considera que no existe correlación entre las mediciones en un mismo individuo en el tiempo. Se encontró que el

modelo donde se especifica una estructura de simetría compuesta fue muy superior al modelo que no consideró dichas autocorrelaciones. Para comparar la bondad entre modelos se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC) (Macchiavelli *et al.* 2005; Schabenberger y Pierce 2002). Se determinó la significancia estadística de las interacciones y los efectos principales, no sólo en cada punto de medición, sino también la significancia estadística de los cambios en el tiempo para cada especie sometida a un nivel diferente de FFF. Así, para A_{\max} , RO, PCL y Q_y , se pudo determinar si existían diferencias estadísticamente significativas entre:

- 1) una misma especie sometida a diferentes regímenes de luz en cada tiempo de medición.
- 2) especies a cada uno de los tiempos de medición.
- 3) tiempos de medición para una misma especie y/o régimen de luz. Por ejemplo, si existen cambios significativos en el A_{\max} para una especie medida a los 15 días con respecto a la medición hecha a los 120 días para cada uno de los regímenes de luz.

El procedimiento MIXED permitió realizar comparaciones de medias entre tratamientos en los diferentes períodos de medición. Dicho procedimiento calcula las medias de mínimos cuadrados (least squares means) mediante el comando lsmeans, opción slice. Para comparar medias cuando se encontraron diferencias significativas en los efectos (por ejemplo valores de A_{\max} por especie), se utilizó la comparación de medias de Tukey (Schabenberger y Pierce 2002). Igualmente, se hicieron comparaciones dos a dos utilizando el procedimiento LSD (Least significant difference) para determinar si existían diferencias significativas en las respuestas para diferentes especies, FFF y tiempo. Para ello se usó el macro Pdmix800 de SAS, que genera tablas con las comparaciones de medias y su significación estadística a niveles α de probabilidad de 0,05 y 0,01.

Las curvas de luz se ajustaron al modelo de Landsberg (1977) con el procedimiento NLMIXED de SAS v. 9.0. Se obtuvieron los valores de r^2 , las estimaciones de los parámetros y sus respectivos errores estándar.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Variables microclimáticas

Se obtuvieron resultados de FFF y temperatura dentro y fuera de cada uno de los tres umbráculos utilizados en el experimento de regímenes de luz. Para el umbráculo del 20% el valor máximo de FFF se alcanzó en promedio alrededor de las 10:00 am con $220 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ FFF y $18,20 \text{ C}^\circ$, mientras que a cielo abierto se alcanzó un aproximado de $1100 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $24,71 \text{ C}^\circ$ (Figura 2.1). Para el umbráculo del 4% el máximo FFF se alcanzó alrededor de las 11:00 y 12:00 am con $64 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ FFF y $19,07 \text{ C}^\circ$, mientras que a cielo abierto se alcanzó un aproximado de $1350 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $24,75 \text{ C}^\circ$. En el umbráculo del 65% el máximo FFF se alcanzó entre las 10:00 y 11:00 am con $690 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ FFF y $20,08 \text{ C}^\circ$ mientras que a cielo abierto se alcanzó un aproximado de $1070 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $21,04 \text{ C}^\circ$.

2.3.2 Respuesta fotosintética a la luz

El análisis de varianza mostró que existen interacciones entre los factores Especie, FFF y Tiempo (Tabla 2.1). Todas las variables presentaron interacción Especie \times FFF \times Tiempo, a excepción de la respiración en la oscuridad (RO). Se observaron interacciones significativas en todas las variables para las interacciones FFF \times Tiempo y Especie \times Tiempo. Sin embargo, la interacción Especie \times FFF sólo fue significativa para A_{max} y Q_y .

Tabla 2.1 Resultados del modelo factorial de medidas repetidas para las variables A_{max} : asimilación máxima; Q_y : rendimiento cuántico aparente; PCL: punto de compensación de luz y RO: respiración en la oscuridad. Asteriscos indican nivel de significancia (**= $p < 0,01$) y (*= $p < 0,05$).

Efectos	A_{max}	PCL	Q_y	RO
Especie	**	**	**	Ns
FFF	**	**	**	*
Tiempo	**	*	**	**
FFF \times Tiempo	**	**	**	**
Especie \times FFF	**	ns	**	Ns
Especie \times Tiempo	**	**	**	*
Especie \times FFF \times Tiempo	**	**	**	Ns

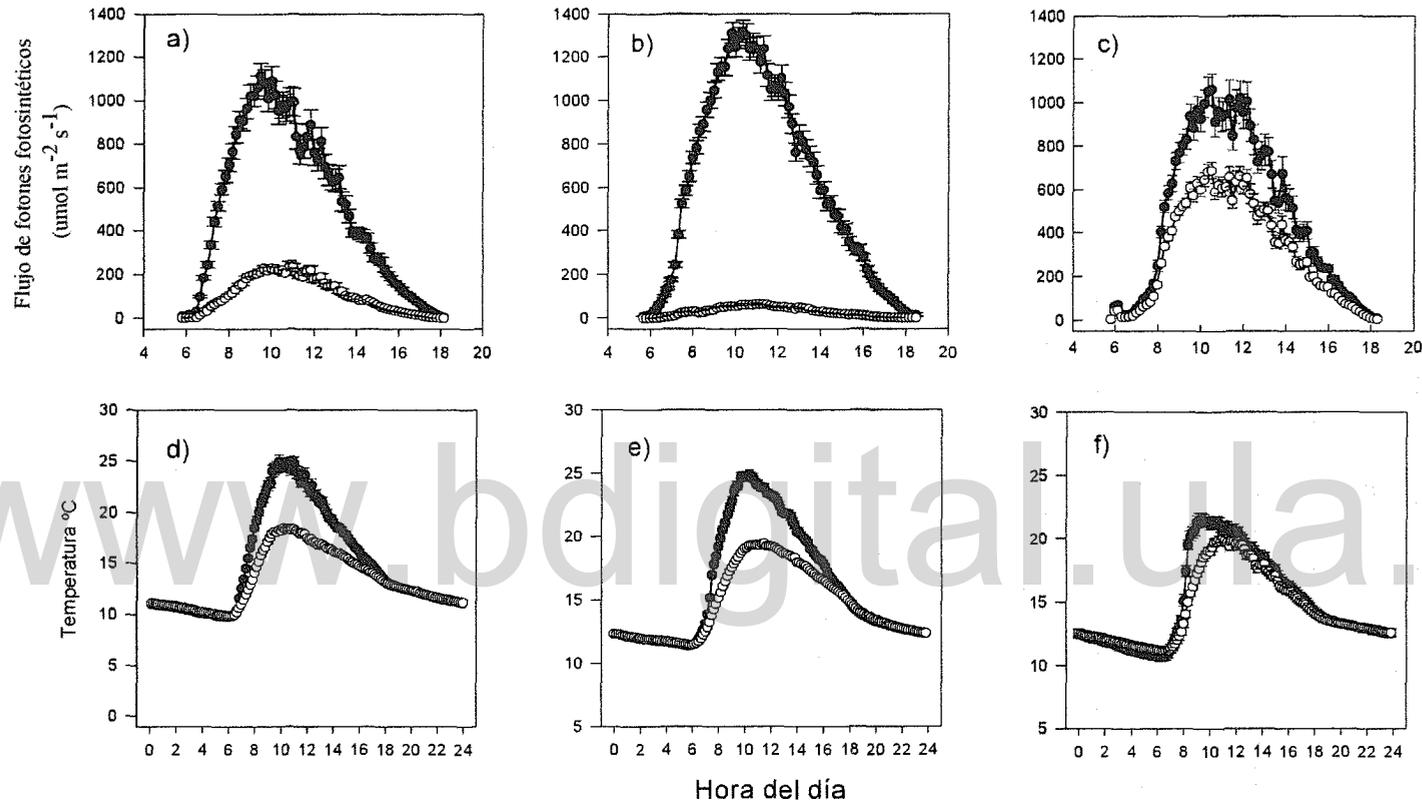


Figura 2.1 Curso del flujo de fotones fotosintéticos (FFF) y temperatura dentro de los umbráculos y a campo abierto. a) FFF umbráculo 20 % (diciembre 2010- abril 2011); b) FFF en umbráculo 4% (Abril – septiembre 2011); c) FFF en umbráculo 65% (Octubre – Diciembre 2011); d) Temperatura umbráculo 20 % (diciembre 2010- abril 2011), e) Temperatura en umbráculo 4% (Abril – septiembre 2011); f) Temperatura en umbráculo 65% (Octubre – Diciembre 2011). Datos recolectados en intervalos de 10 minutos. Círculos cerrados representan observaciones a campo abierto, círculos abiertos representan observaciones dentro de los umbráculos. Barras verticales indican error estándar.

2.3.3 Tasa de asimilación y punto de saturación de luz

Las tasas de asimilación máxima para todas las especies estuvieron entre 1,2 y 5,3 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y los puntos de saturación de luz (PSL) entre 100 y 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Figura 2.2). En la tabla 2.2 se presentan las ecuaciones de regresión para determinar A para cada tratamiento y su respectivo coeficiente de determinación r^2 .

Al inicio del experimento en MFFF, se encontraron diferencias estadísticamente significativas en A_{max} para las todas las especies (Figura 2.2), siendo *C. tachirensis* ($4,6\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y *T. rubrivenium* ($4,4\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) con las más altas A_{max} (Tabla 2.3). Todas las especies mostraron diferencias estadísticamente significativas para A_{max} entre BFFF y AFFF a los 15 días exposición (Figura 2.3). Se puede observar el efecto del cambio repentino en el ambiente de luz al que fueron sometidas las plantas. Entre MFFF y BFFF a los 15 días hubo pequeñas variaciones en el A_{max} aunque estadísticamente significativas, a excepción de *A. terniflora* (Figura 2.3a) y *C. tachirensis* (Figura 2.3c). Por el contrario, en AFFF se observó una caída estadísticamente significativa de A_{max} para todas las especies, siendo esta muy drástica (más del 50%) para *C. tachirensis*, *T. rubrivenium* y *M. meridensis* (Figuras 2.3c, 2.3e y 2.3f).

A los 15 días de exposición a AFFF los valores de A_{max} oscilaron entre 1,2 y 2,4 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, comparado con valores entre 1,9 y 4,8 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a BFFF (Tabla 2.3). A los 120 días, hubo diferencias significativas entre las A_{max} de una misma especie al comparar BFFF con AFFF, excepto para *B. sulcata* (Figura 2.3b) y *M. meridensis* (Figura 2.3e). En BFFF el A_{max} para las diferentes especies varió entre 1,3 y 3,8 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, es decir, las A_{max} disminuyeron con respecto a lo observado en MFFF.

Por otra parte, a los 120 días de exposición a BFFF, todas las especies tendieron a disminuir significativamente A_{max} , lo que sugiere una regulación descendiente del aparato fotosintético para aclimatarse a condiciones de bajo FFF (Figura 2.3). Por el contrario, en AFFF a los 120 días se observó que el A_{max} no se recuperó, excepto para *T. rubrivenium* que aumentó A_{max} (Figura 2.3f) presentando una fuerte recuperación entre los 15 y 120 días, superando la A_{max} observada a MFFF. También hubo cierta recuperación para *M. meridensis* y *B. sulcata*, que mostraron a los 120 días de exposición en AFFF un incremento con respecto a los 15 días, aunque no alcanzaron los valores observados a MFFF (Figuras 2.3b y 2.3e).

Tabla 2.2 Ecuaciones de regresión para las tasas de asimilación y sus respectivos coeficientes de determinación para las especies bajo los distintos regimenes en los diferentes tiempos de medición.

Especie	FFF (%)	Tiempo (días)	Ecuación de regresión	r ²
<i>Aegiphila terniflora</i>	20	0	$Y = 2,48 \times (-4,36 + FFF) / (2,48 + FFF + 30,11)$	0,98
	4	15	$Y = 2,45 \times (-3,80 + FFF) / (2,45 + FFF + 38,52)$	0,81
	4	120	$Y = 1,97 \times (-2,96 + FFF) / (1,97 + FFF + 31,41)$	0,94
	65	15	$Y = 2,05 \times (-3,95 + FFF) / (2,05 + FFF + 17,05)$	0,86
	65	120	$Y = 1,61 \times (-4,65 + FFF) / (1,61 + FFF + 21,83)$	0,89
<i>Beilschmiedia sulcata</i>	20	0	$Y = 1,86 \times (-5,41 + FFF) / (1,86 + FFF + 28,04)$	0,98
	4	15	$Y = 1,75 \times (-2,98 + FFF) / (1,75 + FFF + 19,28)$	0,91
	4	120	$Y = 1,28 \times (-3,00 + FFF) / (1,28 + FFF + 24,74)$	0,91
	65	15	$Y = 1,19 \times (-8,99 + FFF) / (1,19 + FFF + 33,41)$	0,85
	65	120	$Y = 1,41 \times (-5,37 + FFF) / (1,41 + FFF + 28,07)$	0,65
<i>Casearia tachirensis</i>	20	0	$Y = 4,64 \times (-3,56 + FFF) / (4,64 + FFF + 55,88)$	0,85
	4	15	$Y = 4,66 \times (-2,04 + FFF) / (4,66 + FFF + 25,77)$	0,88
	4	120	$Y = 3,17 \times (-1,46 + FFF) / (3,17 + FFF + 14,79)$	0,86
	65	15	$Y = 1,69 \times (-3,17 + FFF) / (1,69 + FFF + 12,79)$	0,86
	65	120	$Y = 1,74 \times (-2,41 + FFF) / (1,74 + FFF + 10,97)$	0,88
<i>Myrcianthes karsteniana</i>	20	0	$Y = 3,22 \times (-2,70 + FFF) / (3,22 + FFF + 27,96)$	0,98
	4	15	$Y = 3,36 \times (-2,17 + FFF) / (3,36 + FFF + 28,17)$	0,85
	4	120	$Y = 2,21 \times (-1,83 + FFF) / (2,21 + FFF + 14,69)$	0,58
	65	15	$Y = 2,53 \times (-5,83 + FFF) / (2,53 + FFF + 30,81)$	0,92
	65	120	$Y = 1,64 \times (-6,10 + FFF) / (1,64 + FFF + 24,45)$	0,93
<i>Miconia meridensis</i>	20	0	$Y = 2,69 \times (-5,72 + FFF) / (2,69 + FFF + 51,09)$	0,79
	4	15	$Y = 2,80 \times (-6,45 + FFF) / (2,80 + FFF + 46,23)$	0,75
	4	120	$Y = 1,93 \times (-5,35 + FFF) / (1,93 + FFF + 47,78)$	0,50
	65	15	$Y = 1,49 \times (-6,72 + FFF) / (1,49 + FFF + 21,77)$	0,81
	65	120	$Y = 1,96 \times (-7,67 + FFF) / (1,96 + FFF + 46,67)$	0,85
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	20	0	$Y = 4,38 \times (-5,33 + FFF) / (4,38 + FFF + 64,21)$	0,85
	4	15	$Y = 4,80 \times (-4,92 + FFF) / (4,80 + FFF + 60,04)$	0,92
	4	120	$Y = 3,82 \times (-4,89 + FFF) / (3,82 + FFF + 53,20)$	0,60
	65	15	$Y = 1,97 \times (-5,94 + FFF) / (1,97 + FFF + 26,50)$	0,90
	65	120	$Y = 5,27 \times (-7,09 + FFF) / (5,27 + FFF + 87,48)$	0,92

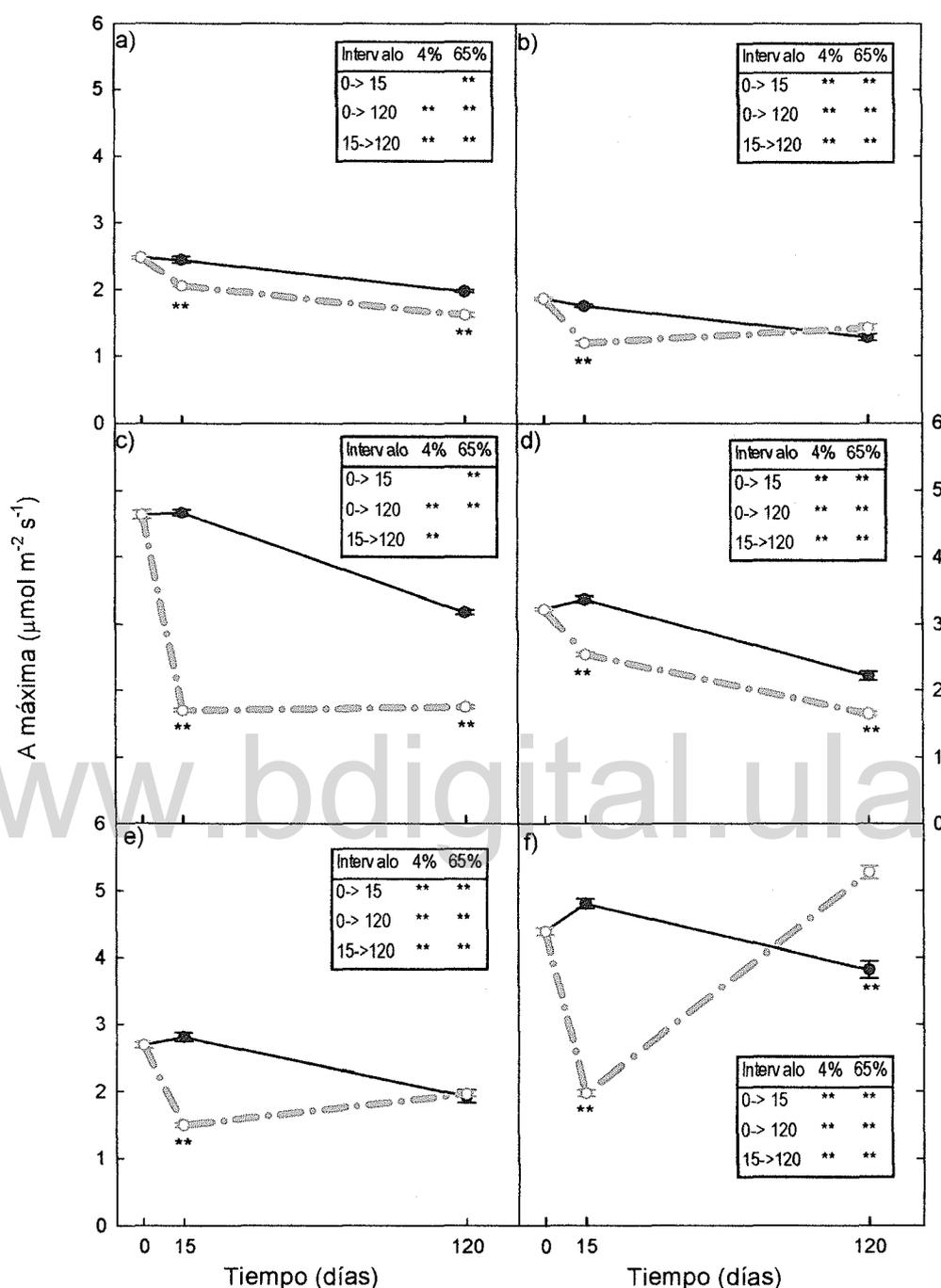


Figura 2.3 Asimilación máxima para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $p < 0,05$).

Tabla 2.3 Tasa de asimilación máxima calculada A_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer).

Tiempo: 0 días		Tiempo: 15 días				Tiempo: 120 días			
MFFF=20%		BFFF= 4%		AFFF=65%		BFFF= 4%		AFFF=65%	
Especies	A_{max}	Especies	A_{max}	Especies	A_{max}	Especies	A_{max}	Especies	A_{max}
<i>Ct</i>	4,638 ^a	<i>Tr</i>	4,801 ^a	<i>Mk</i>	2,531 ^a	<i>Tr</i>	3,817 ^a	<i>Tr</i>	5,268 ^a
<i>Tr</i>	4,382 ^a	<i>Ct</i>	4,659 ^a	<i>At</i>	2,052 ^b	<i>Ct</i>	3,175 ^b	<i>Mm</i>	1,960 ^b
<i>Mk</i>	3,215 ^b	<i>Mk</i>	3,364 ^b	<i>Tr</i>	1,968 ^{bc}	<i>Mk</i>	2,211 ^c	<i>Ct</i>	1,739 ^{bc}
<i>Mm</i>	2,686 ^c	<i>Mm</i>	2,802 ^c	<i>Ct</i>	1,689 ^{cd}	<i>At</i>	1,973 ^c	<i>Mk</i>	1,641 ^{cd}
<i>At</i>	2,484 ^c	<i>At</i>	2,447 ^d	<i>Mm</i>	1,493 ^d	<i>Mm</i>	1,926 ^c	<i>At</i>	1,613 ^{cd}
<i>Bs</i>	1,858 ^d	<i>Bs</i>	1,753 ^e	<i>Bs</i>	1,189 ^e	<i>Bs</i>	1,282 ^d	<i>Bs</i>	1,414 ^d

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies $p < 0,05$.

Estos resultados sugieren que *T. rubrivenium* es la única especie del presente estudio que ajusta su tasa de asimilación para aclimatarse a condiciones de AFFF, mientras que las demás especies muestran incapacidad a aclimatarse a condiciones de AFFF. Esta respuesta sugiere cierto grado fotoinhibición, lo cual concuerda con la clasificación de éstas especies como preferentes de ambientes sombreados donde predomina la luz difusa.

2.3.4 Punto de compensación de luz y respiración en la oscuridad

El punto de compensación de luz fue mayor en AFFF con respecto de BFFF para todas las especies a los 120 días de exposición (Figura 2.4). Sin embargo, es importante resaltar que el PCL depende de la especie, del estado de desarrollo de la planta y de las características ambientales en que se desarrolla. Los valores del PCL se encontraron entre $8,94 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *M. meridensis* (Figura 2.4 e) en AFFF a los 120 días de exposición y $1,46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *C. tachirensis* (Figura 2.4c) en BFFF a los 120 días de exposición. Los valores anteriores están en el rango de $1-10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ referidos en la literatura como PCL típicos de plantas de sombra (Azcón-Bieto *et al.* 2000). Sólo *M. karsteniana* (Figura 2.4d) y *B. sulcata* (Figura 2.4b) mostraron diferencias estadísticamente significativas entre AFFF y BFFF a los 15 días, siendo la última la que mantuvo la diferencia hasta los 120 días. Asimismo, *B. sulcata* y *M. karsteniana* mostraron el mayor incremento del PCL en AFFF a los 15 días de exposición con respecto a MFFF, sin embargo, a los 120 días de exposición en AFFF, el PCL de *B. sulcata* bajó aproximadamente un 40%, mientras que el PCL de *M. karsteniana* subió en más de 100%. En el Tabla 2.4 se observan los valores promedio de PCL y la prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer). A pesar de encontrar valores bajos del PCL, lo que denota su preferencia por sitios con mayor proporción de luz difusa, las especies *M. meridensis*, *T. rubrivenium* y *M. Karsteniana* presentan los más altos valores de PCL en AFFF a los 120 días de exposición.

La respiración en la oscuridad (RO), se redujo para todas las especies a BFFF con respecto de AFFF a los 120 días (Figura 2.5). Se ha reportado que las especies sucesionales tardías alcanzan una mayor ganancia neta de carbono en condiciones de baja luz, debido a sus bajas pérdidas de carbono por respiración (Read y Hill 1985; Chen *et al.* 2011). Esto es coincide con los resultados obtenidos en este estudio, donde se encontró diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,01$) tanto a los 15 como a los 120 días de exposición entre BFFF y AFFF. Estos resultados sugieren un ajuste en la respuesta fotosintética temprana para

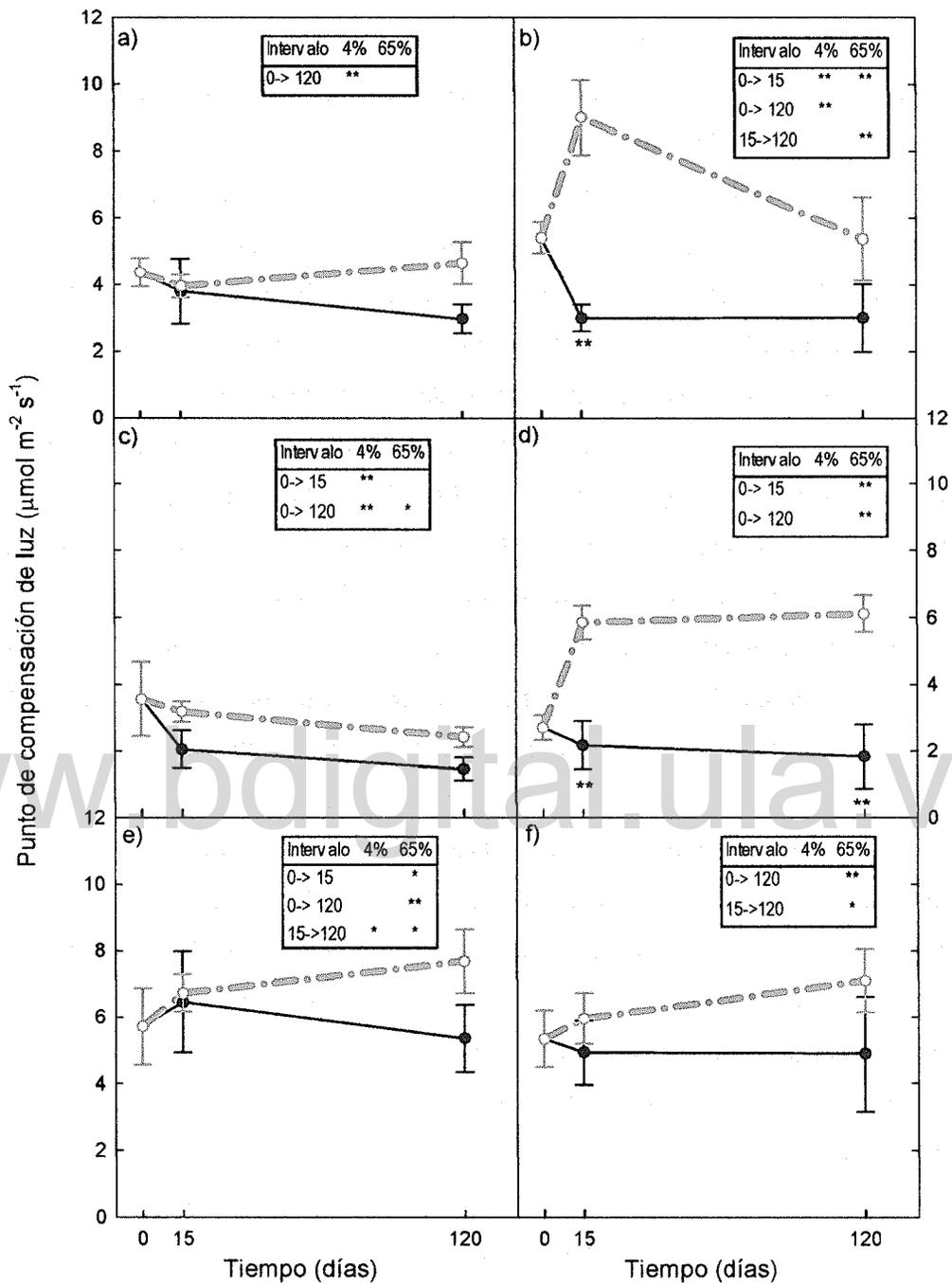


Figura 2.4 Punto de compensación de luz para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos sobre las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y * = $P < 0,05$).

Tabla 2.4 Punto de Compensación de Luz PCL ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y prueba de diferencias de medias (Método Tukey-Kramer).

Tiempo: 0 días		Tiempo: 15 días				Tiempo: 120 días			
MFFF=20%		BFFF= 4%		AFFF=65%		BFFF= 4%		AFFF=65%	
Especies	PCL	Especies	PCL	Especies	PCL	Especies	PCL	Especies	PCL
Mk	2,695ab	Ct	1,849a	Ct	3,186a	Ct	1,458a	Ct	2,415a
At	4,364ab	Mk	2,174a	At	3,950ab	Mk	1,888a	At	4,651ab
Ct	5,202ab	Bs	2,984ab	Mk	5,833ab	Bs	2,96ab	Bs	5,367ab
Bs	5,408ab	At	3,798b	Mm	6,212ab	At	2,999ab	Mk	6,098ab
Tr	8,354ab	Tr	6,545c	Tr	6,748ab	Tr	3,465b	Tr	7,201ab
Mm	8,915ab	Mm	7,495c	Bs	8,990b	Mm	6,046c	Mm	8,938b

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies $p < 0,05$.

las especies a cambios tanto repentinos como graduales en el ambiente de luz. En general, se encontraron bajas tasas de RO para todas las especies, sin embargo, *M. meridensis* y *T. rubrivenium* alcanzaron las mayores tasas de respiración a los 120 días en AFFF, aunque levemente menores a los valores en MFFF (Tabla 2.5).

2.3.5 Rendimiento cuántico

El rendimiento cuántico aparente (QY), en general, fue mayor en BFFF para todas las especies (Figura 2.6), sin embargo, sólo *C. tachirensis* (Figura 2.6c) presentó diferencias estadísticamente significativas entre BFFF y AFFF a los 15 días de exposición. Igualmente, hubo diferencias estadísticamente significativas del QY entre MFFF y AFFF a los 120 días para todas las especies, a excepción de *T. rubrivenium* (Figura 2.6 e) cuyo QY se mantuvo estable.

Se encontró que *M. karsteniana* en MFFF presentó el mayor QY ($0,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y *B. sulcata* el menor valor ($0,04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Se observó que en general las especies redujeron su QY a los 15 días al trasladarlas de MFFF a AFFF, y éste no se recuperó con el tiempo (a los 120 días del traslado de MFFF a AFFF), a excepción de *T. rubrivenium*. (Tabla 2.6).

2.4 DISCUSIÓN

Diversos autores han simulado condiciones del ambiente de luz para realizar estudios de respuestas ecofisiológicas de especies arbóreas en zonas tropicales (Oberbauer y Strain 1986; Thompson *et al.* 1992; Ashton y Berylin 1994; Ashton 1995). No obstante, es difícil replicar el ambiente lumínico del sotobosque en umbráculos, especialmente cuando se utiliza mallas de sombreo, ya que no se obtiene la misma calidad de la luz que llega al sotobosque (en especial la relación rojo /rojo lejano), ni los rayos de sol que ocurren en el interior del bosque (Chazdon y Fetcher 1984; Chazdon y Pearcy 1991; Valladares *et al.* 1997; Pearcy 2007), sin embargo, los umbráculos presentan algunas ventajas tales como el control sobre algunas características ambientales, así como algunos eventos fortuitos que suelen suceder en el interior del bosque y que pueden alterar el experimento (caída de ramas, por ejemplo). Estas ventajas permiten controlar más eficientemente las variables que intervienen en el desarrollo de las plantas y obtener información relevante de la variable de interés, en este caso, la influencia del FFF en las respuestas fisiológicas que puedan denotar o no aclimatación.

Tabla 2.5 Respiración en la oscuridad RO ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y prueba de diferencias de medias (Método Tukey-Kramer).

Tiempo: 0 días		Tiempo: 15 días				Tiempo: 120 días			
MFFF=20%		BFFF= 4%		AFFF=65%		BFFF= 4%		AFFF=65%	
Especies	RO	Especies	RO	Especies	RO	Especies	RO	Especies	RO
<i>Mk</i>	0,356 ^a	<i>Ct</i>	0,275 ^a	<i>Ct</i>	0,429 ^a	<i>Ct</i>	0,186 ^a	<i>Ct</i>	0,344 ^a
<i>Ct</i>	0,374 ^a	<i>Mk</i>	0,289 ^a	<i>At</i>	0,570 ^b	<i>Mk</i>	0,216 ^a	<i>At</i>	0,462 ^b
<i>At</i>	0,436 ^{ab}	<i>Bs</i>	0,300 ^a	<i>Mk</i>	0,580 ^b	<i>Bs</i>	0,328 ^b	<i>Bs</i>	0,471 ^b
<i>Bs</i>	0,464 ^{ab}	<i>At</i>	0,337 ^a	<i>Mm</i>	0,621 ^b	<i>At</i>	0,353 ^b	<i>Mk</i>	0,511 ^b
<i>Tr</i>	0,579 ^c	<i>Tr</i>	0,463 ^b	<i>Tr</i>	0,705 ^c	<i>Tr</i>	0,461 ^c	<i>Tr</i>	0,558 ^{bc}
<i>Mm</i>	0,633 ^c	<i>Mm</i>	0,517 ^b	<i>Bs</i>	0,801 ^d	<i>Mm</i>	0,648 ^d	<i>Mm</i>	0,617 ^c

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies $p < 0,05$.

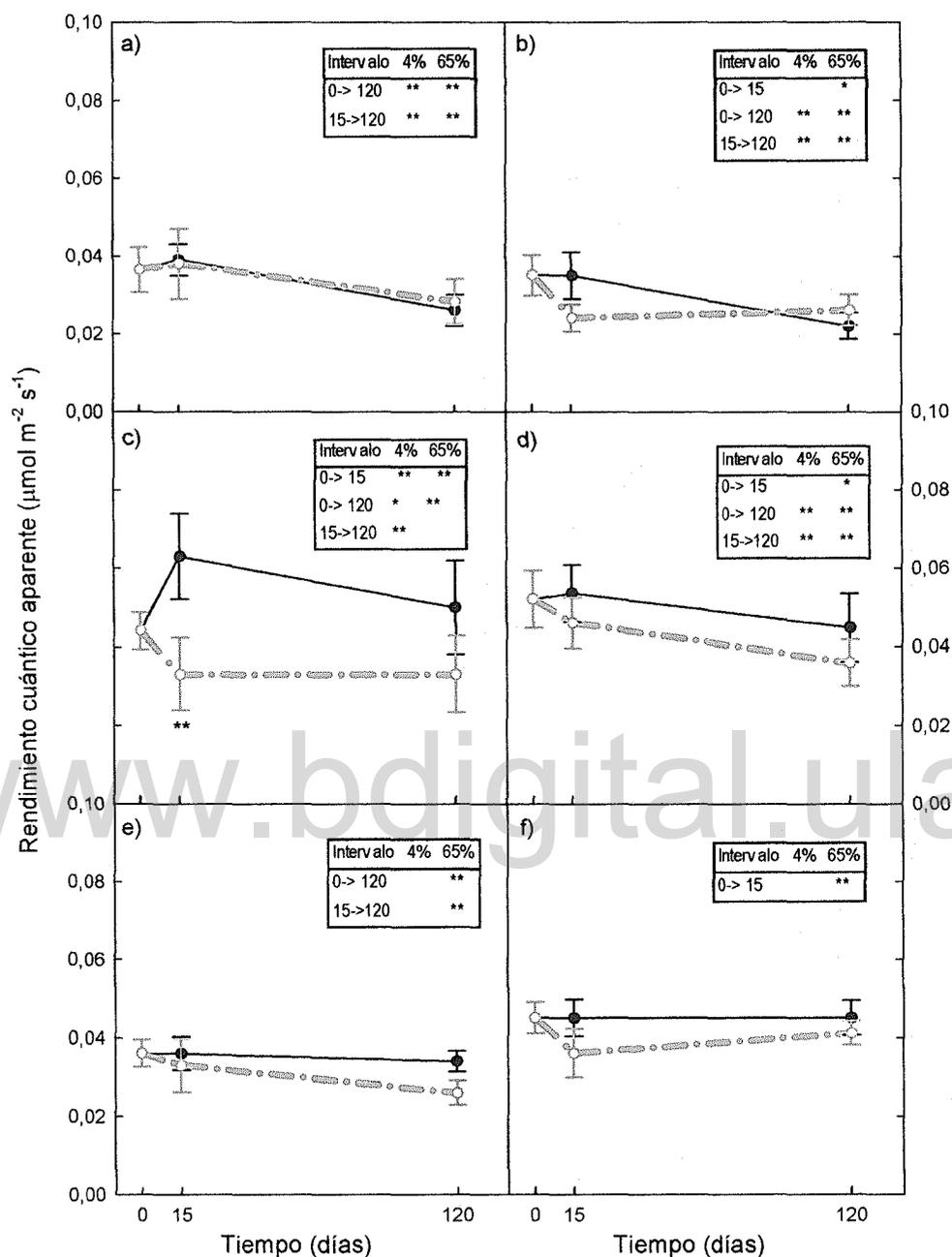


Figura 2.6 Rendimiento cuántico aparente para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos sobre las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$). Barras verticales indican error estándar.

Tabla 2.6 Rendimiento cuántico aparente QY (μ mol CO₂ fijados/ μ mol fotones absorbidos) y prueba de diferencias de medias (Método Tukey-Kramer).

Tiempo: 0 días		Tiempo: 15 días				Tiempo: 120 días			
MFFF=20%		BFFF= 4%		AFFF=65%		BFFF= 4%		AFFF=65%	
Especies	QY	Especies	QY	Especies	QY	Especies	QY	Especies	QY
<i>Mk</i>	0,049 ^a	<i>Ct</i>	0,063 ^a	<i>Mk</i>	0,045 ^a	<i>Ct</i>	0,05 ^a	<i>Tr</i>	0,041 ^a
<i>Ct</i>	0,044 ^{ab}	<i>Mk</i>	0,054 ^{ab}	<i>At</i>	0,038 ^{ab}	<i>Tr</i>	0,045 ^a	<i>Mk</i>	0,037 ^{ab}
<i>Tr</i>	0,043 ^{ab}	<i>Tr</i>	0,045 ^{bc}	<i>Tr</i>	0,036 ^{ab}	<i>Mk</i>	0,045 ^a	<i>Ct</i>	0,033 ^{abc}
<i>At</i>	0,036 ^b	<i>At</i>	0,039 ^{cd}	<i>Ct</i>	0,033 ^{bc}	<i>Mm</i>	0,034 ^b	<i>At</i>	0,028 ^{bc}
<i>Mm</i>	0,036 ^b	<i>Mm</i>	0,036 ^{cd}	<i>Mm</i>	0,033 ^{bc}	<i>At</i>	0,026 ^{bc}	<i>Bs</i>	0,026 ^c
<i>Bs</i>	0,035 ^b	<i>Bs</i>	0,035 ^d	<i>Bs</i>	0,024 ^c	<i>Bs</i>	0,022 ^c	<i>Mm</i>	0,026 ^c

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies $p < 0,05$.

Se encontró que las A_{\max} estuvieron en un rango de 1,2 a 5,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para todas las especies en los diferentes FFF y tiempos de medición. Resultados similares fueron encontrados en trabajos realizados en bosques nublados andinos para especies arbóreas en etapa juvenil. García-Núñez *et al.* (1995) estudiaron las respuestas fotosintéticas y capacidad de aclimatación a diferentes ambientes de luz (sotobosque vs claro) de dos especies de la selva nublada en San Eusebio (*R. rospigliosii* y *A. triplinervia*), especies consideradas como tolerante e intolerante a la sombra respectivamente, encontrando bajas tasas fotosintéticas para ambas (entre 1,5 y 3,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *A. triplinervia* y entre 0,7 y 1,1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *R. rospigliosii*). Los autores encontraron que ambas especies son capaces de mantener un balance de carbono positivo en ambientes muy sombreados, con tasas de asimilación de CO_2 muy bajas cercanas al punto de compensación. Resultados similares encontró Dávila (2009) para dos especies arbóreas en borde e interior de fragmentos del bosque nublado andino. La especie *A. triplinervia* con A_{\max} de 6,13 y 3,11 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y *M. acuminata* con 3,91 y 1,94 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para borde e interior de los fragmentos respectivamente; respondieron favorablemente al gradiente lumínico e hídrico existente entre el borde y el interior del fragmento, manteniendo tasas de asimilación de CO_2 muy bajas aunque positivas. Cabrera (1999) realizó mediciones puntuales (9:00 am y 1:00 pm) de intercambio de gases, para individuos juveniles de varias especies arbóreas, en claros pequeños y bajo dosel cerrado en la selva nublada La Mucuy, encontrando tasas de asimilación entre 0,36 y 0,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para individuos bajo dosel cerrado; mientras que para individuos jóvenes creciendo en claros pequeños, encontró tasas de asimilación entre 3,2 y 5,95 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, coincidiendo con las bajas tasas de asimilación reportadas para las especies de la selva nublada. Anten *et al.* (1996) estudiaron la capacidad fotosintética y el contenido de nitrógeno foliar de *T. rubrivenium* en relación a regímenes de luz en una selva nublada al noreste de Venezuela; encontrando que el crecimiento y la producción de área foliar de *T. rubrivenium* en el sotobosque estuvo limitada por la luz y no por la disponibilidad de nitrógeno. Kuptz *et al.* (2010) estudiaron la aclimatación a la luz de cuatro especies nativas de un bosque nublado montano al sur de Ecuador a 2000 m.s.n.m. cultivándolas en claros creados para experimentación. Los autores reportaron bajas tasas de asimilación tanto para las especies de sucesión intermedia (*Cedrela montana* y *Tabebuia chrysantha*) como para las especies clasificadas como de sucesión tardía (*Nectandra membranaceae* y *Podocarpus sprucei*). *Cedrela montana* a pesar de ser clasificada

como sucesional intermedia registró una disminución significativa de A_{\max} de 4,0 a 2,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a medida que aumentó el porcentaje de apertura de dosel del 10% a valores mayores del 30%, respondiendo negativamente al aumentos en los niveles de luz. Por otra parte, *N. membranaceae* no pudo clasificarse como estrictamente de la sucesión tardía ya que mostró una mayor asimilación y capacidad de aclimatación fotosintética en ambientes con alto porcentaje de dosel abierto; mientras que *P. sprucei* redujo su tasa de asimilación de 2,5 a 1,2 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ entre el más bajo y el más alto porcentaje de dosel abierto. Estos estudios confirman la dificultad de la clasificación en grupos sucesionales de las especies de la selva nublada andina.

En el presente estudio se encontró bajas tasas de asimilación de CO_2 para todas las especies, independientemente de los regímenes experimentales de luz a los que fueron sometidas, sin embargo, se encontró que *T. rubrivenium* mostró los valores más altos de A_{\max} tanto en AFFF (5,3 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) como en BFFF (3,8 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) a los 120 días de exposición, lo que coincide con estudios que comparan respuestas fotosintéticas entre especies de estatus sucesionales contrastantes, donde se ha documentado que las especies de sucesión temprana tienen mayores A_{\max} comparados con las especies de sucesión tardía, independientemente de los regímenes de luz a las que son sometidas (Bazzaz 1979; Bazzaz y Carlson 1982; Bazzaz y Pickett 1980; Oberbauer y Strain 1984; Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1991; Kitajima 1994; Walters y Reich 1996; Valladares *et al.* 2000; Reich *et al.* 2003; Chen *et al.* 2011).

Por otra parte, las tasas de respiración en la oscuridad más bajas se encontraron en BFFF. Esta respuesta puede representar un ajuste básico que permite a las plantas de sombra sobrevivir en ambientes sombríos, minimizando las pérdidas de carbono por respiración a fin de mantener un balance neto de carbono positivo (Givnish 1988; Pearcy 1997; Reich *et al.* 1998; Reich *et al.* 2003). Además de menores tasas de respiración, las especies tolerantes a la sombra, generalmente, exhiben menores PCL y PSL lo que se considera beneficioso en condiciones de baja luz, para mantener un balance de carbono positivo (Portes 2010; Chen *et al.* 2011). En el presente trabajo se encontró que *A. terniflora* y *M. karsteniana* mostraron características de plantas de sombra y no ajustaron su tasa fotosintética para aclimatarse a altos FFF; mientras que *C. tachirensis* y *B. sulcata* consideradas como más flexibles en sus respuestas fotosintéticas, mostraron algunos ajustes tanto en AFFF como en BFFF, sobre todo *B. sulcata*. Por otra parte, *T. rubrivenium* y *M. meridensis* mostraron las más altas tasas de

respiración en la oscuridad, así como puntos de compensación. Sin embargo, sólo *T. rubrivenium* presentó las más altas tasas de asimilación de CO₂, punto de saturación de luz, y rendimientos cuánticos en AFFF a los 120 días, estos resultados sugieren que *T. rubrivenium* es capaz de responder favorablemente a aumentos en el FFF; mientras que *M. meridensis* lo hace sólo parcialmente.

2.5 BIBLIOGRAFÍA

- Anten N.P., Hernández R., Medina E. (1996) The photosynthetic capacity and leaf nitrogen concentration as related to light regime in shade leaves of a montane tropical forest, *Tetrarhynchium rubrivenium*. *Functional Ecology*. 10: 491-500.
- Ashton M. (1995) Seedling growth of co-occurring *Shorea* species in simulated light environments of a rain forest. *Forest Ecology and Management*. 72: 1-12.
- Ashton M., Berylin G. (1994) A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erythrobalanus*, Fagaceae) species in different light environments. *American Journal of Botany*. 81: 589-597.
- Azcón-Bieto J., Fleck I., Aranda X., Xambó A. (2000) Fotosíntesis en un ambiente cambiante, en: Azcón-Bieto J., Talón M. (Eds.), *Fundamentos de Fisiología Vegetal*, McGraw-Hill interamericana, Barcelona. pp. 522.
- Bazzaz F., Carlson W.P. (1982) Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional species. *Oecologia*. 54: 313-316.
- Bazzaz F., Pickett S. (1980) Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 287-310.
- Bazzaz F.A. (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 10: 351-371.
- Bazzaz F.A. (1984) Dynamic of wet tropical forest and their species strategies, en: Medina E., Mooney H.A., Vásquez-Yáñez C. (Eds.), *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropical*. The Hague. Boston. Lancaster. pp. 233- 243.
- Boardman N.K. (1977) Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 28: 335-377.
- Cabrera H. (1999) Fotosíntesis y fotoinhibición. Mecanismos de aclimatación a la luz en especies de la sucesión de bosques tropicales montanos. Tesis de Doctorado. Postgrado en Ecología Tropical, ICAE., Mérida, Venezuela, Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. pp. 171.
- Chazdon R. (1992) Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gaps transects. *Oecologia*. 92: 586-595.
- Chen J., Zhang Q., Li X., Cao K. (2011) Steady and dynamic photosynthetic responses of seedling from contrasting successional groups under low-light growth conditions. *Physiologia Plantarum*. 141: 84-95.

- Dávila I. (2009) Efecto borde y respuestas funcionales en el establecimiento de *Alchornea triplinervia* y *Myrcia acuminata* en un fragmento de la selva nublada Andina. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. pp 77.
- Dos santos D.L., Rakocevic M., Takaki M., Ribaski J. (2006) Morphological and physiological responses of *Cedrela fissilis* Vellozo (Meliaceae) seedling of light. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 49: 171-182.
- Ellis A., Hubbell S., Potvin C. (2000) In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional groups hypothesis. *Canadian Journal of Botany*. 78: 1336-1347.
- Feng Y.L., Cao K.F., Zhang J.L. (2004) Photosynthetic characteristics, dark respiration, and leaf mass per unit area in seedlings of four tropical tree species grown under three irradiances. *Photosynthetica*. 42: 431-437.
- Fetcher N., Oberbauer S.F., Rojas G., Strain B.R. (1987) Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 35 (supl.1): 97-110.
- García - Nuñez C., Azócar A., Rada F. (1995) Photosynthetic acclimation to light in juveniles of two cloud forest tree species. *Trees*. 10: 114-124.
- Givnish T.J. (1988) Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*. 15: 63-92.
- Kitajima K. (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*. 98: 419-428.
- Kozłowski T.T., Pallardy S.G. (2002) Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Botanical Review*. 68: 270-334.
- Kuptz D., Grams T.E.E., Günter S. (2010) Light acclimation of four native tree species in felling gaps within a tropical mountain rainforest. *Trees-Structure and Function*. 24: 117-127.
- Landsberg J. (1977) Some useful equations for biological studies. *Experimental Agriculture*. 13: 273-286.
- Littell R., Milliken F., Stroup W., Wolfinger R. Schabenberger O. (1996) SAS System for Mixed Models SAS Institute, Cary, N.C. pp 804.
- Macchiavelli R., Balzarini M., Casanoves F. (2005) Aplicaciones de modelos mixtos en agricultura y forestería. Universidad de Puerto Rico. Mayagüez. pp 189.
- Montgomery R.A. (2004) Effects of understory foliage on patterns of light attenuation near the forest floor. *Biotropica*. 36: 33-39.
- Mulkey S.S., Percy R.W. (1992) Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. *Functional Ecology*. 6: 719-729.
- Oberbauer S., Strain B. (1984) Photosynthesis and successional status of Costa Rica rain forest species. *Photosynthesis Research*. 5: 227-232.

- Pearcy R.W. (2007) Responses of Plants to Heterogeneous Light Environments, en: Pugnaire F., Valladares F. (Eds.), *Functional Plant Ecology*. New York. pp 213-255.
- Pearcy R.W. (1997) Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest tree in canopy, gap and understory micro-environments. *Functional Ecology*. 1: 169-178.
- Peek M., Russek-Cohen E., Wait D., Forseth I. (2002) Physiological response curve analysis using nonlinear mixed models. *Oecologia* 132: 175-180.
- Pickett S.A.T., Collins S.L., Armesto J.J. (1987) Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review*. 53: 335-371.
- Potvin C., Lechowicz M., Tardif S. (1990) The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* 71: 1389-1400.
- Ramos J., Grace J. (1990) The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical trees from Mexico. *Functional Ecology*. 4: 667-677.
- Read J., Hill R. (1985) Photosynthetic response to light os Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rainforest *Syzygium* species. *New Phytologist*. 101: 731-742.
- Reich P.B., Walters M.B., Tjoelker M.G., Vanderklein D., Buschena C. (1998) Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*. 12: 395-405.
- Reich P.B., Ellsworth D., Uhl C. (1994) Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazon forest. *Functional Ecology*. 9: 65-76.
- Reich P.B., Wright I.J., Cavender-Bares J., Craine J.M., Oleksyn J., Westoby M. (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Science*. 164: 143-164.
- Ribeiro R., Souza G., Oliveira R., Machado E. (2005) Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botânica*. 28: 149-161.
- SAS (2004) SAS/STAT 9.1. SAS Institute Inc.Cary, NC. EEUU.
- Schabenberger O., Pierce F. (2002) Contemporary statistical models for the plant and soil sciences.CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 737.
- Sims D.A., Pearcy R.W. (1989) Photosynthetic characteristics of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, and a related crop species, *Colocasia esculenta* grown in contrasting light environments. *Oecologia*. 79: 53-59.
- Souza G.M., Ribeiro R.V., Santos M.G., Ribeiro H.L., Oliveira R.F. (2004) Functional groups of Forest succession as dissipative structures: An applied study. *Brazilian Journal of Biology*. 64: 709-720.
- Strauss-Debenedetti S., Bazzaz F. (1991) Plasticity and acclimation to light in tropical Moreceae of different successional positions. *Oecologia*. 87: 377-387.

- Strauss-Debenedetti S., Bazzaz F. (1996) Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. , Mulkey S. S., Chazdon R. L., Smith A. P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York. pp. 162–186.
- Thimijan R.W., Heins R.D. (1983) Photometric, radiometric and quantum light units of measure: a review of procedures for interconversion. *HortScience* 18: 818-822.
- Thompson W., Huang L., Kriedemann P. (1992) Photosynthetic response to light and nutrients in sun tolerant and shade tolerant rain forests tree. *Australian Journal of Plant Physiology*. 19: 19-42.
- Valladares F., Allen M., Pearcy R.W. (1997) Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia*. 111: 505-514.
- Valladares F., Wright J., Lasso E., Kitajima K., Pearcy R. (2000) Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*. 81: 1925-1936.
- von Caemmerer S., Farquhar G.D. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*. 153: 376-387.
- Walters M.B., Reich P.B. (1996) Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology*. 77: 841-853

www.bdigital.ula.ve

CAPÍTULO 3

Fluorescencia de la Clorofila *a* de Brinzales Cultivados a Diferentes Regímenes de Luz**3.1 INTRODUCCIÓN**

En los bosques nublados las nubes afectan la cantidad de luz y aumentan su variabilidad espacio-temporal (Hogan y Machado 2002), pudiendo ser afectado el aparato fotosintético por la baja o alta radiación solar que puede ocurrir en un momento dado (Valladares *et al.* 2000; Pearcy 2007). Las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis son sensibles a condiciones de altos FFF, siendo afectadas por la reducción de la eficiencia cuántica efectiva y potencial del fotosistema II (FSII). Estos eventos disminuyen el flujo de electrones a través de los fotosistemas, conduciendo a una menor formación de ATP y NADPH y reduciendo la fijación de CO₂. La fotoinhibición es definida como la disminución en el desempeño fotosintético debido a un exceso de energía lumínica absorbida (Long *et al.* 1994; Baker 2008; Takahashi y Badger. 2010). Debido al desacople entre procesos biofísicos y bioquímicos, las plantas captarían más energía de la que pueden utilizar fotosintéticamente, provocando un desbalance energético (Huner *et al.* 1998; Niyogi 1999, 2000). La fotoinhibición puede representar daños al fotosistema II, específicamente a la proteína D1 (fotoinhibición crónica), debido al exceso de energía lumínica, sin embargo, también puede ser un mecanismo fotoprotector (fotoinhibición dinámica) (Ribeiro *et al.* 2004; Laisk *et al.* 1998). La respuesta a diferentes intensidades de luz depende de las especies (tolerantes a la sombra o intolerantes a la sombra) y de los procesos fisiológicos y ambientales (Bazzaz y Carlson 1982; Pearcy 1983; Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1991; Chazdon 1988; Chazdon y Pearcy 1991; Singsaas *et al.* 2002; Leakey *et al.* 2002; Laekey *et al.* 2003). Altos FFF pueden dañar el aparato fotosintético especialmente en hojas adaptadas a la sombra, o en hojas donde el metabolismo fotosintético ha estado inhibido por otros tipos de estrés, por ejemplo, temperaturas extremas o estrés hídrico (Krause 1988; Long *et al.* 1994; Tezara *et al.* 2010; Herrera *et al.* 2010; Matthew *et al.* 2012).

El complejo proteína-pigmento del FSII es muy susceptible de sufrir “fotodaño” que resulta en fotoinhibición y finalmente suprime la asimilación fotosintética de CO₂, el crecimiento y productividad de las plantas (Takahashi y Murata 2008). Sin embargo, las plantas tienen mecanismos fotoprotectores (Polyánka *et al.* 2002; Baker 2008), con los cuales

los daños al FSII pueden ser eficientemente reparados (Kozlowsky y Pallardy 2002; Ribeiro *et al.* 2005; Nishiyama *et al.* 2006; Murata *et al.* 2007; Takahashi y Murata 2008).

En muchos casos, un elevado FFF provoca fotoinhibición y destrucción fotooxidativa del aparato fotosintético caracterizado por una reducción en la eficiencia de utilización de la luz (Krause y Weis 1991). La fotoinhibición es provocada por la pérdida del funcionamiento del fotosistemas II (FSII) que se manifiesta como una disminución transitoria o permanente, en la eficiencia cuántica de la fotosíntesis (mol de CO₂ fijado por mol de fotones absorbidos). La fotoinhibición puede ser el resultado del “fotodaño” directo en los centros de reacción del FSII y producto de la “fotoprotección” en la cual la energía de excitación en exceso es reorientada y disipada principalmente como calor, procesos que logran un balance entre la energía recibida por los FSII y la capacidad de éstos para utilizarla (Baker 1991; Demmig-Adams y Adams 1992, Aro *et al.* 1993; Long *et al.* 1994). La protección ocurre mayoritariamente por medio de un mecanismo donde interviene un gradiente de pH transtilacoidal y pigmentos del ciclo de la xantofila (Demmig-Adams 1990, Pfündel y Bilger 1994). En la disipación del exceso de energía desde los complejos antena colectores de luz de carotenoides-clorofilas de los FS I y FS II, se requiere una alta concentración de protones dentro del tilacoide que depende de la presencia de componentes de-epoxidados del ciclo de la xantofila (Demmig-Adams *et al.* 1996).

En hojas expuestas a alta radiación existe una correlación entre el aumento en el quenching no fotoquímico (qN) y la formación de zeaxantina, lo que ocurriría de manera proporcionalmente lineal en respuesta al nivel de luz (Demmig-Adams 1990, Demmig-Adams *et al.* 1996, Müller *et al.* 2001). La emisión de fluorescencia de la clorofila *a* se ha convertido en uno de los métodos más importantes para evaluar el comportamiento fotosintético (Seaton y Walker 1990). Para ello debe determinarse la fluorescencia mínima, F₀, cuando todos los centros de reacción están abiertos (QA totalmente oxidados) y la fluorescencia máxima, F_m, cuando todos los centros están cerrados (QA totalmente reducidos). La diferencia entre F₀ y F_m es llamada fluorescencia variable, F_v. La razón F_v/F_m en promedio es de 0,8-0,83 en hojas no fotoinhibidas, siendo una medida de la máxima eficiencia cuántica potencial de los FSII (Krause y Weis 1991). Diferentes tipos de estrés ambiental que afectan la eficiencia del FSII, producen una disminución característica de la razón F_v/F_m, que puede usarse para medir el rendimiento máximo fotoquímico del FSII (Baker 1991; Krause y Weis 1991).

En el presente capítulo se analizó a través del monitoreo de diferentes parámetros de la fluorescencia de la clorofila *a*, las respuestas fotosintéticas y de aclimatación de brinzales de seis especies arbóreas representativas del bosque nublado denso alto del BUSE sometidas a diferentes regímenes experimentales de luz, para lo cual se plantearon los siguientes objetivos e hipótesis específicas:

3.1.2 Objetivos específicos

- Determinar experimentalmente el efecto fotoinhibitorio de cambios repentinos en el ambiente de luz en brinzales del bosque nublado con distinto grado de tolerancia a la sombra a través de parámetros de la fluorescencia de la clorofila *a*: tasa de transporte de electrones, eficiencia cuántica del fotosistema II, eficiencia cuántica máxima del fotosistema II, coeficiente de disipación fotoquímica y no fotoquímica.
- Comparar los parámetros de la fluorescencia de la clorofila *a* de brinzales cultivados bajo diferentes regímenes experimentales de luz de especies seleccionadas según su distribución en los ambientes de luz del sotobosque, a saber: 1) *Miconia meridensis* y *Tetrorchidium rubrivenium* que prefieren ambientes donde predomina la luz directa; 2) *Aegiphila terniflora* y *Myrcianthes karsteniana* que prefieren ambientes con predominio de luz difusa y; 3) *Beilschmiedia sulcata* y *Casearia tachirensis* que no mostraron preferencia por un ambiente de luz en particular.

3.1.3 Hipótesis específica

Si los individuos jóvenes de especies arbóreas se distribuyen diferencialmente en el sotobosque como respuesta a sus requerimientos de luz (según su estatus de tolerancia a la sombra), se espera que sus respuestas de fluorescencia de la clorofila *a* sean comparativamente diferentes al experimentar cambios en el ambiente de luz donde se desarrollan, por lo tanto, al exponer repentinamente plantas creciendo en un FFF moderado (20% del FFF a campo abierto) a condiciones de alto FFF (65% del FFF a campo abierto) los individuos de especies:

- con preferencia a luz directa (*Miconia meridensis* y *Tetrorchidium rubrivenium*) se aclimatarán, aumentando, por tanto, las tasas de transporte de electrones (ETR), la eficiencia cuántica del fotosistema II y el F_v/F_m con respecto de los valores observados a moderado FFF, lo que sugeriría ausencia de fotoinhibición.

- con preferencia a la luz difusa (*Aegiphila terniflora* y *Myrcianthes karsteniana*) no se aclimatarán, lo que se traducirá en menor tasa de transporte de electrones y disminución de la eficiencia cuántica del fotosistema II y de F_v/F_m con respecto a los valores encontrados en moderado FFF. Estos parámetros no se recuperarán con el tiempo, mostrando indicios de fotoinhibición crónica.
- sin preferencia definida por un ambiente de luz en particular (*Casearia tachirensis* y *Beilschmiedia sulcata*), su aparato fotosintético se aclimatará a altos o bajos regímenes de luz, mostrando ajustes en los parámetros de fluorescencia de la clorofila *a* (fotoinhibición dinámica) lo que indicaría una eficiente capacidad para dispersar la energía en exceso y aclimatarse a ambientes cambiantes de luz.

Se espera que las plantas de los diferentes grupos de tolerancia a la sombra al someterlas a bajo FFF (4 % del FFF a campo abierto) se aclimatarán disminuyendo las tasas de transporte de electrones (ETR) y de la eficiencia cuántica del fotosistema II. Sin embargo, se espera que F_v/F_m se mantenga en valores cercanos al máximo (alrededor de 0,83).

3.2 MATERIALES y MÉTODOS

En el Capítulo 2 se describió el diseño experimental utilizado para evaluar la respuesta fotosintética de las especies seleccionadas a diferentes regímenes de luz. Las mediciones de fluorescencia, se realizaron simultáneamente con las de respuesta fotosintética y se hicieron sobre los mismos individuos, de acuerdo a dicho diseño. Para medir la posible fotoinhibición de las plantas se usó un fluorómetro portátil PAM- 2100 (Heinz Walz GmbH 2003) con una pinza (2030-B, Walz, Effeltrich, Germany) para ajustar la fibra óptica en un ángulo de 60° y a una distancia fija de la hoja. La pinza tiene un microsensor para monitorear FFF y una termocupla para medir la temperatura del envés de la hoja. Se tomaron mediciones de hojas adaptadas a la oscuridad (por doce horas). Los siguientes parámetros se determinaron para evaluar la actividad fotoquímica: a) eficiencia cuántica potencial [$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$]; b) eficiencia cuántica efectiva [$\Delta F/F_m' = (F_m' - F)/F_m'$] del FSII (Genty *et al.* 1989); c) coeficiente de extinción fotoquímica [$qP = (F_m' - F)/(F_m' - F_o')$]; d) coeficiente de extinción no fotoquímica [$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$] (Van Kooten y Snel (1990); donde F_m y F_o son los valores relativos de la señal de fluorescencia máximo y mínimo respectivamente para hojas adaptadas a la oscuridad, mientras que F_m' , F y F_o' son los valores máximo, de equilibrio

("steady state") y mínimo de la señal de fluorescencia en el estado adaptado a la luz. (Demmig-Adams y Björkman 1987; Krall y Edwards 1992). La tasa aparente de transporte de electrones (ETR) a través del fotosistema II definida como $ETR = \Delta F/F_m' \times FFF \times 0,5 \times$ absorbancia; donde 0,5 se refiere a la partición de energía de excitación (fotones) distribuida entre el FSII y el FSI (Genty *et al.* 1989). La absorbancia foliar fue determinada mediante una esfera de integración LI-1800-12. Para el análisis estadístico de los datos se empleó el mismo procedimiento que en el capítulo 2.

3.3 RESULTADOS.

Todos los factores y sus interacciones tuvieron efectos estadísticamente significativos para F_v/F_m , (Tabla 3.1). Sin embargo, el efecto de la interacción Especie×FFF fue no significativo para las demás variables, de igual manera el efecto de FFF no fue significativo para ETR, Φ_{FSII} y qP, además, la interacción FFF × Tiempo no fue significativa para Φ_{FSII} y ETR. Es importante hacer notar que la interacción Especie × FFF × tiempo sólo fue altamente significativa estadísticamente para F_v/F_m y significativa estadísticamente para qP; mientras que para ETR, Φ_{FSII} y qN fue no significativa estadísticamente.

Para todos parámetros de la fluorescencia de la clorofila *a* se realizó el análisis de varianza (Véase capítulo 2). Para los valores obtenidos a un FFF de $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el cual todas las especies habían alcanzado su punto de saturación a la luz.

Tabla 3.1 Significación estadística de los factores individuales e interacciones para las variables de fluorescencia. Asteriscos indican nivel de significancia (**= $p < 0,01$ *= $p < 0,05$ y ns = no significativo).

Factores	F_v/F_m	ETR	Φ_{FSII}	qP	qN
Especie	**	**	**	**	**
FFF	**	ns	ns	ns	**
Tiempo	**	*	*	ns	**
FFF×Tiempo	**	ns	ns	**	**
Especie×FFF	**	ns	ns	ns	ns
Especie×Tiempo	**	**	**	**	**
Especie×FFF×Tiempo	**	ns	ns	*	ns

3.3.1 Eficiencia cuántica máxima del FS II (Fv/Fm)

El valor de Fv/Fm varió significativamente entre especies, niveles de FFF y tiempo de medición. A los 15 días del experimento, todas las especies mostraron una reducción estadísticamente significativa en Fv/Fm en AFFF con respecto a los valores observados a los 0 días en MFFF, excepto *M. meridensis* que su Fv/Fm no mostró diferencia estadísticamente significativa entre AFFF y MFFF a los 15 días de medición. (Figura 3.1 y Tabla 3.2). *Aegiphylla. terniflora* (Figura 3.1a) y *M. karsteniana* (Figura 3.1d) presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los regímenes de BFFF y AFFF entre los 15 y 120 días de exposición, de igual forma presentaron diferencias significativas en AFFF en los periodos de 0 a 15 días y de 0 a 120 días respectivamente, mostrando un descenso con el tiempo de exposición en AFFF. Estos resultados sugieren fotoinhibición crónica en ambas especies ya que no recuperaron los Fv/Fm observados en MFFF. Por otro lado, en AFFF, *B. sulcata* (Figura 3.1b) aumentó leve, pero significativamente Fv/Fm entre entre los 15 y 120 días, Sin embargo, no alcanzó el Fv/Fm observado en MFFF. En el caso de *C. tachirensis* (Figura 3.1c) mostró diferencias estadísticamente significativas entre AFFF y BFFF a los 15 días de exposición, pero a los 120 días estas diferencias se anularon debido a la recuperación en el Fv/Fm en AFFF. Es importante destacar hacer notar que tanto *C. tachirensis* como *B. sulcata* presentaron una tendencia al incremento de sus valores de Fv/Fm en AFFF de los 15 a los 120 días, aunque no alcanzaron los valores de Fv/Fm a MFFF. Por otra parte, *M. meridensis* (Figura 3.1e) y *T. rubrivenium* (Figura 3.1f) fueron las únicas especies que mostraron una recuperación total del Fv/Fm en AFFF a los 120 días. Esto indica que ambas especies presentan una recuperación en la eficiencia cuántica del FSII en AFFF, lo que sugiere una fotoinhibición dinámica y capacidad de aclimatarse a ambientes con altos FFF.

3.3.2 Eficiencia cuántica del FSII (Φ FSII)

En general, la eficiencia cuántica presentó poca variación entre especies y fue poco afectada por el cambio en FFF. (Figura 3.2 y Tabla 3.3). A los 15 días no hubo diferencias estadísticamente significativas entre AFFF y BFFF (Figura 3.2) para las especies, a excepción de *B. sulcata* (Figura 3.2b), que aumentó la Φ FSII en AFFF. Por otra parte *A. terniflora* (Figura 3.2a) fue la única especie que mostró diferencias significativas entre AFFF y BFFF a los 120 días, siendo la Φ FSII superior en BFFF. *Tetrorchidium rubrivenium* presentó los mayores valores de Φ FSII en todos los tratamientos a excepción de BFFF a los 120 días.

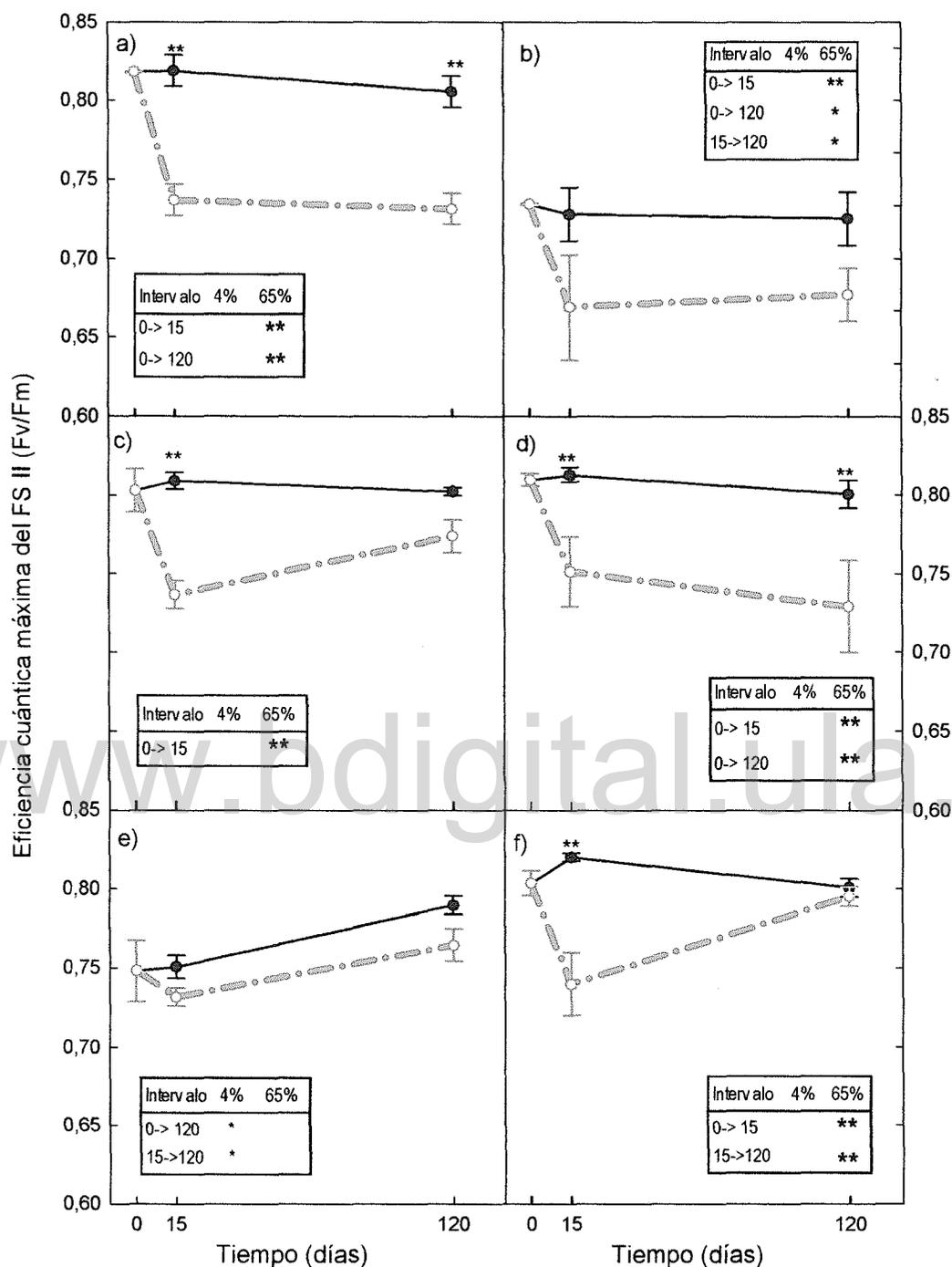


Figura 3.1 Eficiencia cuántica máxima del FSII: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos sobre las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y * = $P < 0,05$).

Tabla 3.2 Eficiencia cuántica máxima del FSII (Fv/Fm) y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer).

Tiempo: 0 días		Tiempo: 15 días				Tiempo: 120 días			
MFFF=20%		BFFF= 4%		AFFF=65%		BFFF= 4%		AFFF=65%	
Especies	Fv/Fm	Especies	Fv/Fm	Especies	Fv/Fm	Especies	Fv/Fm	Especies	Fv/Fm
<i>At</i>	0,82 ^a	<i>Tr</i>	0,82 ^a	<i>Mk</i>	0,75 ^a	<i>At</i>	0,81 ^a	<i>Tr</i>	0,80 ^a
<i>Mk</i>	0,81 ^b	<i>At</i>	0,82 ^a	<i>Bs</i>	0,74 ^b	<i>Ct</i>	0,80 ^b	<i>Ct</i>	0,77 ^b
<i>Tr</i>	0,80 ^c	<i>Mk</i>	0,81 ^b	<i>Tr</i>	0,74 ^{bc}	<i>Tr</i>	0,80 ^b	<i>Mm</i>	0,77 ^b
<i>Ct</i>	0,80 ^c	<i>Ct</i>	0,81 ^b	<i>At</i>	0,74 ^c	<i>Mk</i>	0,80 ^b	<i>Bs</i>	0,75 ^c
<i>Bs</i>	0,78 ^d	<i>Bs</i>	0,78 ^c	<i>Ct</i>	0,74 ^c	<i>Mm</i>	0,79 ^c	<i>At</i>	0,73 ^d
<i>Mm</i>	0,75 ^c	<i>Mm</i>	0,75 ^d	<i>Mm</i>	0,73 ^d	<i>Bs</i>	0,76 ^d	<i>Mk</i>	0,73 ^d

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies p<0,05

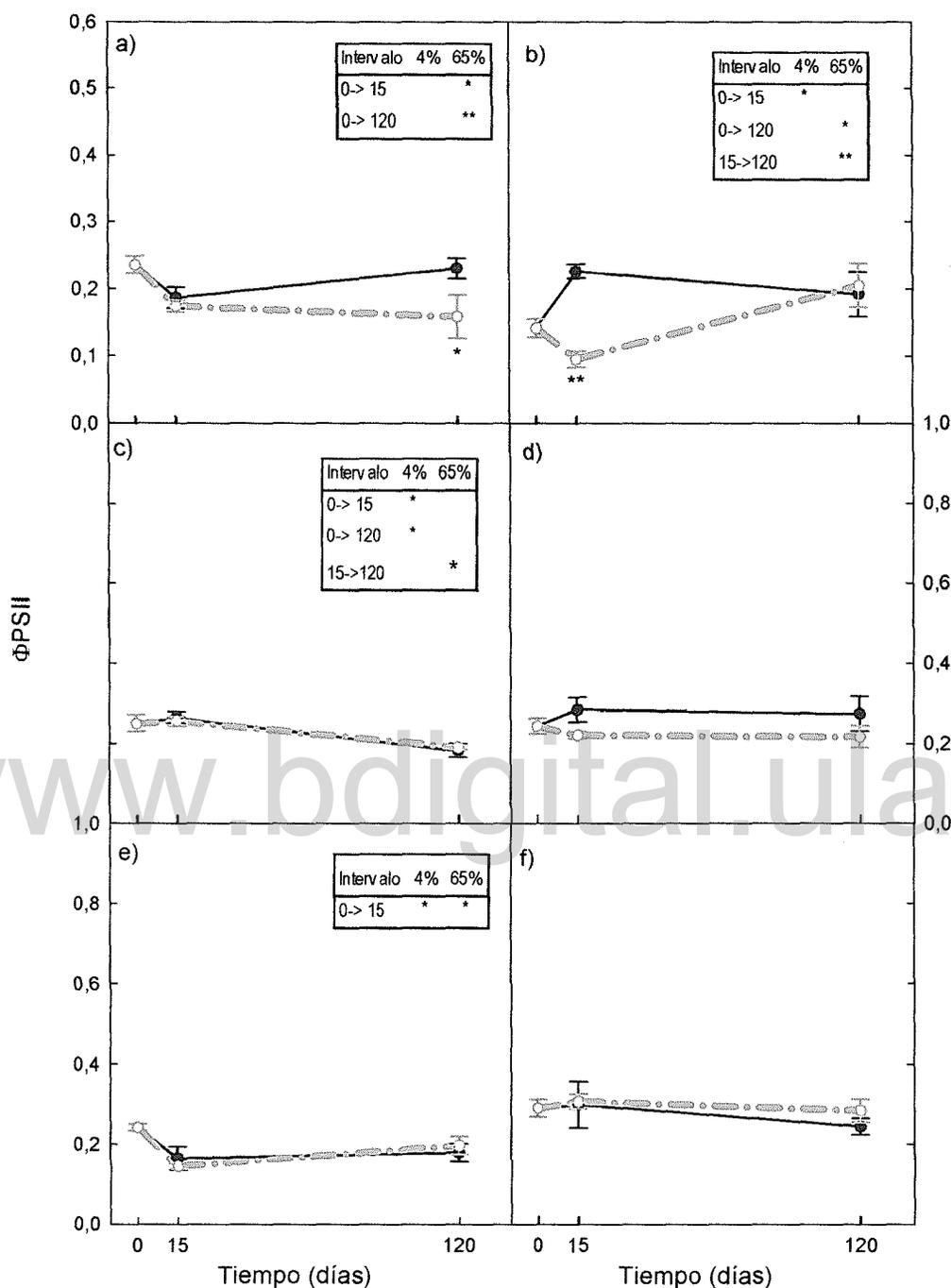


Figura 3.2 Eficiencia cuántica del FSII a FFF= 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$).

Tabla 3.3 Eficiencia cuántica del FSII (Φ FSII) a $700 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer)

Tiempo: 0 días		Tiempo: 15 días				Tiempo: 120 días			
MFFF=20%		BFFF= 4%		AFFF=65%		BFFF= 4%		AFFF=65%	
Especies	Φ FSII	Especies	Φ FSII	Especies	Φ FSII	Especies	Φ FSII	Especies	Φ FSII
At	0,29 ^a	Tr	0,298 ^a	Tr	0,309 ^a	Mk	0,277 ^a	Tr	0,283 ^a
Mk	0,25 ^{ab}	Mk	0,287 ^{ab}	Ct	0,255 ^{ab}	At	0,245 ^a	Mk	0,219 ^a
Tr	0,245 ^{ab}	Ct	0,265 ^{ab}	Mk	0,223 ^{abc}	Tr	0,230 ^a	Bs	0,204 ^a
Ct	0,243 ^a	Bs	0,226 ^a	At	0,172 ^{abc}	Ct	0,192 ^a	Mm	0,197 ^a
Bs	0,236 ^a	At	0,185 ^a	Mm	0,145 ^{bc}	Mm	0,183 ^a	Ct	0,191 ^a
Mm	0,142 ^b	Mm	0,163 ^b	Bs	0,094 ^c	Bs	0,179 ^a	At	0,156 ^a

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies $p < 0,05$.

En general, en AFFF a los 120 días, las especies disminuyeron Φ FSII con respecto a los valores mostrados en MFFF, a excepción de *T. rubrivenium* que mantuvo estable el valor de Φ FSII y de *B. sulcata* que incrementó en 43% el Φ FSII.

3.3.3 Tasa de transporte de electrones (ETR).

El comportamiento de la ETR difirió poco entre los tratamientos de AFFF y BFFF aunque difirió considerablemente entre especies tanto en magnitud como en variabilidad temporal (Tabla 3.4). Para la ETR sólo *M. karsteniana* (Figura 3.3d) presentó diferencias estadísticamente significativas a los 15 días de exposición entre BFFF y AFFF; mientras que *A. terniflora* (Figura 3.3a) fue la única en presentar diferencias a los 120 días de exposición entre BFFF y AFFF. Estas dos especies se caracterizaron por mantener los mayores valores de ETR en BFFF. Mientras que las demás especies no presentaron diferencias significativas entre AFFF y BFFF con el tiempo (Figura 3.3b, c, e y f). Los más altos promedios de ETR los presentó *T. rubrivenium* a excepción del tratamiento a BFFF a los 120 días, donde *M. karsteniana* presentó el mayor valor (Tabla 3.4). Por otra parte, *A. terniflora*, *C. tachirensis*, *M. karsteniana*, *M. meridensis*, *T. rubrivenium* mostraron una disminución del ETR a AFFF a los 120 días al compararlos con los valores alcanzados en MFFF, siendo la disminución más notoria la de *A. terniflora* con un 53,8%, mientras que *T. rubrivenium* presentó la menor disminución con tan sólo el 2% con respecto a MFFF. *B. sulcata* fue la única que mostró un aumento del ETR en AFFF a los 120 días del 20,8 % con respecto a MFFF.

3.3.4 Coeficiente de disipación fotoquímica (qP)

El qP presentó pocas diferencias significativas entre especies, pero fue en general, significativamente más elevado en AFFF que en BFFF (Figura 3.4 y Tabla 3.5), con la excepción de *B. sulcata* (Figura 3.4b) que mostró un incremento significativo de qP en BFFF a los 15 días. A los 120 días se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre AFFF y BFFF para *B. sulcata*, *M. meridensis* (Figura 3.4e), *T. rubrivenium* (Figura 3.4f) y altamente significativas para *C. tachirensis* (Figura 3.4c). En MFFF y en BFFF y AFFF a los 120 días no hubo diferencias significativas entre especies (Tabla 3.5).

Tabla 3.4 Tasa de transporte de electrones calculada (ETR) a $700 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer)

Tiempo: 0 días		Tiempo: 15 días				Tiempo: 120 días			
MFFF=20%		BFFF= 4%		AFFF=65%		BFFF= 4%		AFFF=65%	
Especies	ETR	Especies	ETR	Especies	ETR	Especies	ETR	Especies	ETR
<i>Tr</i>	82,199 ^a	<i>Tr</i>	85,638 ^a	<i>Tr</i>	88,666 ^a	<i>Mk</i>	78,725 ^a	<i>Tr</i>	79,875 ^a
<i>Mm</i>	70,362 ^a	<i>Mk</i>	83,111 ^a	<i>Ct</i>	73,627 ^{ab}	<i>Tr</i>	69,461 ^{ab}	<i>Mk</i>	66,657 ^{ab}
<i>Mk</i>	69,907 ^a	<i>Ct</i>	76,091 ^a	<i>Mk</i>	63,962 ^{ab}	<i>At</i>	66,476 ^{ab}	<i>Mm</i>	56,247 ^{ab}
<i>Ct</i>	68,662 ^a	<i>At</i>	52,04 ^{ab}	<i>At</i>	53,729 ^{abc}	<i>Ct</i>	52,455 ^{ab}	<i>Ct</i>	55,107 ^{ab}
<i>At</i>	68,268 ^a	<i>Mm</i>	44,176 ^{ab}	<i>Mm</i>	41,255 ^{bc}	<i>Mm</i>	51,349 ^{ab}	<i>At</i>	44,451 ^{ab}
<i>Bs</i>	32,286 ^b	<i>Bs</i>	32,219 ^b	<i>Bs</i>	27,170 ^c	<i>Bs</i>	37,807 ^b	<i>Bs</i>	39,017 ^b

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies $p < 0,05$.

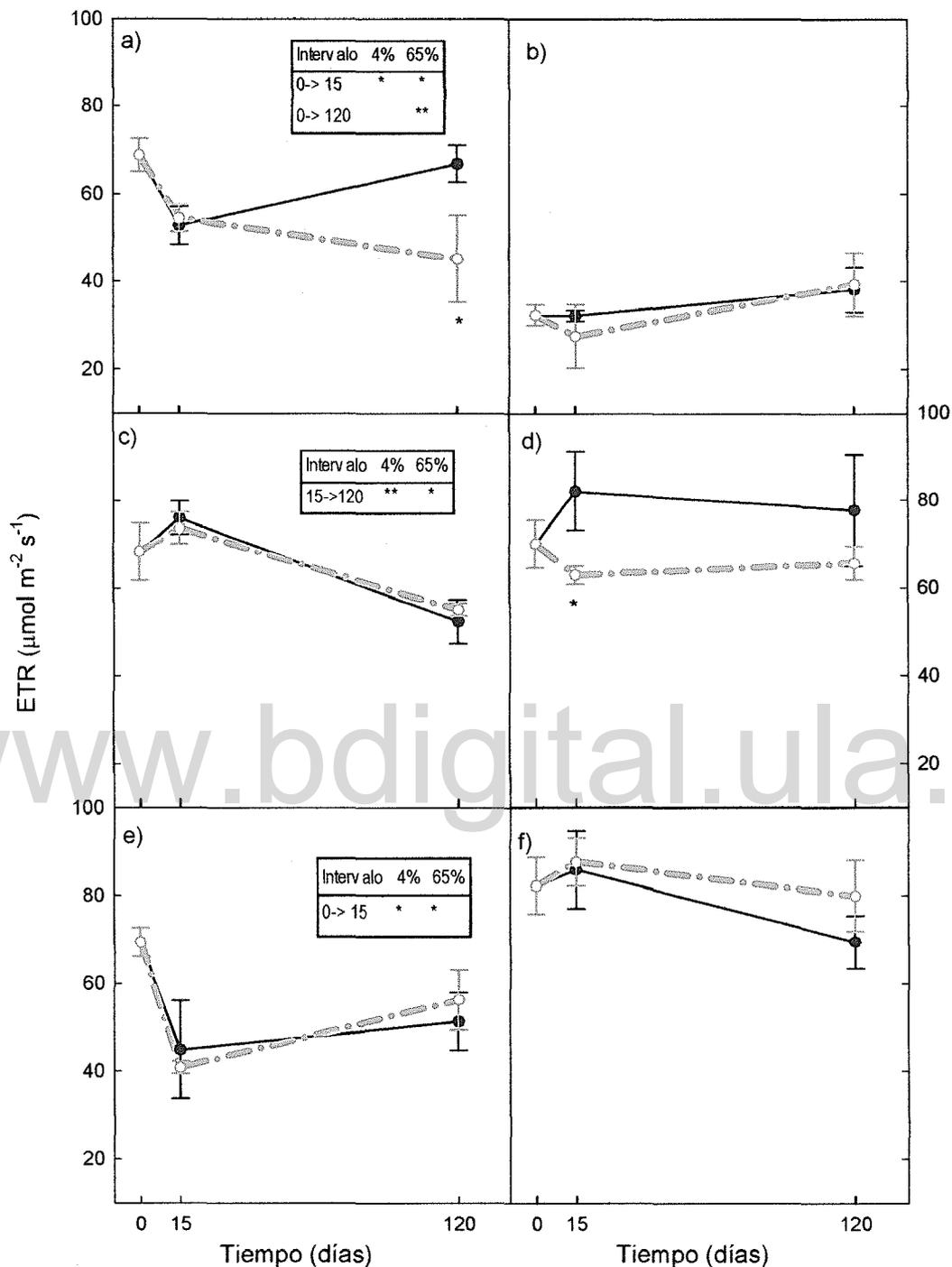


Figura 3.3 Transporte de electrones a través del FSII a $\text{FFF} = 700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$).

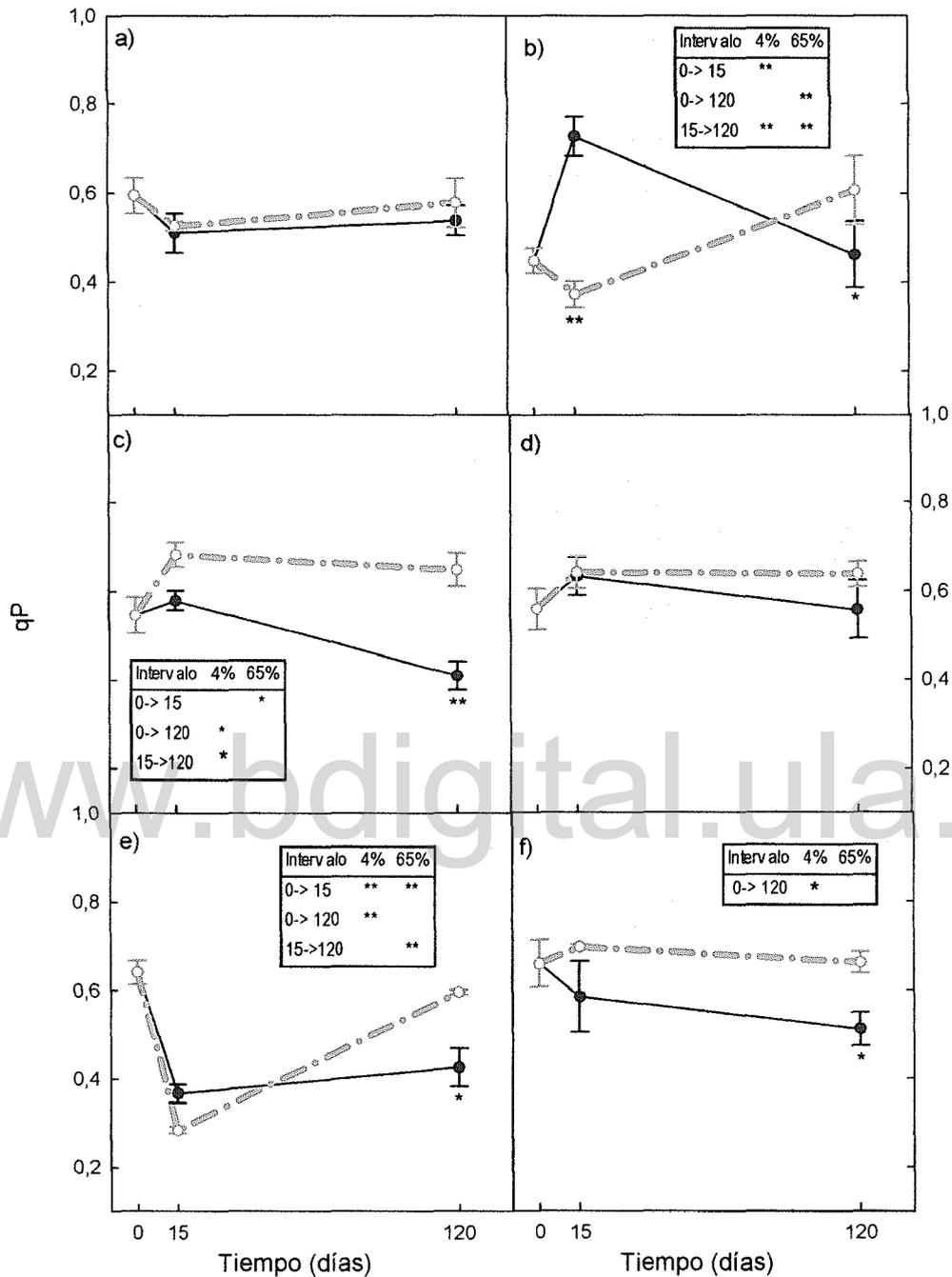


Figura 3.4 Coeficiente de disipación fotoquímica (qP) para FFF= 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivinium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y * = $p < 0,05$).

Tabla 3.5 Coeficientes de disipación fotoquímica (qP) a $700 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer)

Tiempo: 0 días		Tiempo: 15 días				Tiempo: 120 días			
MFFF=20%		BFFF= 4%		AFFF=65%		BFFF= 4%		AFFF=65%	
Especies	qP	Especies	qP	Especies	qP	Especies	qP	Especies	qP
<i>Tr</i>	0,659 ^a	<i>Bs</i>	0,721 ^a	<i>Tr</i>	0,699 ^a	<i>Mk</i>	0,572 ^a	<i>Tr</i>	0,661 ^a
<i>Mm</i>	0,647 ^a	<i>Mk</i>	0,647 ^{ab}	<i>Ct</i>	0,683 ^a	<i>At</i>	0,534 ^a	<i>Mk</i>	0,652 ^a
<i>At</i>	0,595 ^a	<i>Tr</i>	0,581 ^{ab}	<i>Mk</i>	0,656 ^{ab}	<i>Tr</i>	0,511 ^a	<i>Ct</i>	0,649 ^a
<i>Mk</i>	0,559 ^a	<i>Ct</i>	0,579 ^{ab}	<i>At</i>	0,514 ^{abc}	<i>Bs</i>	0,463 ^a	<i>Bs</i>	0,608 ^a
<i>Ct</i>	0,546 ^a	<i>At</i>	0,502 ^{ab}	<i>Bs</i>	0,373 ^{bc}	<i>Mm</i>	0,426 ^a	<i>Mm</i>	0,596 ^a
<i>Bs</i>	0,453 ^a	<i>Mm</i>	0,362 ^b	<i>Mm</i>	0,286 ^c	<i>Ct</i>	0,409 ^a	<i>At</i>	0,566 ^a

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies $p < 0,05$.

3.3.5 Coeficiente de disipación no fotoquímica (qN)

El coeficiente de disipación no fotoquímica, en general, fue mayor en AFFF que en BFFF, difirió relativamente poco entre especies y tiempos de medición para todas las especies. A los 15 días, qN fue mayor en AFFF con respecto de BFFF, pero sin diferencias estadísticamente significativas y se mantuvo igual con respecto de MFFF, excepto por *M. meridensis* que presentó una caída de qN tanto en AFFF como en BFFF (Figura 3.5e).

A los 120 días las diferencias entre AFFF y BFFF si fueron significativas, para todas las especies excepto *M. meridensis* (Figura 3.5e) y *T. rubrivenium* (Figura 3.5f). Es importante notar que *M. meridensis* y *C. tachirensis* mostraron un aumento estadísticamente significativo en qN desde MFFF hasta los 120 días de exposición en AFFF. El coeficiente de disipación no fotoquímico (Tabla 3.6), alcanzó los máximos valores en el tratamiento de AFFF a los 120 días; siendo *C. tachirensis* y *A. terniflora* los que mostraron los más altos valores de qN; seguidos de *B. sulcata* y *M. meridensis* mientras que los valores más bajos de qN se encontraron para *M. karsteniana* y *T. rubrivenium*.

Además de analizar el experimento como un modelo factorial de medidas repetidas, se realizó la prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov de una cola, con el objetivo de identificar si las curvas de los parámetros de la fluorescencia de la clorofila *a* medidas bajo diferentes FFF, son significativamente diferentes con respecto a la curva de referencia originada en MFFF (Tabla 3.7). El ETR (Figura 3.6) mostró en general, una disminución altamente significativa de las curvas en AFFF-120 días con respecto a la control, sin embargo, *T. rubrivenium* sólo presentó una disminución (-) significativa con respecto a la curva control. *B. sulcata* presentó un incremento altamente significativo (++) en el ETR con respecto a la curva de ETR control. Para Φ FSII (Figura 3.7), sólo *B. sulcata* presentó una diferencia significativa (+) con la curva control al alcanzar mayores valores de Φ FSII para $p < 0,05$ en AFFF a 120 días, coincidiendo con su mayor respuesta de ETR en AFFF a los 120 días respecto al control. Por su parte, *A. terniflora* presentó una disminución en la curva de Φ FSII con respecto a la control para $p < 0,05$; acompañado de también una disminución (-) del ETR del mismo tratamiento a 120 días.

Para el parámetro qN (Figura 3.8) *A. terniflora* (Figura 3.8a) mostró un incremento en AFFF 120 días con respecto a MFFF altamente significativo (++)

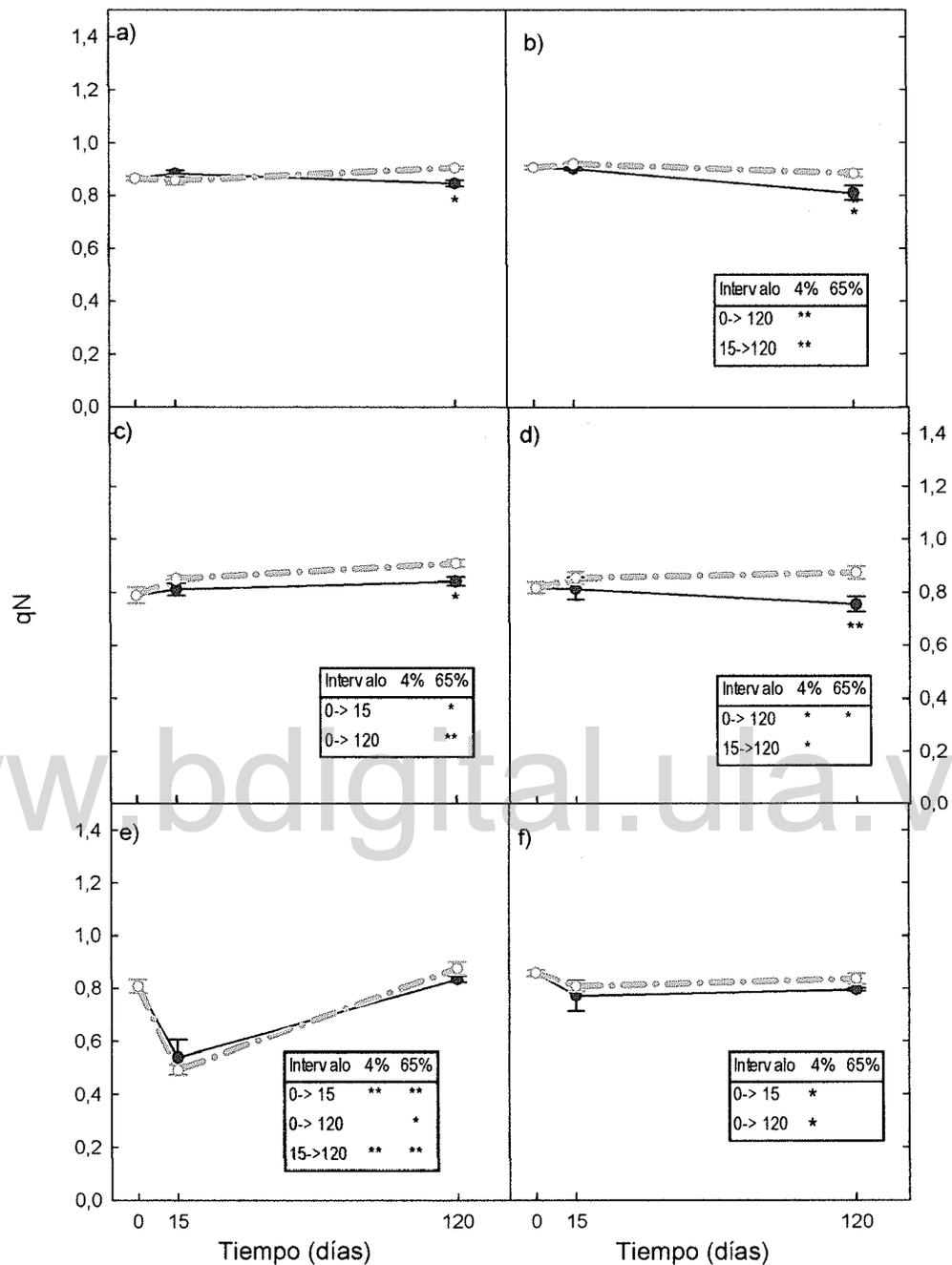


Figura 3.5 Coeficiente de disipación no fotoquímica a FFF= 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$).

Tabla 3.6 Coeficiente de disipación no fotoquímica (qN) a 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y prueba de diferencias de medias (Tukey-Kramer)

Tiempo: 0 días		Tiempo: 15 días				Tiempo: 120 días			
MFFF=20%		BFFF= 4%		AFFF=65%		BFFF= 4%		AFFF=65%	
Especies	qN	Especies	qN	Especies	qN	Especies	qN	Especies	qN
<i>Bs</i>	0,905 ^a	<i>Bs</i>	0,900 ^a	<i>Bs</i>	0,921 ^a	<i>At</i>	0,846 ^a	<i>Ct</i>	0,906 ^a
<i>At</i>	0,864 ^{ab}	<i>At</i>	0,883 ^a	<i>At</i>	0,857 ^a	<i>Mm</i>	0,840 ^a	<i>At</i>	0,904 ^a
<i>Tr</i>	0,857 ^{ab}	<i>Mk</i>	0,813 ^a	<i>Mk</i>	0,852 ^a	<i>Ct</i>	0,834 ^a	<i>Bs</i>	0,882 ^a
<i>Mk</i>	0,816 ^b	<i>Ct</i>	0,812 ^a	<i>Ct</i>	0,849 ^a	<i>Bs</i>	0,808 ^a	<i>Mm</i>	0,875 ^a
<i>Mm</i>	0,807 ^{ab}	<i>Tr</i>	0,771 ^a	<i>Tr</i>	0,805 ^a	<i>Tr</i>	0,794 ^a	<i>Mk</i>	0,871 ^a
<i>Ct</i>	0,788 ^b	<i>Mm</i>	0,541 ^b	<i>Mm</i>	0,492 ^b	<i>Mk</i>	0,755 ^a	<i>Tr</i>	0,834 ^a

Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies $p < 0,05$.

Tabla 3.7 Diferencias estadísticas (Prueba de Kolmogorov-Smirnov de una cola) entre el tratamiento control MFFF (20 % FFF- 0 días) y los demás tratamientos para las curvas de los parámetros de fluorescencia de la clorofila *a* en función de la PAR. (+ y ++ la curva es significativamente mayor a la control con $p < 0,05$ y $p < 0,01$ respectivamente; - y -- la curva es significativamente menor a la control con $p < 0,05$ y $p < 0,01$ respectivamente; ns = la curva no presenta diferencias estadísticamente significativas con respecto de la curva control).

Variable	ETR				Φ FSII				qN				qP					
	%FFF		BFFF		AFFF		BFFF		AFFF		BFFF		AFFF		BFFF		AFFF	
días	15	120	15	120	15	120	15	120	15	120	15	120	15	120	15	120	15	120
<i>B. sulcata</i>	-	++	-	++	++	ns	-	+	-	--	++	--	++	-	--	++	-	++
<i>M. karsteniana</i>	++	++	ns	--	ns	+	ns	ns	ns	-	+	++	ns	+	ns	+	ns	+
<i>C. tachirensis</i>	++	--	+	--	ns	ns	-	ns	ns	+	+	++	ns	-	+	ns	+	ns
<i>T. rubrivenium</i>	ns	--	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns	--	ns	ns	ns	-	ns	-	ns	+
<i>M. meridensis</i>	--	--	--	--	ns	ns	ns	ns	--	ns	--	+	--	-	--	--	ns	ns
<i>A. terniflora</i>	--	ns	--	--	-	ns	-	-	+	ns	ns	++	-	ns	ns	ns	+	+

FFF: flujo fotónico fotosintético ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); BFFF (4% del FFF a campo abierto); AFFF (65% del FFF a campo abierto); ETR (tasa de transporte de electrones); Φ FSII (rendimiento cuántico del FSII); qN (coeficiente de disipación no fotoquímica); qP (coeficiente de disipación fotoquímica);

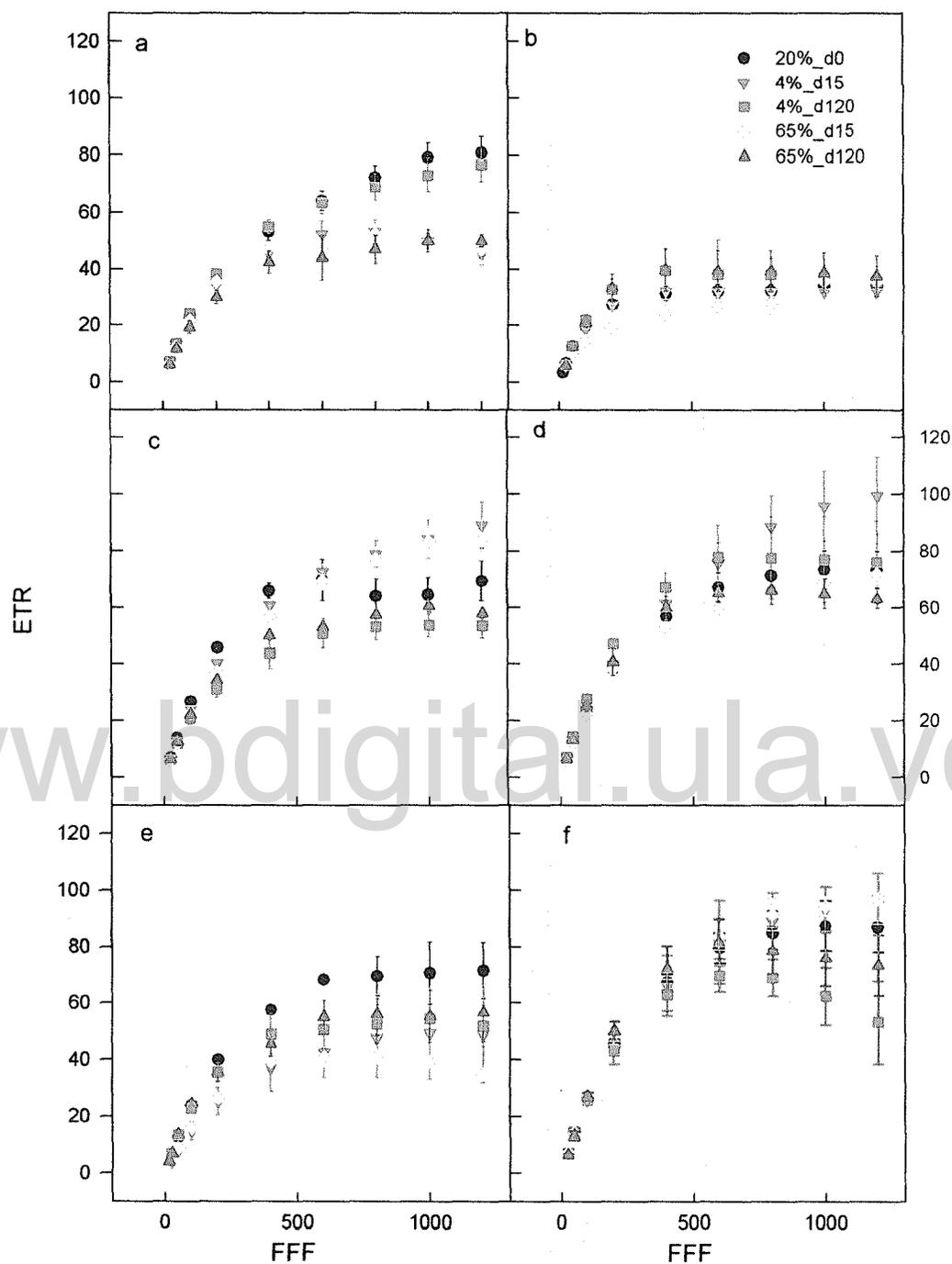


Figura 3.6 Transporte de electrones a través del FSII a diferentes FFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Las barras verticales indican error estándar (n=3).

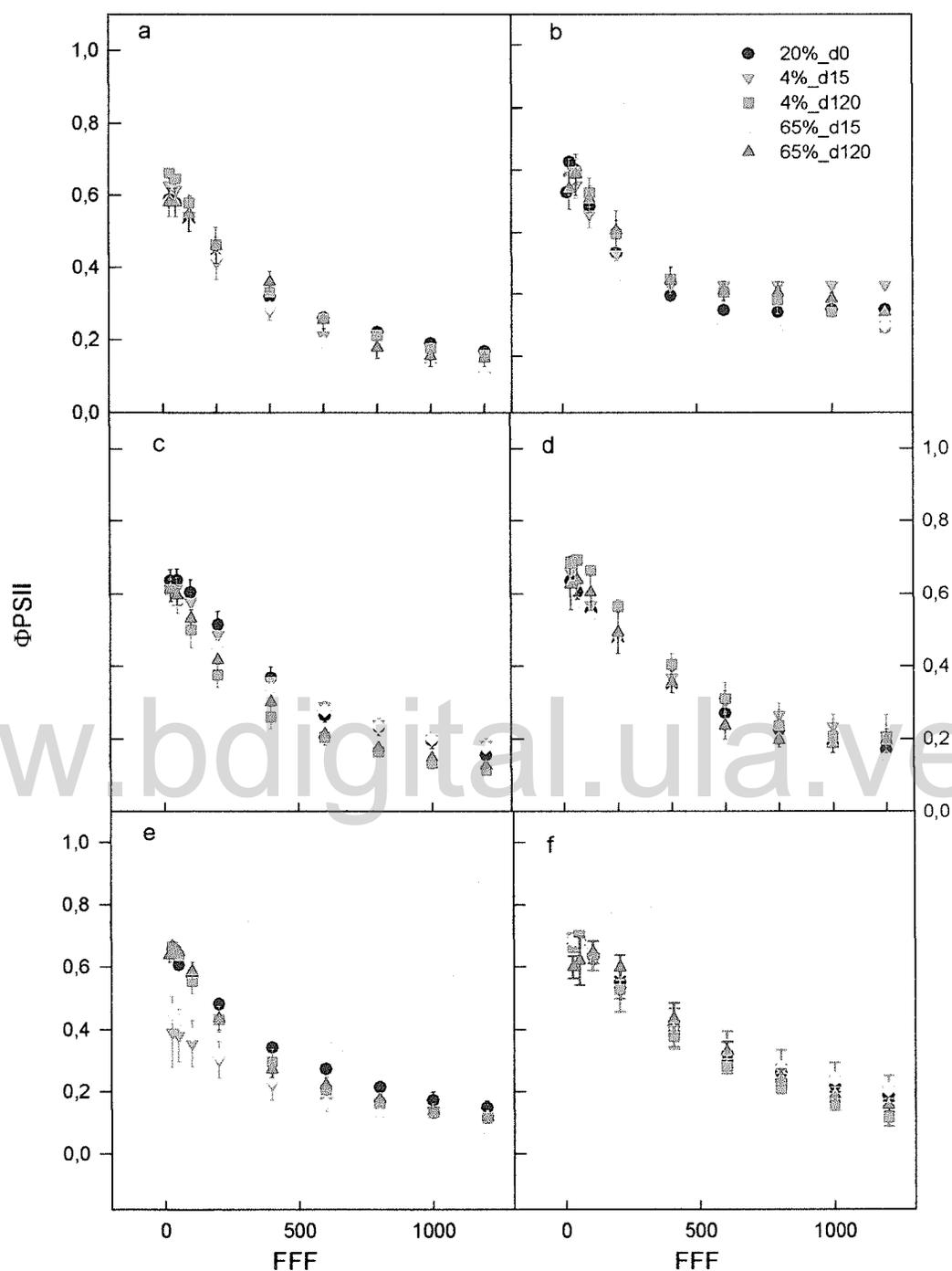


Figura 3.7 Eficiencia cuántica relativa del FSII a diferentes FFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Las barras verticales indican error estándar (n=3).

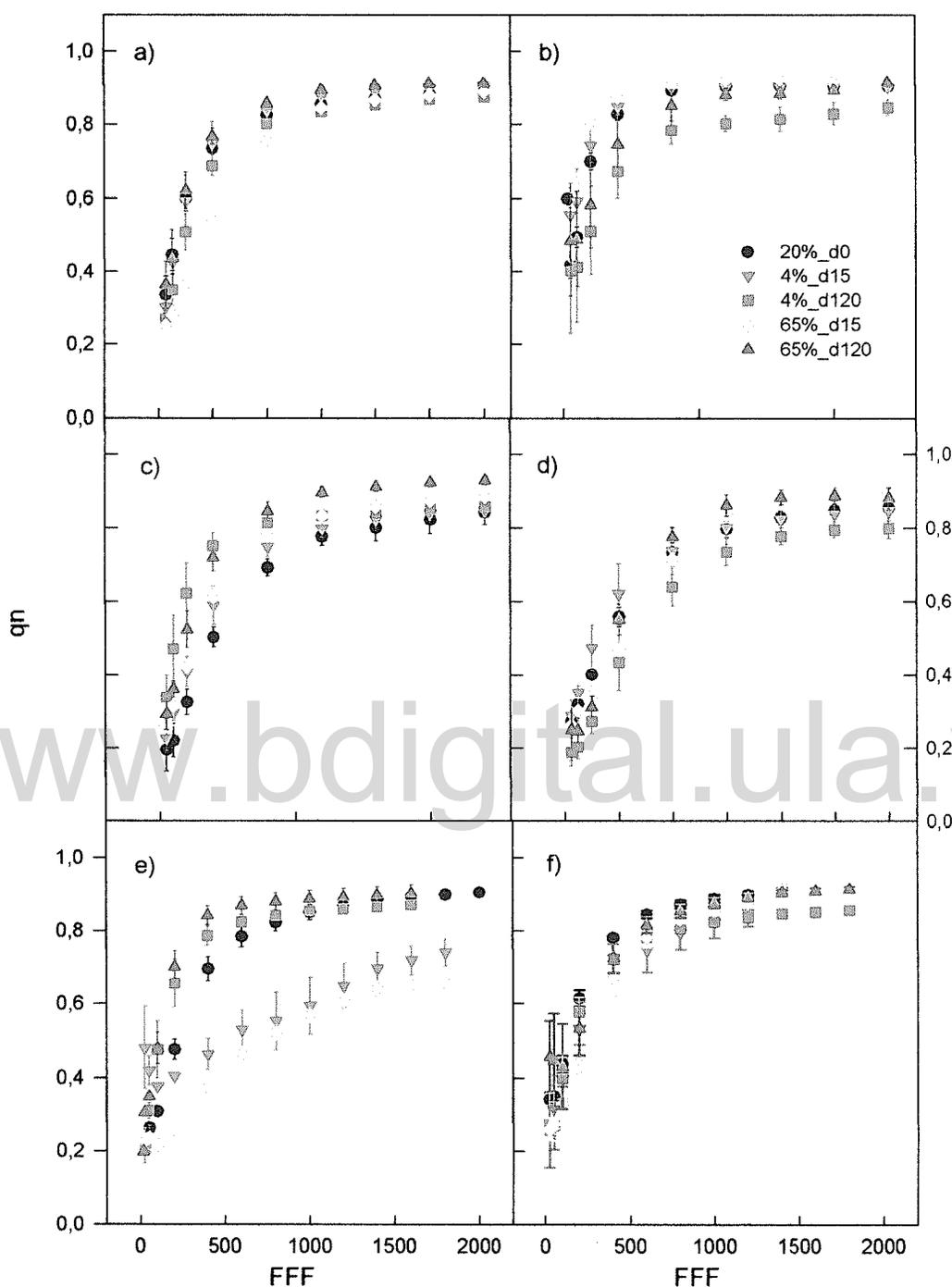


Figura 3.8 Coeficiente de disipación no fotoquímico del FSII a diferentes FFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Las barras verticales indican error estándar (n=3).

La misma respuesta fue encontrada para *M. karsteniana* (Figura 8d) y *C. tachirensis* (Figura 3.8c) lo que sugiere que estas especies disipan eficientemente el exceso de energía en forma de calor, mientras que *M. meridensis* (Figura 3.8e) sólo mostró diferencias (+) para $p < 0,05$ con respecto a la curva control, *T. rubrivenium* (Figura 3.8f) no presentó diferencias significativas con la curva control. La especie *B. sulcata* (Figura 3.8b) fue la única que disminuyó la curva en AFFF a 120 días con respecto a la curva control, lo que sugiere que esta especie no posee un mecanismo eficiente para dispersar la energía en exceso en forma de calor, posiblemente puede presentar vías alternas como sumideros de electrones fotosintéticos tales como la fotorespiración al consumir NADPH y ATP (Ivanov *et al.* 2008). Se ha demostrado que la fotorespiración puede jugar un papel significativo en proteger las plantas de la fotoinhibición (Osmond 1981; Kato *et al.* 2003; Franco *et al.* 2007). Con respecto a qP (Figura 3.9), *M. karsteniana* (Figura 9d), *T. rubrivenium* (Figura 3.9f) y *A. terniflora* (Figura 3.9a) presentaron diferencias significativas (+) con un aumento en qP con respecto a la curva control, pero sólo *B. sulcata* (Figura 3.9b) mostró diferencias estadísticas altamente significativas (++) entre la curva en AFFF a 120 días y la control, mostrando un aumento de los centros de reacción abiertos.

3.4 DISCUSIÓN

La fluorescencia de la clorofila *a* se usa frecuentemente para determinar la eficiencia cuántica del FSII y el grado de fotoinhibición (Castro *et al.* 1995; Maxwell y Johnson 2000; Barth *et al.* 2001; Hounter y Pons 2005). Plantas sometidas a estrés por alto FFF, tienen típicamente menores valores de la eficiencia cuántica máxima del FSII (F_v/F_m) que plantas no estresadas (Griffin *et al.* 2004; Ribeiro *et al.* 2005). En el presente estudio el rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) fue mayor en los tratamientos de BFFF incrementándose con el tiempo de exposición (120 días); mientras que en AFFF se redujeron, indicando un exceso de energía de excitación para las especies en estudio. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Griffin *et al.* (2004) para árboles y arbustos tropicales del género *Illicium* al cultivarlos bajo diferentes regímenes de luz. Al considerar los tratamientos en AFFF, *A. terniflora* y *M. karsteniana* presentaron los menores valores de F_v/F_m y no hubo recuperación de dichos valores en el tiempo, tampoco variaron significativamente los coeficientes de disipación fotoquímica (qP) y se observó un incremento del coeficiente de disipación no fotoquímica (qN), lo que podría sugerir un esfuerzo por disipar la energía en exceso para evitar

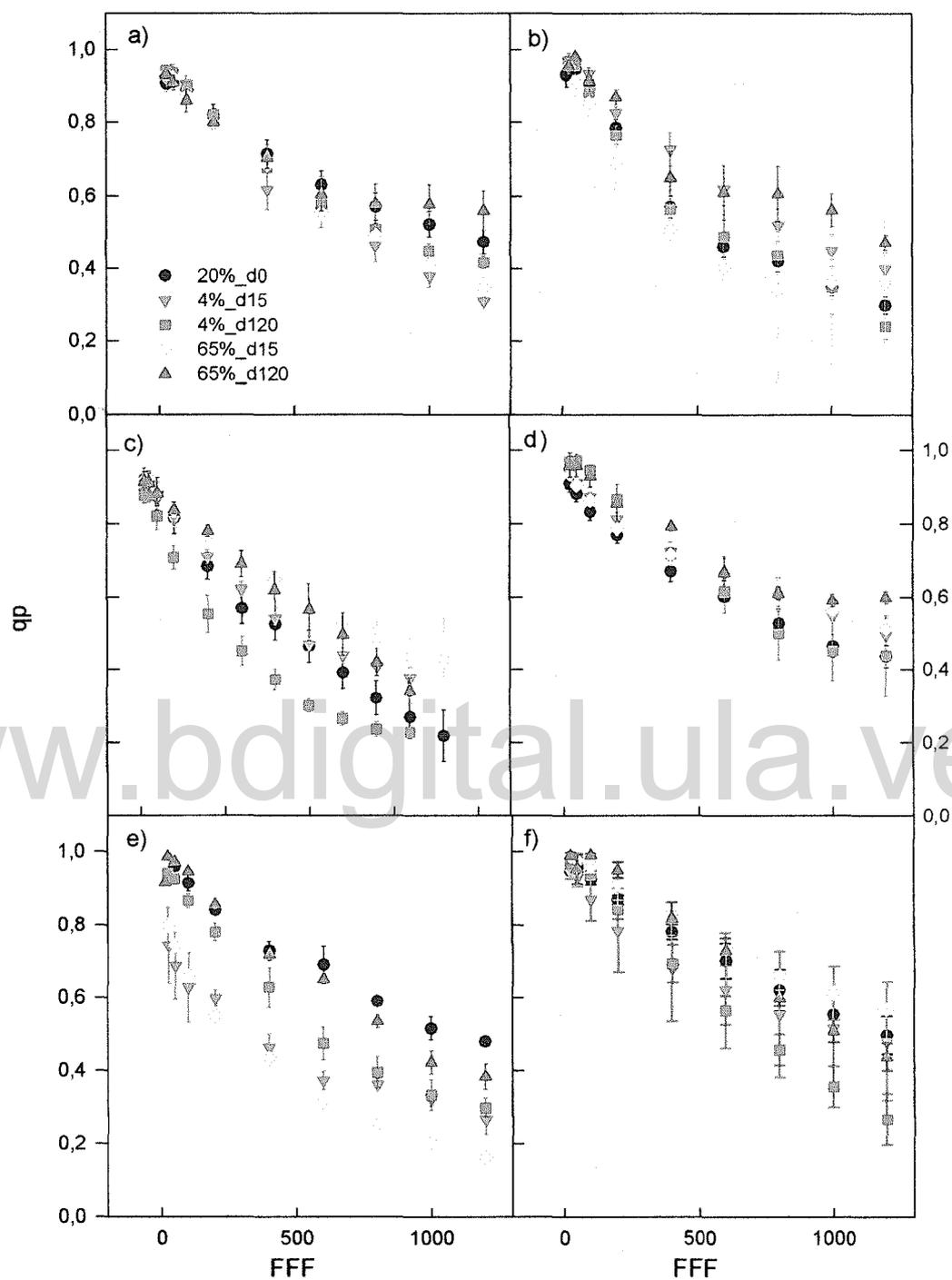


Figura 3.9 Coeficiente de disipación fotoquímico del FSII a diferentes FFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Las barras verticales indican error estándar (n=3).

fotoinhibición crónica; sin embargo, los bajos valores de qP estuvieron asociados a bajos valores del Φ_{FSII} ; de F_v/F_m y de ETR que no se recuperaron con el tiempo.

Estos resultados sugieren baja capacidad de aclimatación a ambientes de AFFF y coinciden con los encontrados por Ribeiro *et al.* (2005) para *C. legalis* (especie clasificada como sucesional tardía) en un bosque tropical de Brasil, al estudiar y comparar la respuesta de la fluorescencia de la clorofila *a* en varias especies de distintos grupos sucesionales, bajo condiciones contrastantes de luz. Krause *et al.* (2001) encontraron que las especies de sucesión tardía mostraron mayor fotoinhibición al experimentar mayor estrés lumínico. Cuando las plantas no logran disipar la energía en exceso, la cantidad de fluorescencia emitida aumenta, indicando menor eficiencia en la transferencia de electrones, o que el proceso fotoquímico está limitado por condiciones de luz excesiva (Manrique 2003; Ribeiro *et al.* 2007; Portes *et al.* 2010; Takahashi y Badger 2011).

Por otra parte, *B. sulcata* y *C. tachirensis* presentaron un moderado incremento en el valor de F_v/F_m a AFFF entre los 15 y 120 días de exposición y además, mantuvieron constantes los valores de qN en AFFF, lo que sugiere, que estas especies poseen un efectivo mecanismo de disipación térmica del exceso de energía de excitación, lo que les permitiría aclimatación a condiciones cambiantes del ambiente de luz. A medida en que FFF aumenta los centros del FSII se van cerrando y la disipación térmica del exceso de energía aumenta, siendo ésta una vía eficiente de evitar fotodaño al FSII y lograr la aclimatación a alto FFF (Baker 2008). Como fue sugerido por varios estudios (Scholes *et al.* 1997; Ribeiro *et al.* 2005; Takahashi y Badger 2011; Huang *et al.* 2012; Goh *et al.* 2012) y apoyado por el presente estudio, los cambios en qN tienen un rol principal como proceso de disipación de energía en forma de calor en aquellas plantas que fueron sometidas a alto FFF. Esta transformación de energía es un mecanismo importante para mantener el funcionamiento eficiente del FSII (Ribeiro *et al.* 2005; Baker 2008; Huang *et al.* 2012). El incremento de qN puede reflejar un incremento en la formación de zeaxantina. (Niyogy *et al.* 2001). Kato *et al.* (2003) relacionaron qN con el ciclo de las xantofilas y encontraron que la disipación del exceso de energía en forma térmica está fuertemente relacionada con los cambios en el estado de conversión del ciclo de las xantofilas.

Por último, *M. meridensis* y *T. rubrivenium* mostraron los mayores valores de F_v/F_m a AFFF con incremento a los 120 días de exposición. Presentaron, además, altos valores de qP

en AFFF, indicando una mayor proporción de centros de reacción del FSII abiertos (estado oxidado) y por lo tanto, una mayor cantidad de energía absorbida fue dirigida a reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis. *T. rubrivenium* mostró un aumento de qN en AFFF al compararlo con MFFF. Es importante señalar que *T. rubrivenium* alcanzó los más altos valores de ETR y *M. meridensis* mostró un incremento altamente significativo entre los 15 y 120 días en AFFF. Estas características coinciden con las encontradas por Ribeiro *et al.* (2005) y Griffin *et al.* (2004) para especies arbóreas aclimatadas a alto FFF.

Se puede concluir, que todas las especies estudiadas fueron susceptibles a la fotoinhibición, aunque las especies con requerimientos de luz más elevados presentaron respuesta de fotoinhibición dinámica y mostraron una recuperación notoria de Fv/Fm después de cuatro meses de crecimiento en AFFF. Por otra parte, las especies parcial o totalmente tolerantes a la sombra mostraron señales de fotoinhibición crónica.

3.5 BIBLIOGRAFÍA

- Aro E., Virgin I., Anderson B. (1993) Photoinhibition of photosystem II: a proteomic approach to thylakoid protein complexes. *Journal of Experimental Botany*. 56: 347-356.
- Baker N. (1991) A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiologia Plantarum*. 81: 563-570.
- Baker N.R. (2008) Chlorophyll Fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *The Annual Review of Plant Biology*. 59: 89-113.
- Barth C., Krause G.H., Winter K. (2001) Responses of photosystem I compared with photosystem II to high-light stress in tropical shade and sun leaves. *Plant, Cell & Environment*. 24: 163-176.
- Bazzaz F., Carlson W.P. (1982) Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional species. *Oecologia*. 54: 313-316.
- Cabrera H. (1999) Fotosíntesis y fotoinhibición. Mecanismos de aclimatación a la luz en especies de la sucesión de bosques tropicales montanos. Tesis de Doctorado. Postgrado en Ecología Tropical, ICAE., Mérida, Venezuela, Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. pp. 171.
- Castro Y., Fetcher N., Fernández D.S. (1995) Chronic photoinhibition in seedlings of tropical trees. *Physiologia Plantarum*. 94: 560-565.
- Chazdon R., Pearcy W. (1991) The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience*. 41: 760-766.
- Chazdon R.L. (1988) Sunfleck and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research*. 18: 1-63.

- Demmig-Adams B. (1990) Carotenoids and photoprotection in plants: a role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1020: 1-24.
- Demmig-Adams B., Adams W. (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 43:599-626.
- Demmig-Adams B., Björkman O. (1987) Comparison of the effects of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. *Planta*. 171: 171-184.
- Demmig-Adams B., Adams W., Barker D., Logan B., Bowling D., Verhoeven A. (1996) Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation *Physiologia Plantarum*. 98: 253-264.
- Franco A.C., Matsubara B., Orthen B. (2007) Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and nonphotochemical quenching in neotropical savanna trees. *Tree Physiology*. 27: 717-725.
- Genty B., Briantais J.M., Baker N.R. (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence *Biochimica et Biophysica Acta*. 990: 87-92.
- Goh C., Ko S., Koh S., Kim Y., Bae H. (2012) Photosynthesis and environments: photoinhibition and repair mechanisms in plants. *Journal of Plant Biology*. 55: 93-101.
- Griffin J.J., Ranney T.G., D.M. P. (2004) Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and carbohydrate content of *Illicium* taxa grown under varied irradiance. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 129: 46-53.
- Herrera A., Rengifo E., Tezara W. (2010) Respuestas ecofisiológicas a la inundación en árboles tropicales tolerantes de un Igapó. *Ecosistemas* 19: 37-51.
- Hogan K.P., Machado J.L. (2002) La Luz Solar: consecuencias biológicas y su medición, en: Guariguata M., Kattan G. (Eds.), *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, Cartago, Costa Rica. pp. 119-143.
- Houter N., Pons T. (2005) Gap size effects on photoinhibition in understorey saplings in tropical rainforest. *Plant Ecology*. 179: 43-51.
- Huang W., Zhang S., Cao K. (2012) Evidence for leaf fold to remedy the deficiency of physiological photoprotection for photosystem II. *Photosynthesis Research*. 110: 185-191.
- Huner N.P.A., Öquist G., Sarhan F. (1998) Energy balance and acclimation to light and cold. *Trends in Plant Science*. 6: 224-230.
- Ivanov A.G., Hurry V., Sane P.V., Öquist G., Huner N.P. (2008) Reaction centre quenching of excess light energy and photoprotection of photosystem II. *Journal of Plant Biology*. 51: 85-96.
- Kato M.C., Kouki H., Naoki H., Amame M., Tadaki H. (2003) The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms

- determines the rate of photoinactivation in photosystem II. *Plant and Cell Physiology*. 44: 318-325.
- Kozłowski T.T., Pallardy S.G. (2002) Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Botanical Review*. 68: 270-334.
- Krall J.P., Edwards G.E. (1992) Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiologia Plantarum*. 86: 180-187.
- Krause G.H. (1988) Photoinhibition of photosynthesis: An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiologia Plantarum*. 74: 566-574.
- Krause G.H., Weis E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology*. 42: 313-349.
- Laisk A., Rasulov B.H., Loreto F. (1998) Thermoinhibition of photosynthesis as analyzed by gas exchange and chlorophyll fluorescence. *Russian Journal of Plant Physiology*. 45: 412-421.
- Leakey A.D., Press M.C., Scholes J.D. (2003) High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant Cell and Environment*. 26: 1681-1690.
- Leakey A.D., Press M.C., Scholes J.D., Watling J.R. (2002) Relative enhancement of photosynthesis and growth at elevated CO₂ is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant Cell and Environment*. 25: 1701-1714.
- Long S.P., Humphries S., Falkowski P.G. (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 45: 633-662.
- Manrique E. (2003) Las pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de la luz para fotosíntesis. *Ecosistemas* 12: 1-11.
- Matthew E.G., Pou A., Zwieniecki M.A., Holbrook N.M. (2012) On measuring the response of mesophyll conductance to carbon dioxide with the variable J method. *Journal of Experimental Botany*. 63: 413-425.
- Maxwell K., Johnson G. (2000) Chlorophyll fluorescence -a practical guide-. *Journal of Experimental Botany*. 51: 659-668.
- Müller P., Li X.P., Niyogi K.K. (2001) Non-photochemical quenching: response to excess light energy. *Plant Physiology*. 125: 371-374.
- Murata N., Takahashi S., Nishiyama Y., Allakhverdiev S. (2007) Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1767: 414-421.
- Nishiyama Y., Allakhverdiev S.I., Murata, N. (2006) A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1757: 742-749.
- Niyogi K.K. (2000) Safety valves for photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*. 3: 455-460.

- Niyogi K.K. (1999) Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 50: 333-359.
- Niyogi K.K., Shih C., Chow W.S., Pogson B.J., DellaPenna D., Björkman O. (2001) Photoprotection in a zeaxanthin and lutein deficient double mutant of Arabidopsis. Photosynthesis Research. 67: 139-145.
- Osmond B. (1981) Photorespiration and photoinhibition: some implications for the energetics of photosynthesis. Biochimica et Biophysica Acta. 639: 77-98.
- Pearcy R.W. (2007) Responses of Plants to Heterogeneous Light Environments, en: Pugnaire F., Valladares F. (Eds.), Functional Plant Ecology. New York. pp 213-255.
- Pearcy R.W. (1983) The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. Oecologia. 58: 19-25.
- Pfündel E., Bilger W. (1994) Regulation and possible function of the violaxanthin cycle. Photosynthesis Research. 42: 89-109.
- Polyánka H., Váradi G., Lehoczki E. (2002) Photorespiration in D1 protein mutant weed biotypes with limited xanthophyll cycle capacities. Acta Biologica Szegediensis. 46: 161-162.
- Portes M.T., Damineli D.S., Ribeiro R.V., Monteiro J.A., Souza G.M. (2010) Evidence of higher photosynthetic plasticity in the early successional *Guazuma ulmifolia* Lam. compared to the late successional *Hymenaea courbaril* L. grown in contrasting light environments. Brazilian Journal of Biology. 70: 75-83.
- Ribeiro R., Carvalho J., Moreira U., Dünisch O., Wendt A. (2007) Chloroplastid pigment contents and chlorophyll a fluorescence in amazonian tropical tree species. Revista Árvore. 31: 959-966.
- Ribeiro R., Souza G., Oliveira R., Machado E. (2005) Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. Revista Brasileira de Botânica. 28: 149-161.
- Ribeiro R., Souza G., Manzatto A., Machado E., Oliveira R. (2004) Chlorophyll fluorescence of tropical tree species in a semi-deciduous forest gap. Revista Árvore. 28: 21-27.
- SAS. (2004) SAS/STAT 9.1. SAS Institute Inc. Cary, NC. EEUU.
- Schabenberger O., Pierce F. (2002) Contemporary Statistical Models for the Plant and Soil Sciences. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp 734.
- Scholes J.D., Press M.C., Zipperlen S.W. (1997) Differences in light energy utilisation and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. Oecologia. 109: 41-48.
- Seaton G.G., Walker D.A. (1990) Chlorophyll fluorescence as a measure of photosynthetic carbon assimilation. Biological Sciences. 242: 29-35.
- Singsaas E.L., Ort D.R., DeLucia E.H. (2002) Diurnal regulation of photosynthesis in understory saplings. New Phytologist. 145: 39-49.
- Strauss-DeBenedetti S., Bazzaz F. (1991) Plasticity and acclimation to light in tropical Moreceae of different successional positions. Oecologia. 87: 377-387.

- Takahashi S., Badger M. (2011) Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Science*. 16: 53-60.
- Takahashi S., Badger M. (2010) Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage *Trends in Plant Science*. 16: 53-60.
- Takahashi S., Murata N. (2008) How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends in Plant Science*. 13: 178-182.
- Tezara W., Urich R., Coronel I., Marín O., Herrera A. (2010) Asimilación de carbono, eficiencia de uso de agua y actividad fotoquímica en xerófitas de ecosistemas semiáridos de Venezuela. *Ecosistemas*. 19: 67-78.
- Valladares F., Wright J., Lasso E., Kitajima K., Pearcy R. (2000) Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*. 81: 1925-1936.
- Van Kooten O., Snel J.F. (1990) The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*. 25: 147-150.

www.bdigital.ula.ve

CAPÍTULO 4

Propiedades Ópticas, Morfo-anatómicas y Bioquímicas en Hojas de Brinzales de la Selva Nublada Andina Cultivadas a Diferentes Regímenes de Luz

4.1 INTRODUCCIÓN

En los bosques húmedos tropicales la luz es un factor ambiental importante que afecta la sobrevivencia y el desarrollo de plántulas y brinzales. Las propiedades morfológicas y fisiológicas de las hojas de las plantas cambian según el ambiente de luz en que se encuentren. La baja irradiancia que llega al sotobosque se debe a que la copa de los árboles del dosel capta la mayor parte de la luz solar, lo que resulta en un ambiente de poca irradiancia y gran variabilidad (Nicotra *et al.* 1999). En ambientes de baja luz, los árboles tienden a maximizar, a través de sus hojas, la intercepción de la luz mientras minimizan los costos de mantenimiento.

Dependiendo del ambiente de luz en que se desarrollen las plantas, éstas mostrarán respuestas diferentes en las propiedades morfológicas (forma y tamaño de la hoja, área foliar y peso foliar), anatómicas (densidad y tamaño de los estomas), ópticas (absorbancia, transmitancia y reflectancia) y bioquímicas (cantidad de clorofila y nitrógeno foliar).

Dichas propiedades suelen estar interrelacionadas y varios estudios han encontrado patrones de variación en dichas propiedades producto del desarrollo y aclimatación de las hojas al ambiente lumínico (Lee *et al.* 1990; Castro-Esau *et al.* 2006). Por ejemplo, las plantas de sombra tienen hojas delgadas y dispuestas horizontalmente (Wallace y Dunn 1980), con poca masa foliar por unidad de área y una alta concentración de clorofila por unidad de masa (Oberbauer y Strain 1985). Como resultado, las plantas de sombra tienen igual o incluso mayor eficiencia fotosintética (captación de la energía lumínica y capacidad de asimilación máxima) que las plantas de sol en condiciones de sombra. (Poorter *et al.* 1995). Sin embargo, para las plantas que crecen en alto FFF, la maximización en la ganancia de carbono por unidad de área foliar es más importante que la eficiencia en la captura de luz (Poorter *et al.* 2000). Las plantas de sol, producen hojas gruesas con gran masa foliar por unidad de área, múltiples capas de células del mesófilo (Ellsworth y Reich 1993), alta concentración de nitrógeno por unidad de área foliar, el cual es invertido en el ciclo enzimático de Calvin y en menor proporción en pigmentos fotosintéticos, resultando en una baja relación clorofila/nitrógeno (Coste *et al.* 2005; Rozendaal *et al.* 2006). Todas estas características les permiten alcanzar una alta capacidad fotosintética por unidad de área foliar (Poorter y Oberbauer 1993) y una

alta tasa de ganancia de carbono por unidad de nitrógeno invertido (Evans 1989). El nitrógeno es uno de los elementos más limitante para el crecimiento de las plantas en la mayoría de los ecosistemas (Aerts y Chapin 2000), en parte debido a que más del 50% del nitrógeno es utilizado en el aparato fotosintético (Evans y Seeman 1989; Makino y Osmond 1991; Hikosaca y Tereshima 1995). En varios estudios se ha observado una fuerte correlación positiva entre la capacidad fotosintética y el contenido de nitrógeno foliar (Field 1983; Evans 1989; Wallcroft et al 1997; Le Roux *et al.* 2001). El desempeño fotosintético y la respectiva utilización de nitrógeno foliar en relación al ambiente de luz en el cual se desarrollan las hojas ha sido ampliamente estudiado (Seeman et al 1987, Evans 1989). Las plantas que se desarrollan en ambientes de baja iluminación, usualmente tienen menores tasas de asimilación máxima fotosintética (A_{max}), así como menor A_{max} por unidad de nitrógeno foliar (A_{max}/N) que las plantas que crecen en sitios de mayor iluminación (Seeman et al 1987, Evans 1989; Walters y Field 1987; Chazdon 1992; Reich *et al.* 1994). Este fenómeno se ha tratado de explicar atribuyéndolo a una mayor inversión de N en los complejos cosechadores de luz a expensas del transporte de electrones y de la capacidad de ciclo de Calvin en el caso de plantas que están aclimatadas a la sombra (Evans 1989; Pearcy 2007).

Aunque la información es escasa, algunos estudios sobre las propiedades espectrales de las hojas de especies arbóreas con diferentes grados de tolerancia a la sombra, indican que las hojas de especies de sol y de sombra poseen características similares de reflectancia y absorbancia (Lee y Graham 1986; Knapp y Carter 1998). Sin embargo, estos estudios incluyen especies de diferentes formas de vida, creciendo en diferentes localidades geográficas, con las hojas expuestas a diferentes condiciones ambientales (Poorter *et al.* 2000). En general, la absorbancia de hojas verdes maduras está entre el 80-90% de la radiación fotosintéticamente activa incidente (Poorter *et al.* 2000). En el caso de las plantas de sombra, se ha sugerido que podrían tener una mayor absorbancia debido a una mayor concentración de pigmentos fotosintéticos (principalmente clorofila) por unidad de peso foliar.

Se han encontrado diferencias en las propiedades ópticas de las hojas de árboles pertenecientes a diferentes estadios sucesionales. Por ejemplo, las hojas de especies pioneras reducen las altas temperaturas que pueden alcanzar, reduciendo su absorbancia (Poorter *et al.* 2000). Por otro lado, las especies tardías o climax tienen mayor capacidad de absorbancia en sus hojas que las especies pioneras (Osborne y Raven 1986; Lee *et al.* 2000).

Los patrones de reflectancia y transmitancia espectrales de la hoja en el rango visible, están determinados principalmente por la concentración de clorofila (Vogelmann 1993). Las concentraciones de clorofila usualmente decrecen en respuesta al aumento de las condiciones de luz (Givnish 1988), reflejando en parte cambios en la alocaión del nitrógeno lo que favorece las enzimas de la fase oscura tales como la ribulosa carboxilasa/oxigenasa (Rubisco). Se ha predicho que tal respuesta está asociada con un incremento en la reflectancia de la hoja, aunque pocos datos existen para examinar esta predicción (Baltzer y Thomas 2005).

Poorter *et al.* (2000) encontraron que cinco especies clímax de un bosque nublado del occidente de Venezuela tuvieron una reflectancia similar, pero menor transmitancia en hojas de sol con respecto a las de sombra resultando en una absorbancia ligeramente mayor en las hojas de sol. Sin embargo, la eficiencia de absorción (absorbancia por unidad de área foliar) fue sustancialmente mayor en las hojas de sombra. Por el contrario, en un estudio que examinó dos especies del género *Hopea*, del sureste de Asia, la absorbancia y contenido de clorofila se incrementaron en plantas que crecieron a baja luz comparadas con aquellas cultivadas en media o alta luz (Lee *et al.* 2000).

Los cambios en las propiedades morfo-anatómicas de las hojas, pueden traer consigo cambios en las propiedades ópticas de las mismas. Así, la aclimatación a alta irradiancia frecuentemente resulta en incrementos del espesor de la cutícula, cuya función principal es evitar la pérdida de agua. Tales cambios cuticulares también pueden alterar los patrones de reflectancia de la superficie foliar (Grant *et al.* 1993). Por lo tanto, si la reflectancia se incrementa con la luz, esta respuesta podría ser atribuida parcialmente a cambios cuticulares (Baltzer y Thomas 2005). Otros estudios han sugerido, que en ausencia de estructuras que alteren la reflectancia de la hoja (ejemplo: ceras y tricomas), la absorbancia de la hoja está relacionada principalmente al contenido de clorofila por unidad de área foliar (Evans y Poorter 2001).

En este capítulo se analizó si los brinzales de las especies seleccionadas en el capítulo 1 al ser sometidas a cambios repentinos en el régimen de luz, se aclimatan a las nuevas condiciones alterando las propiedades ópticas (absorbancia, transmitancia y reflectancia), anatómico-morfológicas (área foliar específica, tamaño y densidad de estomas); y bioquímicas (contenidos de clorofila y contenido de nitrógeno) de sus hojas.

4.1.2 Objetivos específicos

- Determinar experimentalmente el efecto de cambios repentinos en el ambiente de luz en brinzales del bosque nublado con distintos grados de tolerancia a la sombra, a través de las propiedades ópticas de sus hojas (absorbancia, transmitancia y reflectancia); respuestas morfológicas y anatómicas (área foliar específica, peso foliar específico, densidad y tamaño de los estomas) y características bioquímicas (concentración de nitrógeno foliar, relación clorofila/nitrógeno, concentración foliar de clorofila *a*, *b* y total y relación clorofila *a/b*).
- Comparar las respuestas morfo-anatómicas, bioquímicas y las propiedades ópticas de brinzales cultivados bajo diferentes regímenes experimentales de luz, según su distribución en los ambientes de luz del sotobosque, a saber: 1) *Miconia meridensis* y *Tetrorchidium rubrivenium* con preferencia a ambientes donde predomina la luz directa; 2) *Aegiphila terniflora* y *Myrcianthes karsteniana* que mostraron preferencia a ambientes con predominio de luz difusa y; 3) *Beilschmiedia sulcata* y *Casearia tachirensis* que no mostraron preferencia por un ambiente de luz en particular.

4.1.3 Hipótesis específica

Si los individuos jóvenes de especies arbóreas se distribuyen diferencialmente en el sotobosque como respuesta a sus requerimientos de luz (según su estatus de tolerancia a la sombra), se espera que sus respuestas morfo-anatómicas, bioquímicas y propiedades ópticas de sus hojas sean comparativamente diferentes al experimentar cambios en el ambiente de luz donde se desarrollan, por lo tanto, al exponer repentinamente plantas creciendo en un FFF moderado (20% del FFF a campo abierto) a condiciones de alto FFF (65% del FFF a campo abierto) los individuos de especies:

- con preferencia a la luz directa (*Miconia meridensis* y *Tetrorchidium rubrivenium*) se aclimatarán aumentando la densidad de estomas, la relación clorofila *a/b* y la reflectancia; así como, disminuyendo el tamaño de los estomas, el área foliar específica y la concentración de clorofila por unidad de nitrógeno foliar.

- con preferencia a la luz difusa (*Aegiphila terniflora* y *Myrcianthes karsteniana*), no se aclimatarán, disminuyendo la absorbancia, la cantidad de clorofila por unidad de nitrógeno foliar y no manifestando cambios en el tamaño y densidad de estomas y ni en la relación clorofila a/b
- sin preferencia definida por un ambiente de luz en particular (*Casearia tachirensis* y *Beilschmiedia sulcata*), su aparato fotosintético se aclimatará a altos o bajos niveles de FFF, mostrando ajustes en su concentración de nitrógeno y clorofila foliar, densidad y tamaño de estomas, ajustes en el área foliar específica y en sus propiedades ópticas.

Se espera que las plantas de los diferentes grupos de tolerancia a la luz al someterlas a bajo FFF (4 % del FFF a campo abierto) se aclimatarán mostrando disminución en la densidad de estomas y en la relación clorofila a/b, así como aumento en el tamaño de estomas, área foliar específica, concentración de clorofila por unidad de nitrógeno foliar y absorbancia foliar.

4.2 MATERIALES y MÉTODOS

En el capítulo 2 se describe el diseño experimental utilizado para evaluar la respuesta fotosintética de las especies seleccionadas a diferentes regímenes de luz. En el presente capítulo se utiliza el mismo diseño experimental pero se incluyen mediciones adicionales a los 7 y 60 días. Para determinar las propiedades ópticas, morfo-anatómicas y bioquímicas se seleccionaron hojas bien desarrolladas, sin evidencias de senescencia, ataque de patógenos o daños mecánicos. Las mediciones realizadas a los cero (0) días corresponden al nivel FFF control (MFFF, 20% del FFF a campo abierto). De igual modo, para las diferentes especies estudiadas, las hojas medidas entre los 0 y 60 días correspondieron a aquellas desarrolladas durante su permanencia en MFFF; mientras que para las mediciones a los 120 días las hojas correspondieron a aquellas desarrolladas en los regímenes de AFFF y BFFF respectivamente.

4.2.1 Propiedades morfológicas y anatómicas

El área foliar específica (AFE) se determinó calculando el área foliar de hojas completamente expandidas (n=15 hojas por tratamiento). Se determinó el área foliar inmediatamente después que fueron cortadas de la planta para evitar cambios de su tamaño por la deshidratación. A cada hoja se le determinó el área foliar escaneándolas a una resolución de 300 pixeles por cm. A partir de las imágenes obtenidas se determinó el área foliar en pixeles con el programa Image J v. 1.38x (<http://rsbweb.nih.gov/ij/index.html>) y se transformaron los valores a cm².

Posteriormente, las hojas se colocaron en la estufa durante 72 horas a 57 °C y se determinó el peso seco foliar (g) con una balanza electrónica de precisión. El AFE resultó de dividir el área foliar (cm²) entre el peso seco foliar (g). Adicionalmente, se calculó el peso foliar específico dividiendo el peso seco foliar (g) entre el área foliar (cm²).

Para determinar la densidad y tamaño de estomas se tomaron impresiones tanto de la cara adaxial como abaxial al menos tres hojas cada especie-tratamiento-tiempo. El método consistió en aplicar pintura de uñas transparente en ambas caras de las hojas, cubriendo luego la pintura con cinta transparente (Ely y Tezara, comunicación personal). Una vez obtenida la impresión, se usó un microscopio Zeiss Germany con ocular graduado Zeiss Germany. Se usó objetivo de 40x para contar el número de estomas por campo y se calculó la densidad por mm², luego se midió el ancho y largo de tres estomas por campo y se procedió a calcular el área del estoma a través de la fórmula de la elipse:

$$A = \pi \times a \times b$$

donde: A = área del elipse; a = longitud del semieje mayor y b = longitud del semieje menor de la célula guardiana.

4.2.2 Propiedades ópticas de las hojas

Se midieron los parámetros ópticos ($n = 3$ hojas por tratamiento) usando una esfera de integración (Li-Cor 1800-12), con la cual se determinó los porcentajes de absorbancia, transmitancia y reflectancia de las hojas. La absorbancia fue calculada como:

$$\text{Absorbancia} = (1 - \text{reflectancia} - \text{transmitancia})$$

4.2.3 Contenidos de nitrógeno y clorofila foliar

Se determinó el nitrógeno total por el método micro Kjeldahl de digestión ácida, destilación y titulación con HCL al 0,01 N (Müller 1961). Para la extracción y determinación de contenidos de clorofila se siguió la metodología propuesta por Arnon (1949). Se cortaron discos de las hojas de 0,5 cm² hasta alcanzar una cantidad de material de aproximadamente 25 mg (dos a cinco discos). Los discos se colocaron en acetona al 80% (v/v), luego de haber homogenizado los tejidos a través de la maceración y luego se procedió a filtrar. Se tomó 25 ml del filtrado para determinar la densidad óptica de la sustancia con el uso de un espectrofotómetro (Spectronic 20 Milton Roy) a 645 y 663 nm. Para determinar las concentraciones de clorofila se usaron las ecuaciones desarrolladas por Arnon (1949), las cuales fueron corregidas según el procedimiento descrito en Porra *et al.* (1989) y Porra (2002).

4.2.4 Análisis estadístico

Se realizó el ANOVA del modelo lineal mixto de medidas repetidas acorde con el diseño experimental utilizado, lo que permitió determinar la significancia estadística para los factores simples y las interacciones para las variables: área foliar específica (AFE); peso foliar específico (PFE); reflectancia (R%), transmitancia (T%); absorbancia (A%); clorofila a (Cla) clorofila b (Clb); clorofila total (Ct) por unidad de peso y por unidad de área; razón clorofila *a* - clorofila *b* (Cla/Clb); contenido de nitrógeno foliar (N) y relación clorofila total/nitrógeno (Clt/N). En el caso de variables expresadas en porcentaje, tales como A%, R% y T%, los datos fueron transformados con la función raíz cuadrada del arcoseno, a fin de cumplir con el supuesto de distribución normal. Aquellas variables que presentaron varianzas heterogéneas fueron transformadas con la función logaritmo.

4.3 RESULTADOS

Los resultados del ANOVA en términos de la significación estadística de los factores simples y sus interacciones, fueron obtenidos para cada variable (Tabla 4.1). Por ejemplo, el AFE y el PFE presentaron interacciones altamente significativas entre especie, nivel de FFF y tiempo, lo que implica, que el comportamiento de las especies difirió significativamente según el nivel de FFF al que se encontraban y el tiempo de medición. Las propiedades ópticas (A%, R% y T%) difirieron entre especies para los diferentes niveles de FFF, pero no hubo interacción con el tiempo de medición. Asimismo, resalta la relación Cla/Clb, en la cual no hubo ningún tipo de interacción entre las los factores y sólo fue significativo el factor FFF, es decir, para todas las especies dentro de un mismo nivel de FFF no hubo diferencias significativas en Cla/Clb y esta relación se mantuvo en el tiempo. Sin embargo, dicha relación si difirió estadísticamente según el nivel de FFF en el que se desarrollaron las plantas. Para analizar con más detalle el comportamiento de las variables de acuerdo a los diferentes niveles de los factores, en las figuras 1 a 15 se muestran los resultados de la comparación estadística entre los promedios calculados con el método del corte transversal (“slice”) para las especies a los diferentes niveles de FFF y tiempo.

4.3.1 Peso y área foliar específica

El peso foliar específico fue mayor en los tratamientos de AFFF (alto FFF: 65% del FFF a campo abierto) y aumentó con el tiempo de exposición (Figura 4.1). Se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas a BFFF y AFFF a los 120 días para todas las

Tabla 4.1 Significación estadística del efecto de cada factor y de sus interacciones sobre las propiedades ópticas, morfológicas y bioquímicas de las seis especies estudiadas en el Bosque Universitario San Eusebio. Niveles de significación: ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$, ns (no significativo $p > 0,05$).

Variable	Transformación	Especie	FFF	Tiempo	FFF × tiempo	Especie×FFF	Especie×tiempo	Especie×FFF×tiempo
AFE ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	logaritmo	**	**	**	**	**	**	**
PFE (g m^{-2})	logaritmo	**	**	**	**	**	**	**
Reflectancia (%)	arcoseno	**	**	*	**	*	**	ns
Transmitancia (%)	arcoseno	**	**	ns	**	*	**	ns
Absorbancia (%)	arcoseno	**	**	ns	**	*	**	ns
Cl _a (mg g^{-1})	logaritmo	**	**	**	**	**	**	ns
Cl _a ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	logaritmo	**	**	ns	**	**	**	**
Cl _b (mg g^{-1})	logaritmo	**	**	**	**	**	ns	ns
Cl _b ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	logaritmo	**	**	ns	**	**	ns	ns
Cl _t (mg g^{-1})	logaritmo	**	**	**	**	**	**	ns
Cl _t ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	logaritmo	**	**	ns	**	**	**	ns
Cl _a / Cl _b	logaritmo	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns
N (mg g^{-1})	-	**	**	**	**	**	**	**
Cl _t /N	-	**	**	**	**	**	**	**
N°estomas (mm^2)	-	**	**	**	**	**	**	**
Tamaño estomas (μm^2)	-	**	**	**	**	**	**	**

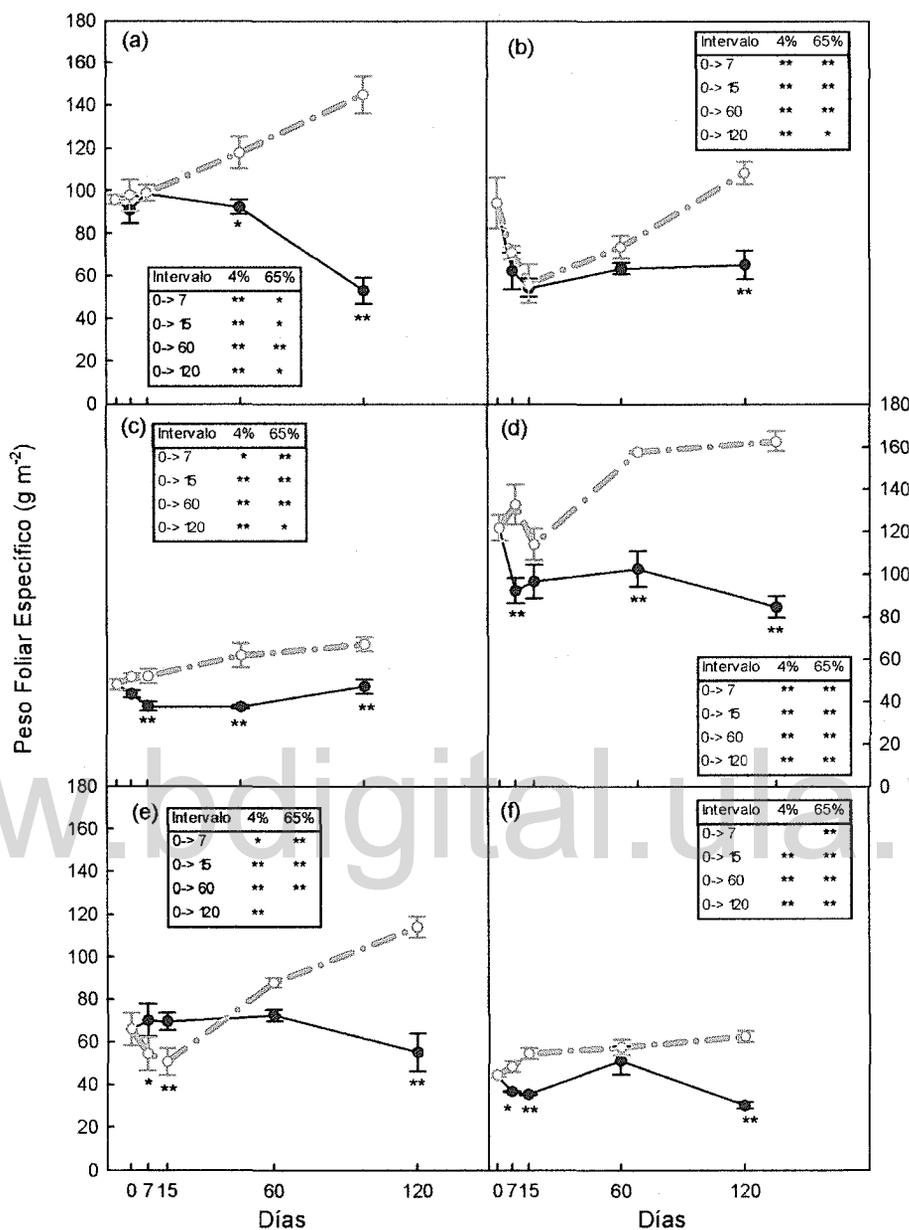


Figura 4.1 Peso foliar específico para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubriventum*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos sobre las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

especies; mientras que a los 60 días se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre AFFF y BFFF en *A. terniflora* (Figura 4.1a), *C. tachirensis* (Figura 4.1c) y *M. karsteniana* (Figura 4.1d). Es importante resaltar que *A. terniflora* y *M. karsteniana* presentaron las mayores diferencias (magnitud) entre AFFF y BFFF. Asimismo, *M. karsteniana* mostró para todos los tratamientos los valores más altos de PFE (Tabla 4.2), seguido por *A. terniflora*. Contrariamente, *B. sulcata* sólo mostró diferencias estadísticamente significativas a los 120 días exposición entre BFFF y AFFF.

El AFE se incrementó con el tiempo a BFFF para todas las especies estudiadas (Figura 4.2 y Tabla 4.3), excepto *C. tachirensis* que mostró una disminución entre los 15 y 120 días de exposición (Figura 4.2c). En AFFF se encontró, un decrecimiento del AFE a medida que aumentó el tiempo de exposición (120 días). *M. meridensis* y *A. terniflora* mostraron los mayores porcentajes de disminución del AFE (43,7% y 33,5%) respectivamente, con respecto a los valores mostrados en MFFF (moderado FFF: 20% del FFF a campo abierto).

4.3.2 Concentración de clorofila a, b y total por unidad de área

La concentración de clorofila *a* por unidad de área se incrementó a BFFF para todas las especies con el tiempo (Figura 4.3). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas a los 60 días entre AFFF y BFFF en *B. sulcata* (Figura 4.3b), *C. tachirensis* (Figura 4.3c), *M. karsteniana* (Figura 4.3d), y *M. meridensis* (Figura 4.3e); mientras que a los 120 días sólo se encontró diferencias estadísticamente significativas para *C. tachirensis*, *B. sulcata* y *M. karsteniana*. En el caso del *A. terniflora* (Figura 4.3a), *M. meridensis* y *T. rubrivenium* (Figura 4.3f) las concentraciones de clorofila *a* por unidad de área foliar a los 120 días fue similar entre AFFF y BFFF (Tabla 4.4).

Al igual que el contenido de clorofila *a* la cantidad de clorofila *b* fue mayor para las hojas de sombra que en las de sol, todas las especies estudiadas mostraron mayor cantidad de clorofila en los tratamientos a BFFF (Figura 4.4). Se encontró diferencias estadísticamente significativas entre AFFF y BFFF a los 60 días en *B. sulcata* (Figura 4.4b), *M. karsteniana* (Figura 4.4d) y *M. meridensis* (Figura 4.4e) y a los 120 días en *B. sulcata*, *C. tachirensis* (Figura 4.4c), *M. karsteniana* y *T. rubrivenium* (Figura 4.4f). No hubo diferencias en la cantidad de clorofila *b* por unidad de área entre AFFF y BFFF en *A. terniflora* (Figura 4.4a) y *M. meridensis* a los 120 días de exposición.

Tabla 4.2 Peso foliar específico promedio (PFE g cm⁻²) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (P<0,05). Errores estándar entre paréntesis.

% FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	95,71 ^{ab}	94,17 ^{ab}	47,97 ^c	121,69 ^a	65,98 ^{bc}	44,26 ^c
		(2,11)	(11,80)	(2,43)	(6,09)	(7,65)	(0,76)
4	7	90,85 ^a	62,34 ^{ab}	43,60 ^{bc}	92,51 ^a	70,18 ^a	36,92 ^c
		(6,40)	(8,62)	(1,58)	(6,00)	(7,75)	(0,22)
	15	98,81 ^a	54,38 ^{bc}	37,80 ^c	96,82 ^a	69,63 ^{ab}	35,59 ^c
		(3,82)	(4,26)	(2,11)	(7,84)	(4,14)	(0,44)
60	60	92,62 ^{ab}	63,50 ^{bc}	37,47 ^d	102,46 ^a	72,56 ^{abc}	51,28 ^{cd}
		(3,45)	(2,64)	(0,69)	(8,46)	(2,77)	(6,57)
120	120	53,05 ^b	65,26 ^{cb}	46,95 ^{bc}	84,55 ^a	55,14 ^{ab}	30,17 ^c
		(6,13)	(6,84)	(3,38)	(5,03)	(9,01)	(1,58)
65	7	97,81 ^{ab}	70,96 ^{bc}	51,56 ^c	132,63 ^a	54,32 ^c	48,19 ^c
		(7,41)	(3,13)	(1,58)	(9,48)	(7,93)	(2,55)
	15	98,81 ^a	56,20 ^b	51,89 ^b	113,73 ^a	50,63 ^b	54,38 ^b
		(3,82)	(9,05)	(3,40)	(7,41)	(6,50)	(2,68)
60	60	117,71 ^{ab}	73,61 ^c	61,74 ^c	157,50 ^a	87,81 ^{bc}	57,36 ^c
		(7,27)	(5,36)	(5,64)	(0,66)	(2,33)	(3,70)
120	120	144,90 ^a	108,42 ^a	66,92 ^b	162,47 ^a	114,06 ^a	62,34 ^b
		(8,62)	(5,33)	(3,12)	(4,64)	(4,78)	(2,65)

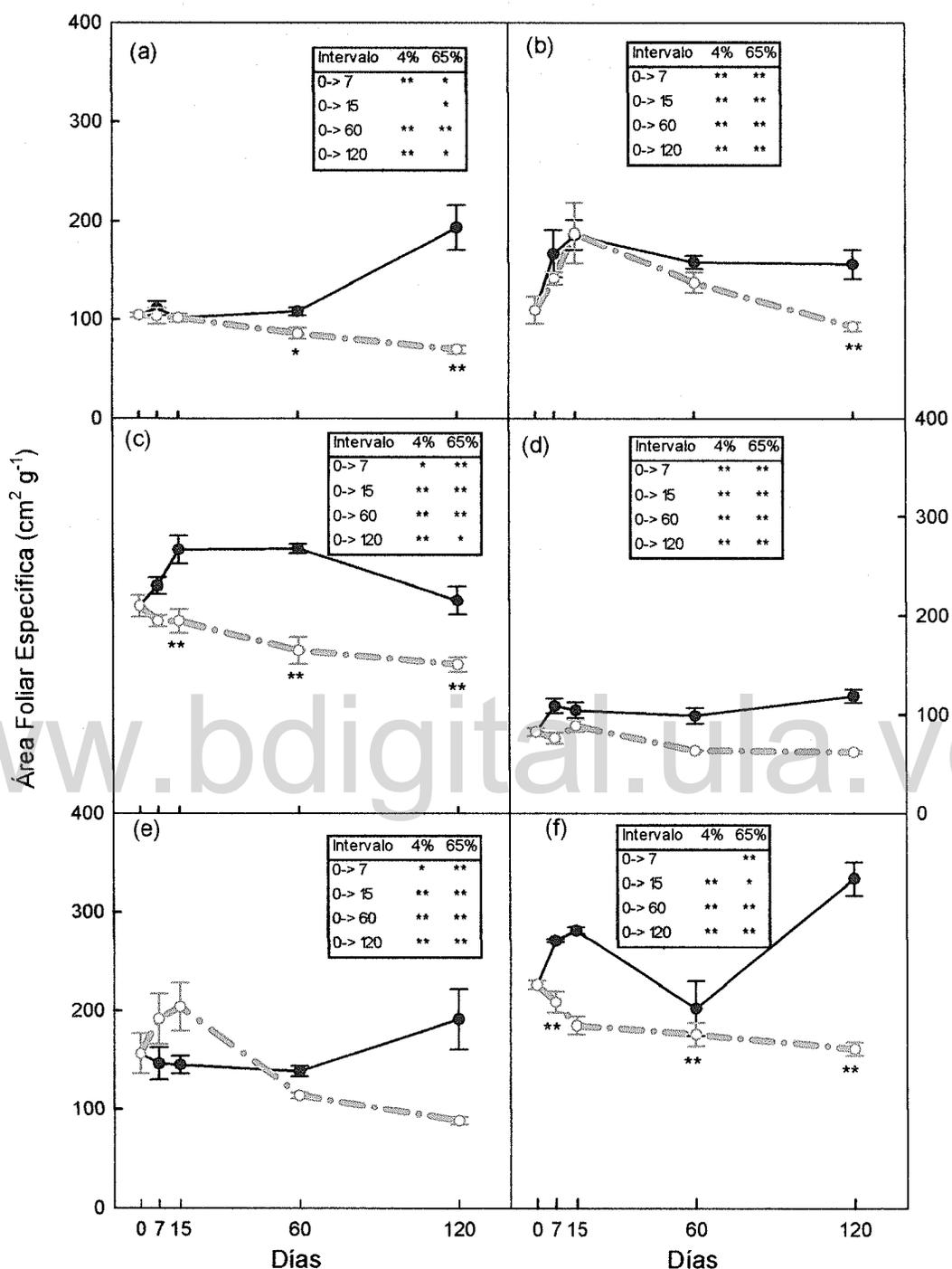


Figura 4.2 Área foliar específica para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos sobre las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= p<0,01 y *=P<0,05). Barras verticales indican errores estándar.

Tabla 4.3 Área foliar específica promedio (AFE, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	104,58 ^{bc}	109,60 ^c	209,61 ^a	82,60 ^{bc}	156,29 ^{ab}	226,05 ^a
		(2,30)	(13,70)	(11,19)	(4,23)	(20,44)	(3,94)
4	7	111,11 ^c	167,04 ^{bc}	229,96 ^{ab}	109,08 ^c	146,10 ^c	270,91 ^a
		(7,40)	(24,14)	(8,40)	(7,54)	(16,48)	(1,63)
	15	101,52 ^c	186,28 ^{ab}	266,16 ^a	104,62 ^c	144,68 ^{bc}	281,07 ^a
		(4,03)	(15,25)	(14,44)	(8,25)	(8,99)	(3,45)
60	60	108,27 ^{cd}	158,06 ^{bc}	267,08 ^a	98,90 ^d	138,23 ^{bcd}	202,08 ^{ab}
		(4,05)	(6,80)	(4,86)	(7,90)	(5,45)	(27,82)
65	7	103,49 ^{bc}	141,47 ^{ab}	194,31 ^a	76,22 ^c	191,56 ^a	208,65 ^a
		(8,30)	(6,10)	(5,79)	(5,75)	(25,79)	(10,72)
65	15	101,52 ^b	187,79 ^a	194,28 ^a	88,72 ^b	203,73 ^a	184,80 ^a
		(4,03)	(31,03)	(11,96)	(6,07)	(24,35)	(9,14)
	60	85,65 ^{bc}	137,32 ^a	164,57 ^a	63,50 ^c	114,04 ^{ab}	175,85 ^a
		(5,59)	(10,08)	(14,23)	(0,27)	(2,99)	(11,78)
65	120	69,50 ^b	92,67 ^b	150,10 ^a	61,65 ^b	87,97 ^b	160,98 ^a
		(4,13)	(4,47)	(7,21)	(1,74)	(3,58)	(6,57)

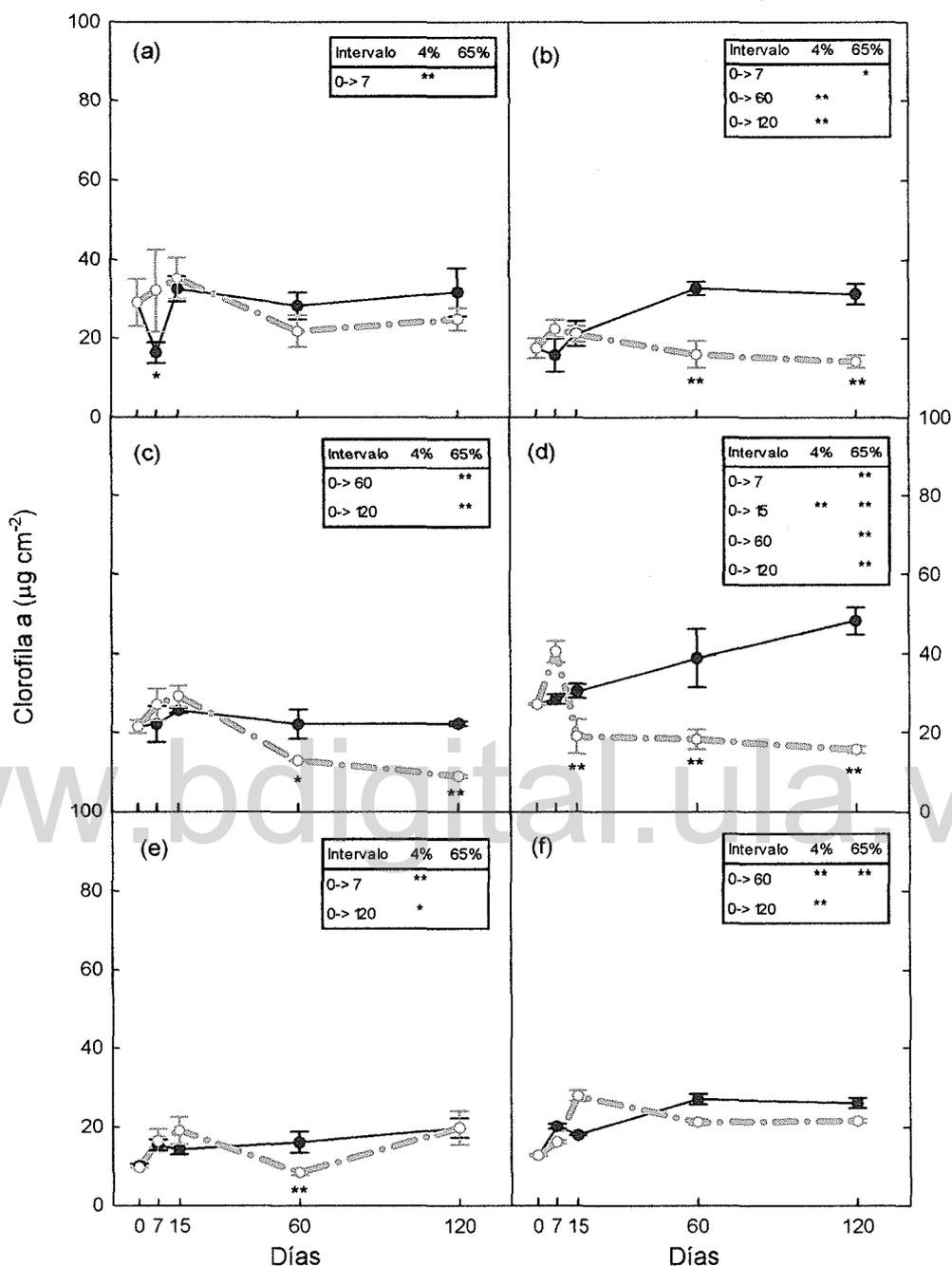


Figura 4.3 Contenido de clorofila *a* para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubriventum*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$). Barras verticales indican error estándar.

Tabla 4.4 Contenido promedio de clorofila *a* (Cla, $\mu\text{g cm}^{-2}$) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	29,02 ^a	17,39 ^{ab}	21,44 ^{ab}	27,14 ^a	9,56 ^c	12,78 ^{bc}
		(6,01)	(2,52)	(1,65)	(0,21)	(0,00)	(1,00)
4	7	16,25 ^a	15,61 ^a	22,09 ^a	28,49 ^a	15,41 ^a	20,34 ^a
		(2,65)	(4,23)	(4,64)	(1,26)	(1,33)	(2,39)
	15	32,48 ^a	21,15 ^{bd}	25,57 ^{ab}	30,52 ^{ab}	14,34 ^d	18,09 ^{dc}
		(3,28)	(3,2)	(0,69)	(1,8)	(1,24)	(0,14)
60	28,18 ^{ab}	32,65 ^{ab}	22,08 ^{ab}	38,81 ^a	16,06 ^b	27,09 ^{ab}	
	(3,38)	(1,76)	(3,67)	(7,29)	(2,7)	(4,59)	
120	31,61 ^{ab}	31,21 ^{ab}	22,21 ^b	48,19 ^a	19,71 ^b	26,11 ^b	
	(6,12)	(2,62)	(0,55)	(3,46)	(2,48)	(5,09)	
65	7	32,06 ^a	22,30 ^a	27,09 ^a	40,35 ^a	16,46 ^a	16,21 ^a
		(10,49)	(2,26)	(4,05)	(2,65)	(2,95)	(1,73)
	15	35,18 ^a	21,03 ^a	29,17 ^a	19,04 ^a	19,07 ^a	27,92 ^a
		(5,29)	(2,05)	(2,7)	(4,32)	(3,46)	(5,86)
60	21,71 ^a	15,79 ^{ab}	12,87 ^{ab}	18,20 ^a	8,35 ^b	21,23 ^a	
	(4,03)	(3,39)	(0,18)	(2,43)	(0,73)	(3,51)	
120	24,76 ^a	13,98 ^{ab}	8,82 ^b	15,60 ^{ab}	19,81 ^a	21,54 ^a	
	(2,80)	(1,61)	(0,37)	(0,96)	(4,29)	(3,69)	

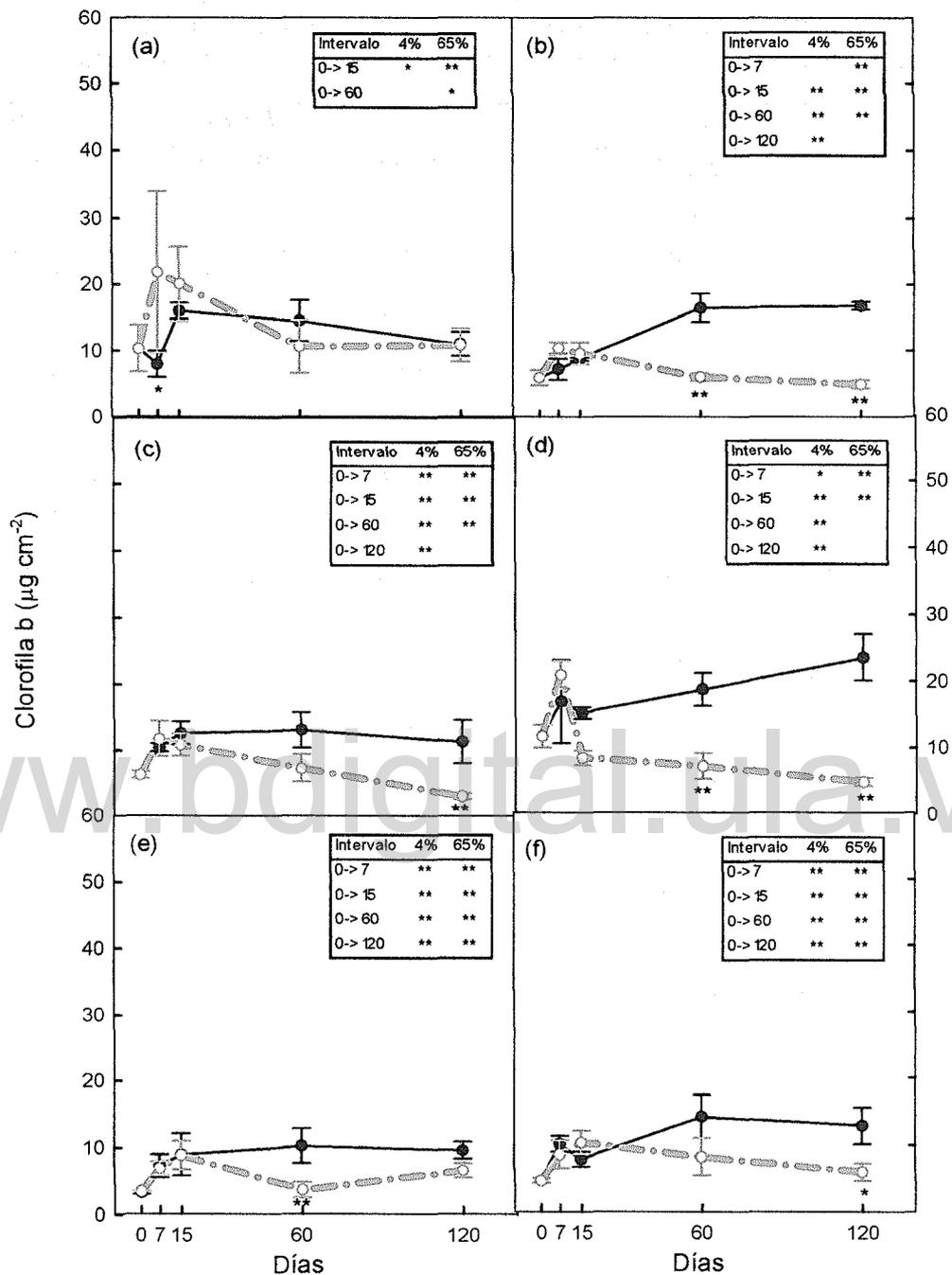


Figura 4.4 Contenido de clorofila b para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regimenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regimenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

Se encontró en BFFF a 120 días que *M. karsteniana* mostró la cantidad más alta de clorofila *b* por unidad de área y aumentó su valor en más del 50% con respecto a los 7 días de exposición (Tabla 4.5). La clorofila total por unidad de área para todas las especies fue mayor en BFFF (Figura 4.5), sin embargo, sólo se encontraron diferencias significativas entre AFFF y BFFF en *A. terniflora* (Figura 4.5a) a los 7 días de exposición, en *M. karsteniana* (Figura 4.5c) a los 15 días y en *B. sulcata* (Figura 4.5b), *C. tachirensis* (Figura 4.5c), *M. karsteniana* (Figura 4.5d) y *M. meridensis* (Figura 4.5e) a los 60 días y a los 120 días en *B. sulcata*, *C. tachirensis* y *M. karsteniana*. Es importante notar que no se encontró diferencias significativas entre AFFF y BFFF a los 120 días para *A. terniflora*, *M. meridensis* y *T. rubrivenium* (Figura 4.5f). *M. karsteniana* presentó los valores más altos de Clt por unidad de área en BFFF, mientras que *A. terniflora* en AFFF mostró lo propio a los 120 días (Tabla 4.6).

La razón clorofila *a/b* fue mayor para las plantas que se cultivaron en AFFF con respecto a las que se cultivaron a BFFF, pero no se evidenció diferencias significativas entre especies para cada régimen de luz (Tabla 4.7). En general, no hubo diferencias estadísticamente significativas entre regímenes de luz a través de los periodos de exposición (Figura 4.6) a excepción de *T. rubrivenium* (Figura 4.6f) que presentó diferencias estadísticamente significativas entre AFFF y BFFF a los 120 días y mostró diferencias en el periodo de exposición de los 7 a los 120 días a BFFF.

4.3.3 Concentración de clorofila *a*, *b* y total por unidad de peso seco

Los resultados para la cantidad de clorofila *a*, *b* y total por unidad de peso, mostraron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos AFFF y BFFF y diferencias dentro de cada régimen de luz con el tiempo de medición (Tablas 4.8, 4.9 y 4.10). Sin embargo, las especies mostraron mayor concentración de clorofila *a* por unidad de peso en los tratamientos a BFFF y aumentaron los valores a medida que se mantuvieron por más tiempo en ese tratamiento (Figura 4.7), a excepción de *B. sulcata* (Figura 4.7b) y *C. tachirensis* (Figura 4.7c) a los 120 días, aunque la diferencias con 15 días de exposición no fue significativa. La clorofila *b* por unidad de peso (Figura 4.8) también fue mayor a BFFF para todas las especies. La clorofila total por unidad de peso seco fue mayor para las plantas en BFFF para todas las especies (Figura 4.9). Mostrando en todos los casos diferencias significativa entre regímenes a los 60 y 120 días de exposición a excepción de *T. rubrivenium* (Figura 4.9f).

Tabla 4.5 Contenido promedio de clorofila *b* (C1b - $\mu\text{g cm}^{-2}$ -) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	10,31 ^{ab}	5,91 ^{abc}	6,44 ^{abc}	11,71 ^a	3,21 ^c	4,55 ^{bc}
		(3,49)	(1,14)	(0,53)	(1,71)	(0,22)	(0,41)
4	7	7,95 ^a	7,20 ^a	10,48 ^a	16,94 ^a	7,20 ^a	10,14 ^a
		(1,97)	(1,59)	(0,59)	(6,27)	(1,76)	(1,19)
	15	15,93 ^a	8,72 ^{ab}	12,62 ^{ab}	15,20 ^{ab}	8,98 ^{ab}	7,80 ^a
		(1,22)	(0,22)	(1,72)	(0,89)	(3,19)	(1,14)
60		14,45 ^a	16,46 ^a	13,09 ^a	18,76 ^a	10,30 ^a	14,25 ^a
		(3,07)	(2,12)	(2,68)	(2,47)	(2,59)	(3,26)
120		11,00 ^b	16,75 ^{ab}	11,35 ^b	23,53 ^a	9,66 ^b	12,88 ^{ab}
		(1,84)	(0,62)	(3,23)	(3,48)	(1,28)	(2,72)
65	7	21,75 ^a	10,37 ^a	11,75 ^a	20,91 ^a	6,84 ^a	8,50 ^a
		(12,13)	(0,83)	(2,68)	(2,13)	(1,08)	(2,14)
	15	20,02 ^a	9,59 ^a	10,86 ^a	8,44 ^a	8,87 ^a	10,32 ^a
		(5,64)	(1,63)	(1,65)	(1,05)	(2,2)	(1,72)
60		10,56 ^a	6,02 ^a	7,37 ^a	7,20 ^a	3,61 ^a	8,15 ^a
		(4,02)	(0,57)	(2,03)	(1,91)	(1,21)	(2,84)
120		10,80 ^a	4,89 ^{ab}	3,18 ^b	4,86 ^{ab}	6,58 ^{ab}	5,84 ^{ab}
		(2,51)	(0,61)	(0,42)	(0,63)	(1,08)	(1,33)

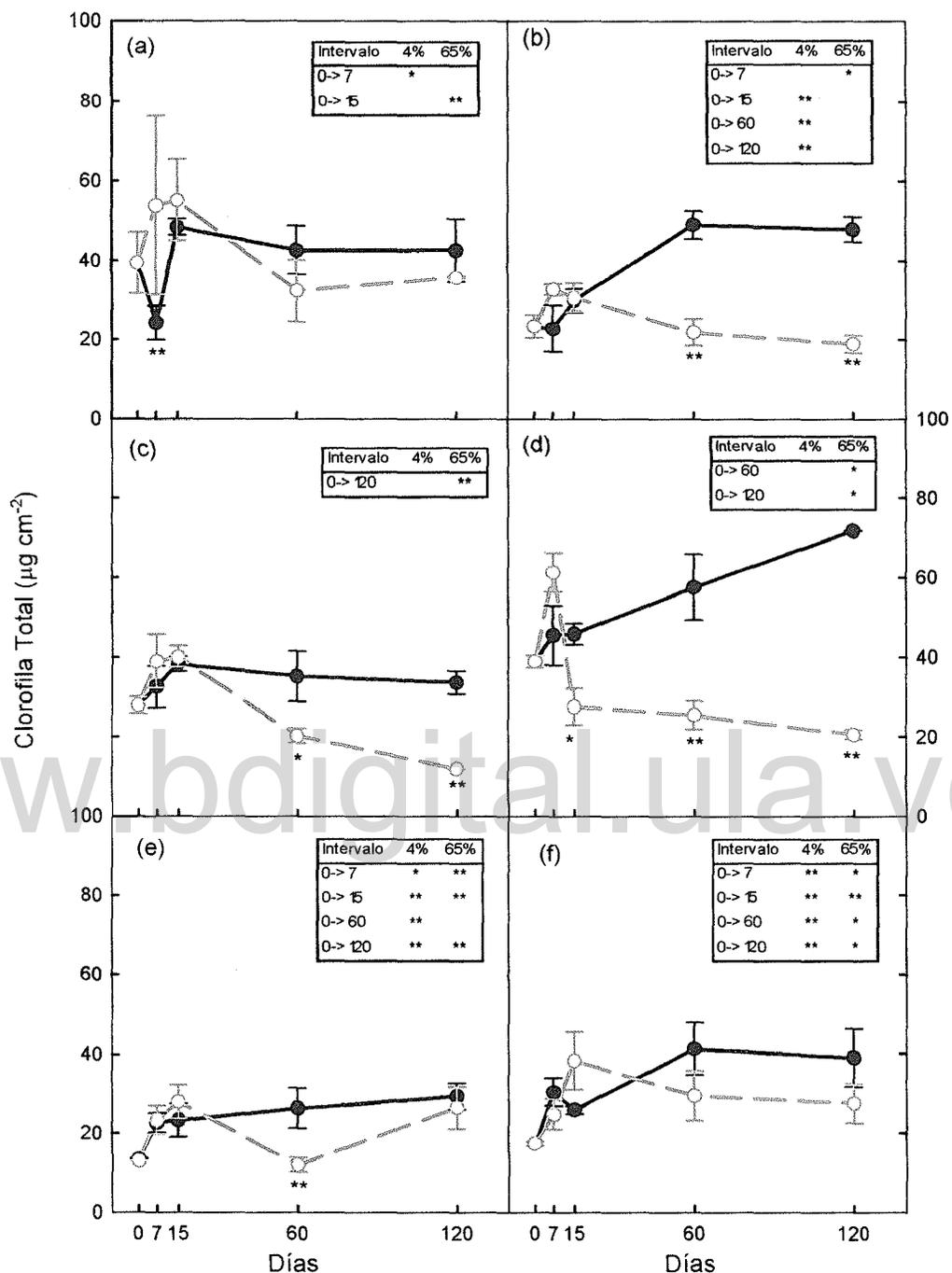


Figura 4.5 Contenido de clorofila total para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos sobre las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $p < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

Tabla 4.6 Contenido promedio de clorofila total (Cl_t, µg cm⁻²) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (P<0,05). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	39,33 ^a	23,30 ^{ab}	27,88 ^{ab}	38,84 ^a	13,29 ^c	17,33 ^{bc}
		(7,72)	(2,88)	(2,02)	(1,5)	(0,3)	(0,59)
4	7	24,20 ^a	22,81 ^a	32,57 ^a	45,43 ^a	22,61 ^a	30,48 ^a
		(4,24)	(5,81)	(5,22)	(7,46)	(2,42)	(3,59)
	15	48,41 ^a	29,88 ^{bc}	38,19 ^{ab}	45,72 ^a	23,32 ^c	25,89 ^{bc}
		(2,06)	(2,98)	(1,89)	(2,69)	(4,25)	(1)
60	42,63 ^{ab}	49,11 ^{ab}	35,17 ^{ab}	57,57 ^a	26,35 ^b	41,34 ^{ab}	
	(6,13)	(3,56)	(6,33)	(8,28)	(5,11)	(6,64)	
120	42,62 ^{ab}	47,96 ^{ab}	33,56 ^b	71,72 ^a	29,37 ^b	39,00 ^b	
	(7,96)	(3,24)	(2,85)	(0,02)	(3,33)	(7,37)	
65	7	53,81 ^a	32,67 ^a	38,84 ^a	61,26 ^a	23,30 ^a	24,70 ^a
		(22,44)	(1,43)	(6,68)	(4,78)	(3,58)	(3,79)
	15	55,19 ^a	30,63 ^a	40,03 ^a	27,49 ^a	27,94 ^a	38,24 ^a
		(10,32)	(3,57)	(2,6)	(4,55)	(4,29)	(7,34)
60	32,27 ^a	21,81 ^{ab}	20,23 ^{ab}	25,39 ^{ab}	11,95 ^b	29,38 ^a	
	(7,82)	(3,36)	(1,85)	(3,59)	(1,73)	(6,3)	
120	35,56 ^a	18,87 ^{bc}	12,00 ^c	20,46 ^{abc}	26,39 ^{ab}	27,38 ^{ab}	
	(0,29)	(2,19)	(0,05)	(1,17)	(5,35)	(5,01)	

Tabla 4.7 Proporción promedio de clorofila *a/b* por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	3,25 ^a	3,12 ^a	3,34 ^a	2,45 ^a	3,19 ^a	2,89 ^a
		(0,86)	(0,59)	(0,21)	(0,44)	(0,41)	(0,44)
4	7	2,28 ^a	2,12 ^a	2,07 ^a	2,13 ^a	2,51 ^a	2,01 ^a
		(0,54)	(0,12)	(0,31)	(0,66)	(0,77)	(0,00)
	15	2,10 ^a	2,45 ^a	2,11 ^a	2,01 ^a	2,02 ^a	2,45 ^a
		(0,37)	(0,44)	(0,31)	(0,00)	(0,67)	(0,44)
	60	2,07 ^a	2,04 ^a	1,72 ^a	2,10 ^a	1,66 ^a	2,04 ^a
		(0,36)	(0,22)	(0,07)	(0,41)	(0,22)	(0,52)
	120	2,85 ^a	1,86 ^a	2,37 ^a	2,21 ^a	2,07 ^a	2,09 ^a
		(0,07)	(0,09)	(0,76)	(0,56)	(0,29)	(0,26)
65	7	2,15 ^a	2,21 ^a	2,41 ^a	1,94 ^a	2,45 ^a	2,10 ^a
		(0,64)	(0,38)	(0,22)	(0,06)	(0,44)	(0,37)
	15	2,01 ^a	2,27 ^a	2,83 ^a	2,30 ^a	2,36 ^a	2,71 ^a
		(0,53)	(0,26)	(0,50)	(0,53)	(0,64)	(0,38)
	60	2,46 ^a	2,68 ^a	2,04 ^a	2,91 ^a	2,72 ^a	3,00 ^a
		(0,53)	(0,67)	(0,54)	(0,90)	(0,61)	(0,58)
	120	2,62 ^a	2,87 ^a	2,89 ^a	3,32 ^a	2,96 ^a	3,79 ^a
		(0,70)	(0,11)	(0,44)	(0,50)	(0,18)	(0,23)

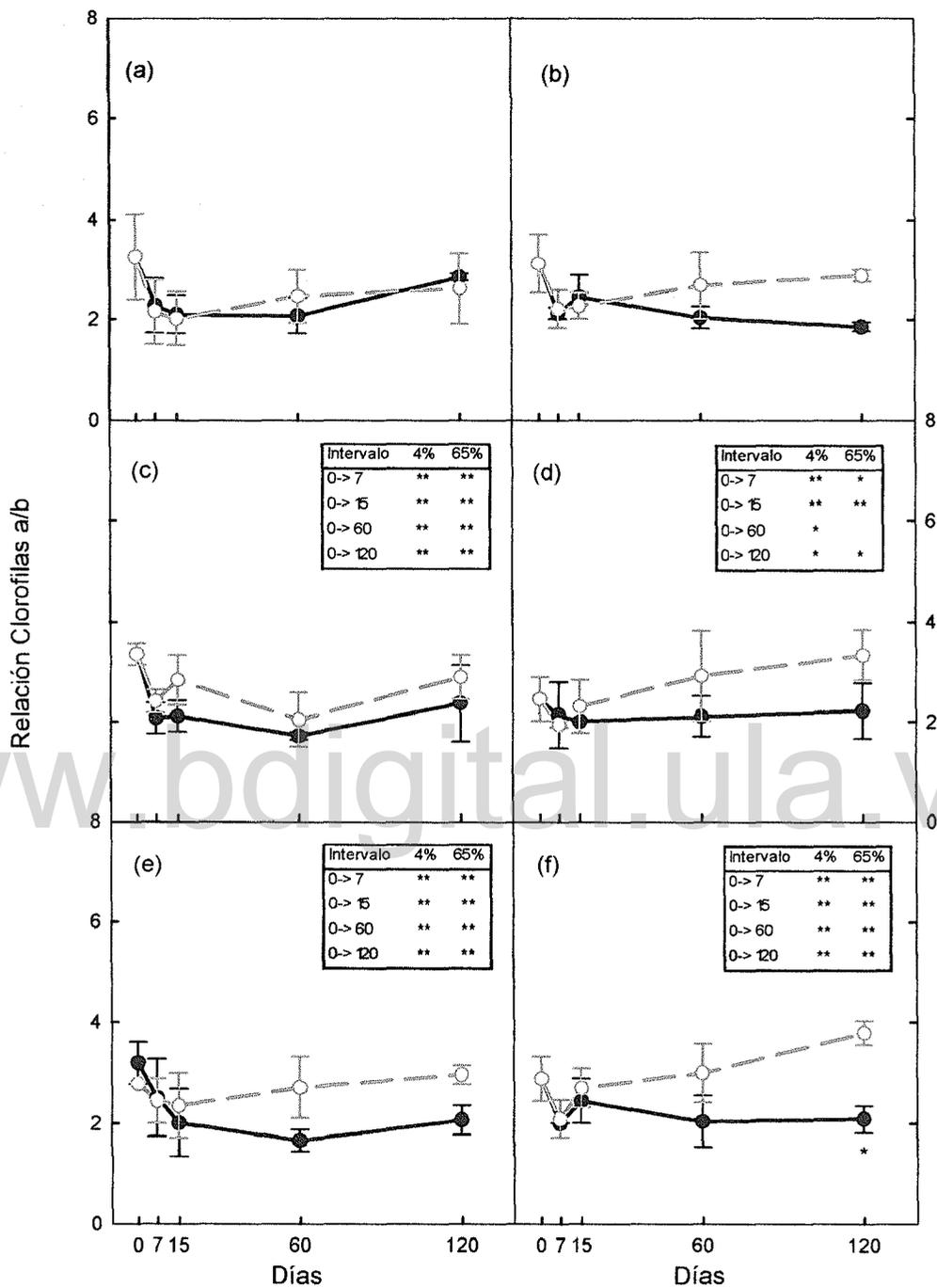


Figura 4.6 Relación clorofila a/b para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos sobre las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

Tabla 4.8 Contenido promedio de clorofila *a* (Cla, mg g⁻¹) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (P<0,05). Errores estándar entre paréntesis

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	3,02ab	1,97b	4,46a	2,24ab	1,56b	2,84ab
		(0,61)	(0,53)	(0,15)	(0,11)	(0,17)	(0,22)
4	7	1,77b	2,41b	5,15a	3,10ab	2,21b	5,51a
		(0,16)	(0,34)	(1,27)	(0,17)	(0,08)	(0,63)
	15	3,28c	3,87bc	6,79a	3,17c	2,10d	5,09ab
		(0,27)	(0,37)	(0,2)	(0,15)	(0,32)	(0,09)
60	3,03ab	5,16a	5,90a	3,72ab	2,22b	5,52a	
	(0,26)	(0,36)	(1,01)	(0,4)	(0,39)	(1,33)	
120	5,90ab	4,81ab	4,78ab	5,69ab	3,47b	8,54a	
	(0,6)	(0,21)	(0,39)	(0,09)	(0,76)	(1,27)	
65	7	3,44a	3,14a	5,31a	3,11a	3,28a	3,42a
		(1,36)	(0,29)	(0,92)	(0,45)	(0,86)	(0,51)
	15	3,35ab	3,93a	5,60a	3,11b	3,78ab	5,27a
		(0,36)	(0,64)	(0,17)	(0,45)	(0,57)	(1,35)
60	1,89ab	2,14ab	2,12ab	1,16b	0,95b	3,76a	
	(0,44)	(0,44)	(0,2)	(0,16)	(0,08)	(0,71)	
120	1,70b	1,28b	1,32b	0,96b	1,72b	3,46a	
	(0,13)	(0,09)	(0,09)	(0,07)	(0,32)	(0,62)	

Tabla 4.9 Contenido promedio de clorofila *b* (Clb, mg g⁻¹) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (P<0,05). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	1,06 ^{ab}	0,66 ^{ab}	1,34 ^a	0,97 ^{ab}	0,51 ^b	1,01 ^{ab}
		(0,34)	(0,15)	(0,06)	(0,16)	(0,09)	(0,09)
4	7	0,86 ^b	1,13 ^{ab}	2,42 ^b	1,83 ^{ab}	1,06 ^{ab}	2,74 ^a
		(0,18)	(0,1)	(0,22)	(0,63)	(0,31)	(0,31)
	15	1,62 ^{ab}	1,63 ^{ab}	3,37 ^a	1,58 ^{ab}	1,35 ^b	2,19 ^{ab}
		(0,18)	(0,16)	(0,54)	(0,07)	(0,56)	(0,31)
60	1,55 ^a	2,62 ^a	3,50 ^a	1,85 ^a	1,44 ^a	2,73 ^a	
	(0,3)	(0,43)	(0,75)	(0,26)	(0,4)	(0,33)	
120	2,06 ^{ab}	2,60 ^{ab}	2,36 ^{ab}	2,85 ^{ab}	1,70 ^b	4,25 ^a	
	(0,17)	(0,17)	(0,52)	(0,55)	(0,41)	(0,87)	
65	7	2,43 ^a	1,47 ^a	2,31 ^a	1,62 ^a	1,36 ^a	1,81 ^a
		(1,51)	(0,15)	(0,57)	(0,29)	(0,38)	(0,5)
	15	1,86 ^a	1,83 ^a	2,12 ^a	0,76 ^a	1,89 ^a	1,93 ^a
		(0,43)	(0,44)	(0,39)	(0,15)	(0,66)	(0,41)
60	0,95 ^a	0,82 ^a	1,17 ^a	0,46 ^a	0,42 ^a	1,44 ^a	
	(0,42)	(0,03)	(0,23)	(0,12)	(0,15)	(0,49)	
120	0,77 ^a	0,45 ^{ab}	0,48 ^{ab}	0,30 ^b	0,57 ^{ab}	0,94 ^a	
	(0,22)	(0,04)	(0,06)	(0,03)	(0,08)	(0,23)	

Tabla 4.10 Contenido promedio de clorofila total (Cl_t, mg g⁻¹) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (P<0,05). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A.</i> <i>terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M.</i> <i>karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T.</i> <i>rubrivinium</i>
20	0	4,08	2,63	5,80	3,21	2,07	3,86
		(0,75)	(0,63)	(0,14)	(0,23)	(0,13)	(0,13)
4	7	2,68	3,54	7,57	4,93	3,27	8,25
		(0,27)	(0,44)	(1,49)	(0,74)	(0,38)	(0,94)
	15	4,90	5,50	10,15	4,75	3,44	7,27
		(0,16)	(0,34)	(0,68)	(0,22)	(0,85)	(0,25)
60	4,58	7,79	9,4	5,57	3,66	8,25	
	(0,53)	(0,77)	(1,76)	(0,45)	(0,77)	(1,42)	
120	7,96	7,41	7,14	8,54	5,18	12,79	
	(0,76)	(0,35)	(0,86)	(0,48)	(1,13)	(1,98)	
65	7	5,87	4,61	7,62	4,72	4,64	5,22
		(2,86)	(0,22)	(1,47)	(0,74)	(1,19)	(0,98)
	15	5,22	5,76	7,72	2,45	5,67	7,20
		(0,66)	(1,08)	(0,24)	(0,43)	(1,14)	(1,73)
60	2,84	2,96	3,29	1,61	1,37	5,21	
	(0,85)	(0,41)	(0,18)	(0,24)	(0,22)	(1,17)	
120	2,47	1,73	1,80	1,26	2,29	4,40	
	(0,13)	(0,13)	(0,08)	(0,06)	(0,39)	(0,85)	

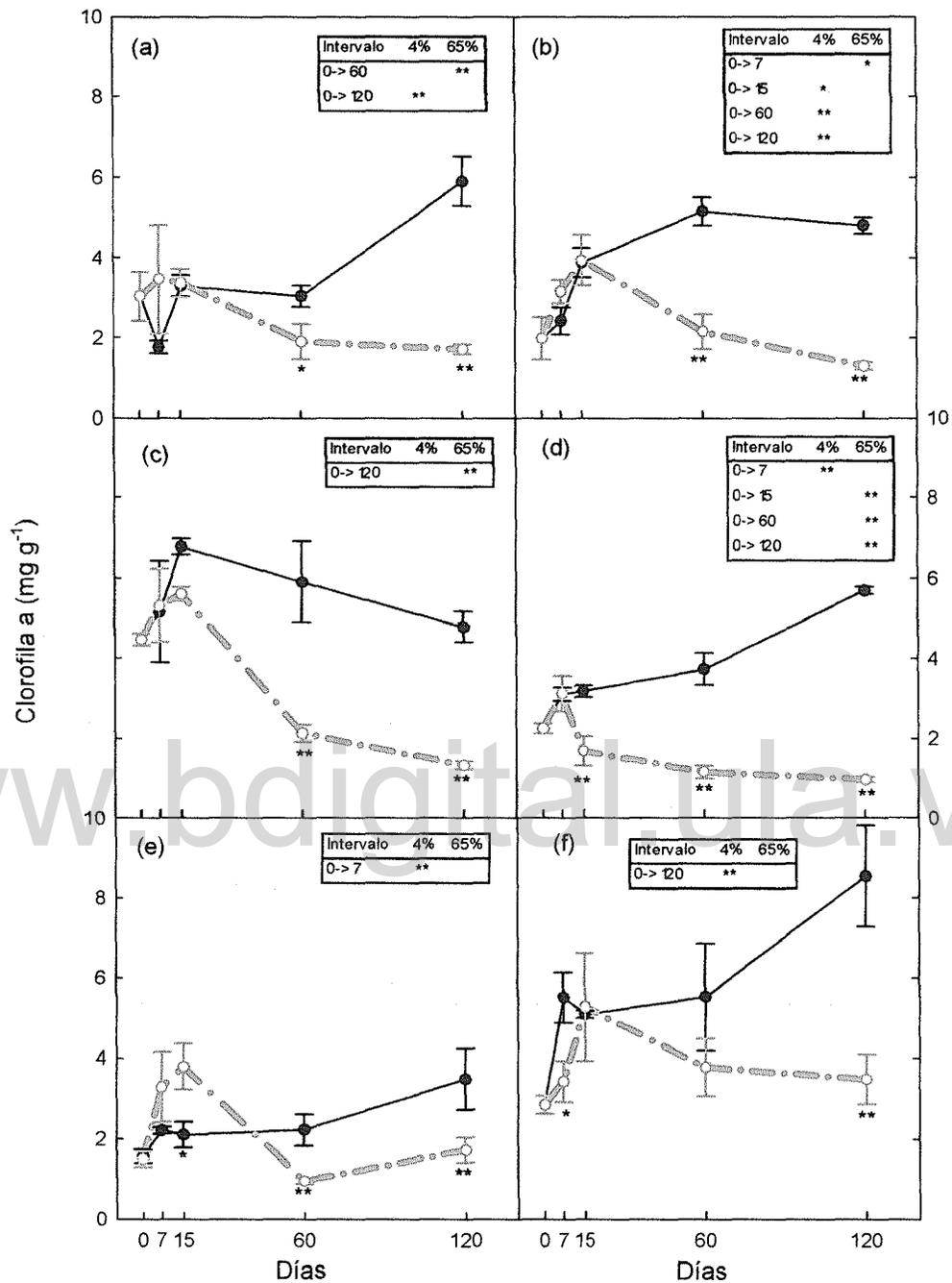


Figura 4.7 Contenido clorofila *a* por unidad de peso seco para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

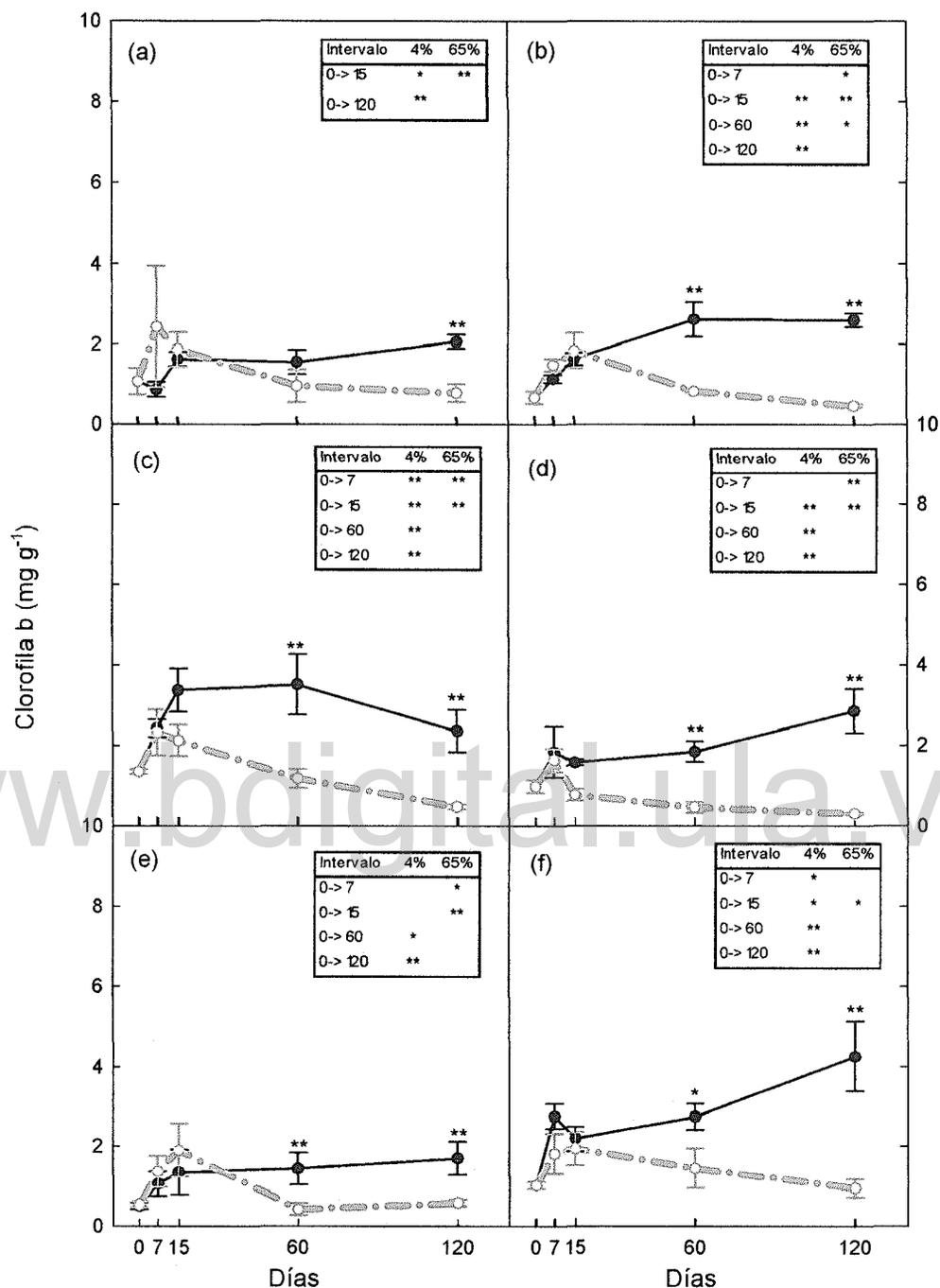


Figura 4.8 Contenido clorofila *b* por unidad de peso seco para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos sobre las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $p < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

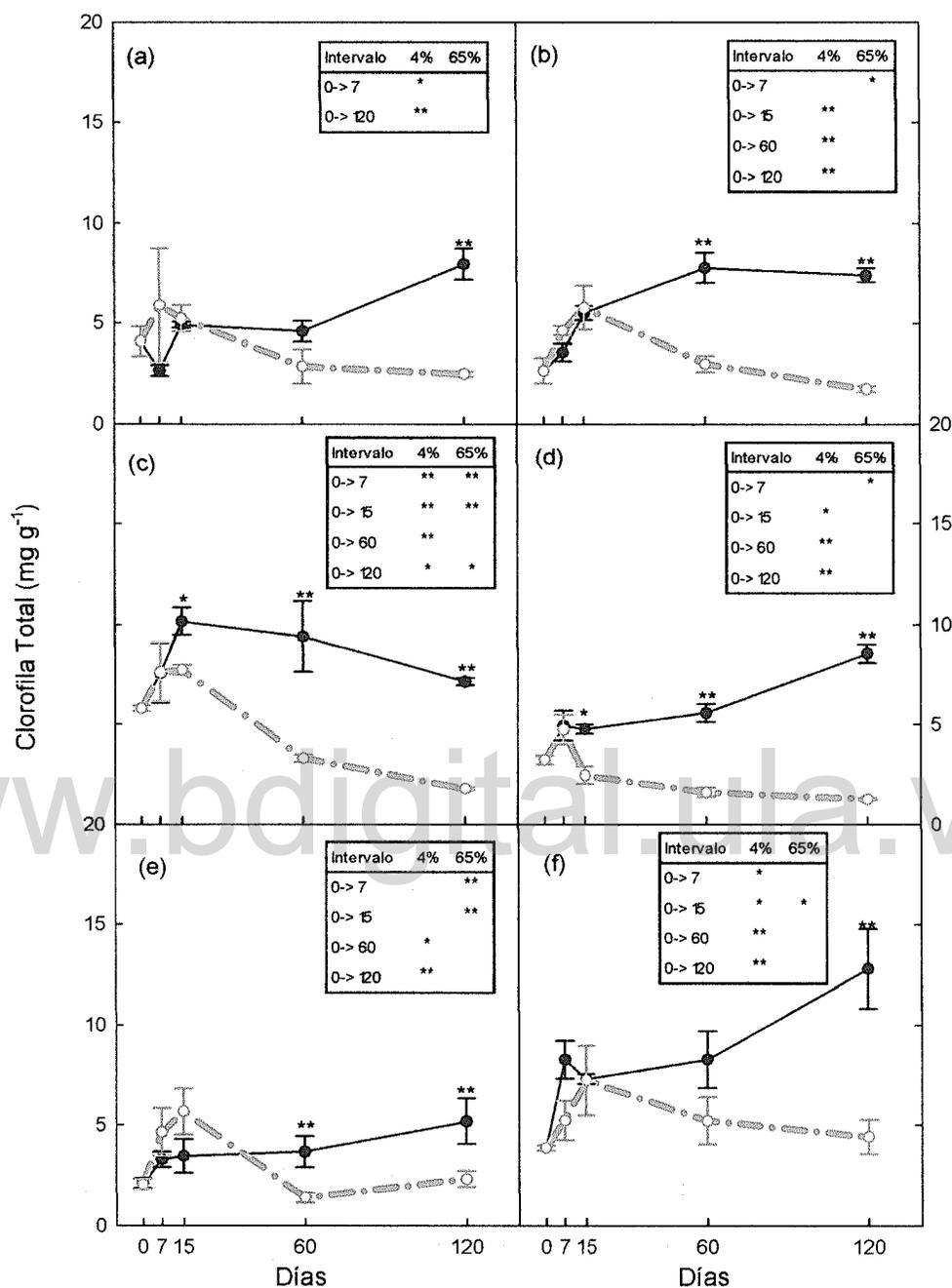


Figura 4.9 Contenido clorofila total por unidad de peso seco para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivinium*. Líneas continuas y discontinuas representan regimenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos sobre las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regimenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

4.3.4 Nitrógeno foliar

Los valores de nitrógeno foliar para todas las especies cultivadas en BFFF fueron significativamente menores al compararlos con los valores obtenidos en AFFF en la medición realizada a los 120 días (Figura 4.10). En general, en AFFF todas las especies presentaron una tendencia al aumento progresivo de la concentración de nitrógeno foliar a medida que aumentaba el tiempo de exposición, superando los valores de nitrógeno foliar encontrados a MFFF, a excepción de *Miconia meridensis* (Figura 4.10e) que mostró una disminución del 8%. Por su parte, *T. rubrivenium* (Figura 4.10f), presentó el mayor valor de nitrógeno foliar (42,94 mg/g) en AFFF a los 120 días (Tabla 4.11), siendo aproximadamente un 50% mayor a los encontrados para las demás especies, estos resultados coinciden con los encontrados por Poorter et al (2000) para esta especie en individuos adultos de una selva nublada venezolana, donde el contenido de nitrógeno foliar fue un 60% mayor en hojas de sol con respecto a las de sombra.

La relación clorofila/nitrógeno presentó mayores valores en BFFF para todas las especies (Figura 4.11), esta respuesta ha sido señalada como características de plantas de sombra, indicando que una mayor proporción de nitrógeno foliar fue invertido en clorofila para aumentar la captura de luz a expensas de invertir en Rubisco para la fijación de carbono, (Hikosaka y Terashima 1995; Poorter y Evans 1998; Poorter et al. 2000; Rozendaal et al. 2006). *M. karsteniana* y *A. terniflora* (Tabla 4.12) presentaron las relaciones clorofila/nitrógeno más altas a BFFF a los 120 días.

4.3.5 Propiedades ópticas

Todas las especies mostraron un aumento significativo de la absorbancia a BFFF con el tiempo (Figura 4.12); mientras que a AFFF la absorbancia tendió a reducirse o mantenerse estable con respecto a MFFF. Después de los 60 días se observó que la absorbancia fue significativamente mayor a BFFF que a AFFF, con excepción de *A. terniflora* (Figura 4.12a) y *T. rubrivenium* (Figura 4.12f); ésta última especie no mostró diferencias en los valores de absorbancia, ni entre regímenes de luz, ni dentro de cada régimen en el tiempo. Al comparar la absorbancia foliar entre especies (Tabla 4.13), *M. karsteniana* presentó el valor más alto de absorbancia a BFFF a los 120 días de exposición comparado con las demás especies; mientras que en AFFF, *C. tachirensis* presentó el valor más bajo a 120 días de exposición.

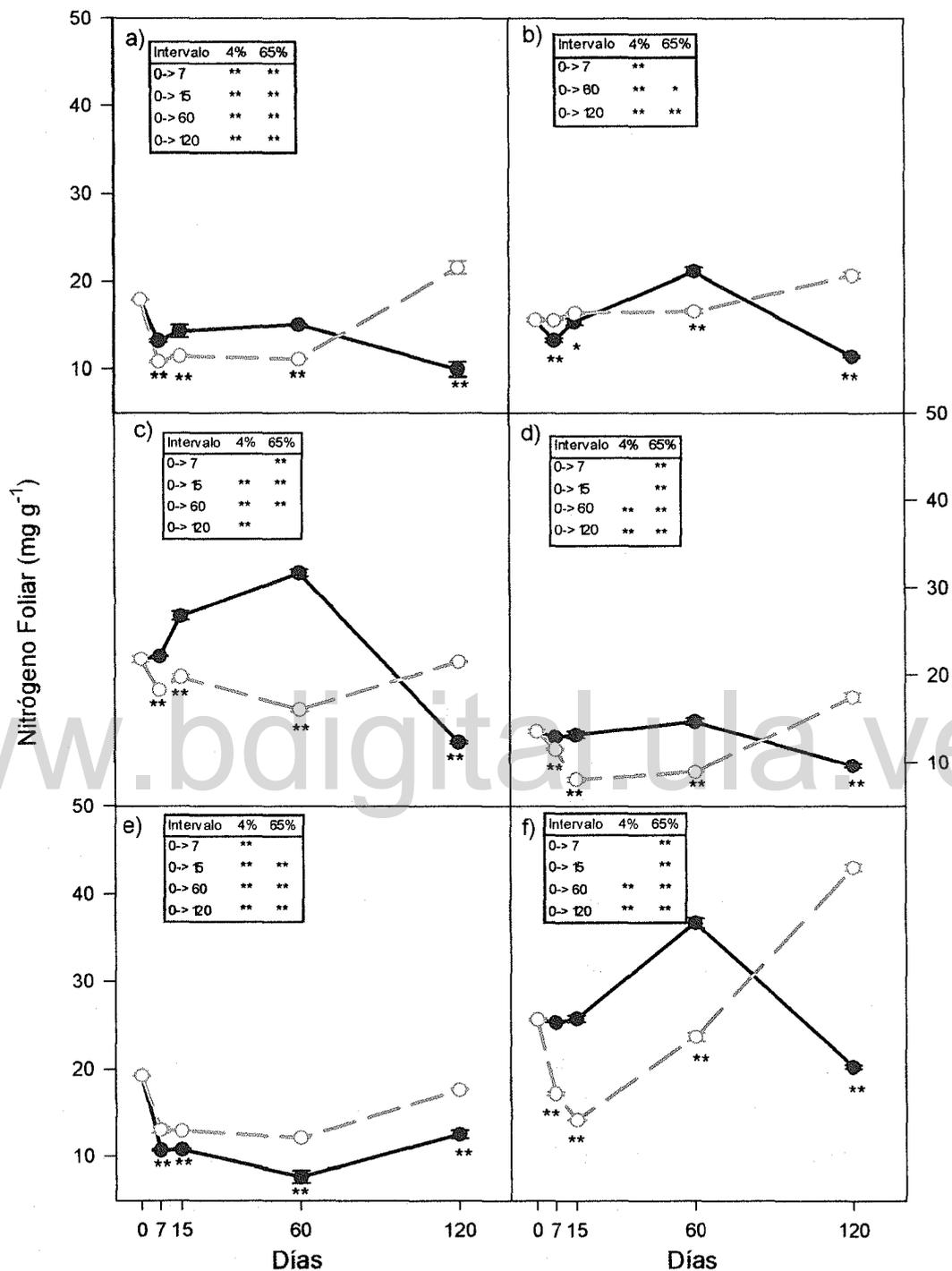


Figura 4.10 Contenido nitrógeno foliar para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regimenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regimenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

Tabla 4.11 Contenido promedio de nitrógeno foliar (mg g^{-1}) por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivinium</i>
20	0	17,97 ^c	15,62 ^d	21,82 ^b	13,55 ^e	19,29 ^e	25,67 ^a
		(0,07)	(0,76)	(0,35)	(0,21)	(0,06)	(0,14)
4	7	13,24 ^c	13,34 ^c	22,14 ^b	12,92 ^c	10,72 ^d	25,35 ^a
		(0,80)	(0,21)	(0,04)	(0,00)	(0,11)	(0,05)
	15	14,33 ^{bc}	15,41 ^b	26,79 ^a	13,17 ^c	10,82 ^d	25,78 ^a
		(0,70)	(0,39)	(0,49)	(0,39)	(0,14)	(0,39)
60	15,06 ^d	21,16 ^c	31,66 ^b	14,71 ^d	7,74 ^e	36,74 ^a	
	(0,04)	(0,46)	(0,39)	(0,39)	(0,70)	(0,59)	
120	9,98 ^c	11,45 ^{bc}	12,33 ^b	9,60 ^c	12,57 ^b	20,28 ^a	
	(0,84)	(0,14)	(0,18)	(0,21)	(0,37)	(0,21)	
65	7	10,86 ^d	15,55 ^b	18,32 ^a	11,49 ^{cd}	13,06 ^c	17,27 ^{ab}
		(0,11)	(0,04)	(0,00)	(0,11)	(0,35)	(0,14)
	15	11,49 ^d	16,43 ^b	19,82 ^a	8,02 ^c	12,96 ^{cd}	14,19 ^e
		(0,11)	(0,95)	(0,32)	(0,28)	(0,03)	(0,07)
60	11,14 ^c	16,60 ^b	16,08 ^b	8,90 ^d	12,15 ^c	23,71 ^a	
	(0,04)	(0,28)	(0,21)	(0,04)	(0,07)	(0,49)	
120	21,54 ^b	20,66 ^b	21,51 ^b	17,44 ^c	17,69 ^c	42,94 ^a	
	(0,74)	(0,35)	(0,07)	(0,49)	(0,11)	(0,42)	

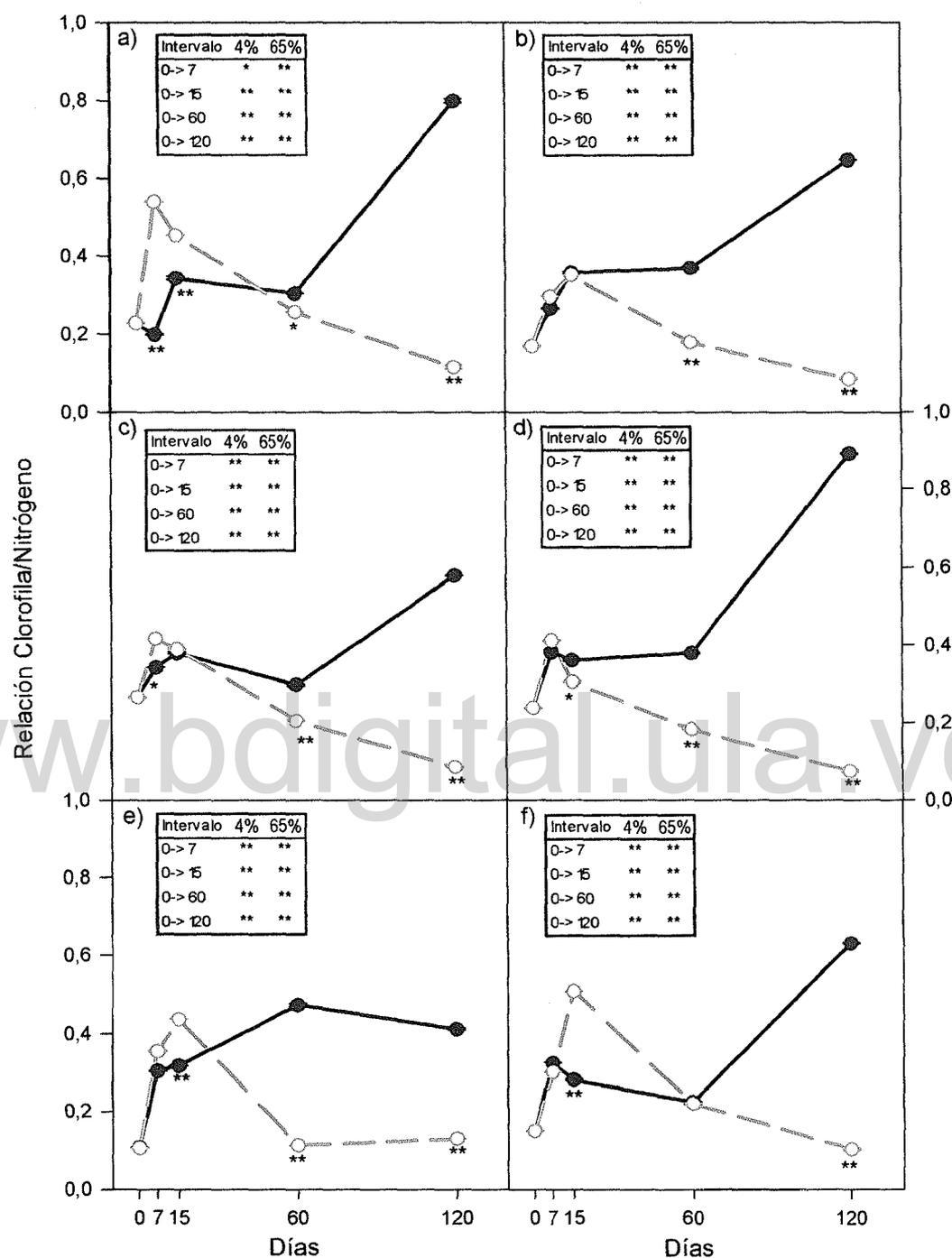


Figura 4.11 Relación clorofila/nitrógeno para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos sobre las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y * = $P < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

Tabla 4.12 Relación clorofila/nitrógeno por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivinum</i>
20	0	0,23 ^b	0,17 ^e	0,27 ^a	0,24 ^b	0,11 ^e	0,15 ^d
		(0,000)	(0,001)	(0,002)	(0,001)	(0,000)	(0,001)
4	7	0,20 ^f	0,27 ^e	0,34 ^b	0,38 ^a	0,31 ^d	0,33 ^e
		(0,001)	(0,001)	(0,000)	(0,000)	(0,001)	(0,000)
	15	0,34 ^e	0,36 ^b	0,38 ^a	0,36 ^b	0,32 ^d	0,28 ^e
		(0,004)	(0,002)	(0,003)	(0,002)	(0,001)	(0,002)
60	0,30 ^e	0,37 ^b	0,30 ^e	0,38 ^b	0,47 ^a	0,22 ^d	
	(0,000)	(0,003)	(0,002)	(0,002)	(0,004)	(0,003)	
120	0,80 ^b	0,65 ^e	0,58 ^e	0,89 ^a	0,41 ^f	0,63 ^d	
	(0,005)	(0,001)	(0,001)	(0,001)	(0,003)	(0,001)	
65	7	0,54 ^a	0,30 ^d	0,42 ^b	0,41 ^b	0,35 ^e	0,30 ^d
		(0,001)	(0,000)	(0,000)	(0,001)	(0,002)	(0,001)
	15	0,45 ^b	0,35 ^e	0,39 ^d	0,30 ^f	0,44 ^e	0,51 ^a
		(0,001)	(0,000)	(0,002)	(0,002)	(0,000)	(0,000)
60	0,26 ^a	0,18 ^d	0,20 ^e	0,18 ^d	0,11 ^e	0,22 ^b	
	(0,000)	(0,002)	(0,001)	(0,000)	(0,000)	(0,003)	
120	0,11 ^b	0,08 ^d	0,08 ^d	0,07 ^e	0,13 ^a	0,10 ^e	
	(0,004)	(0,002)	(0,000)	(0,003)	(0,001)	(0,002)	

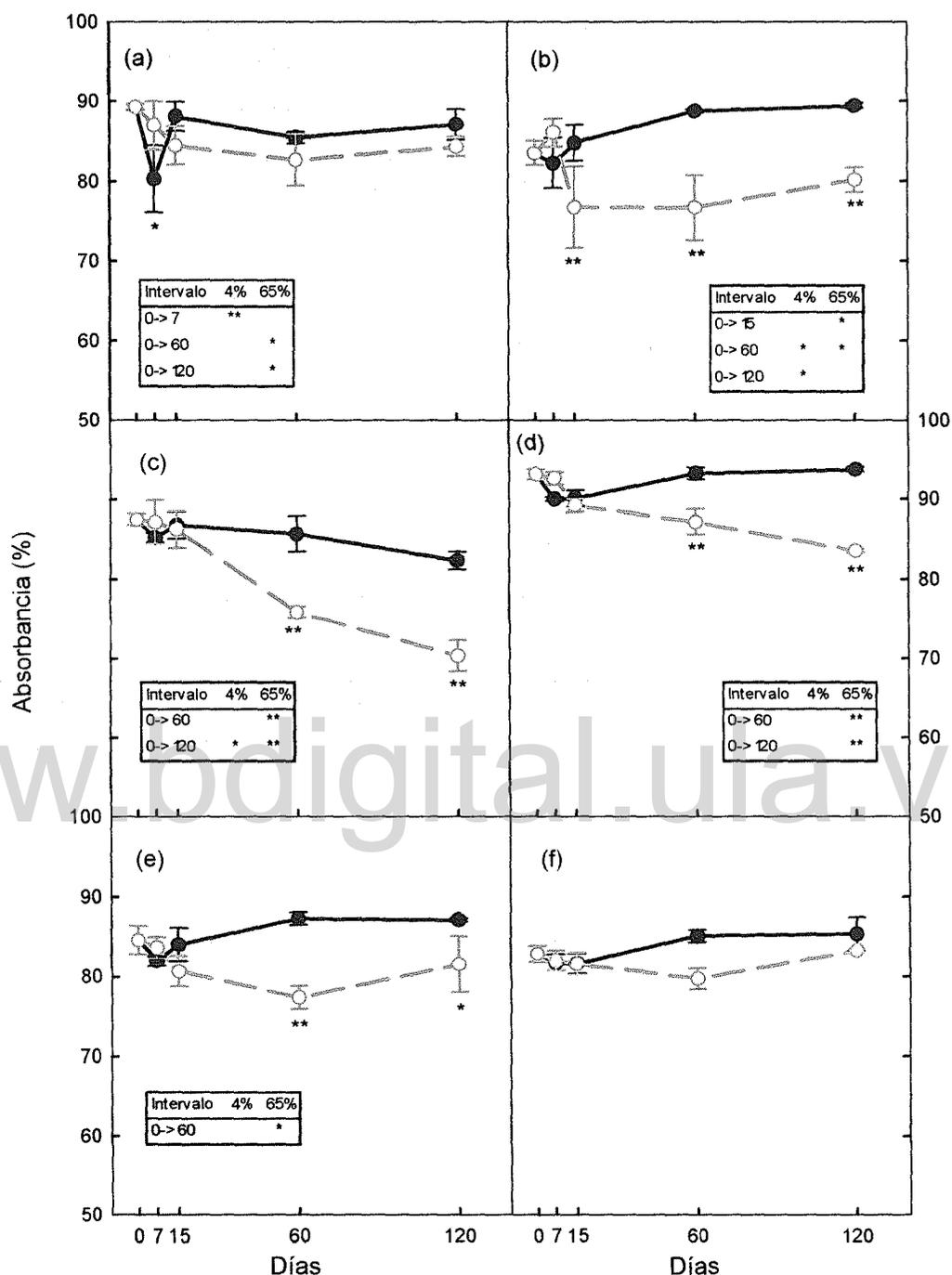


Figura 4.12 Absorbancia en porcentaje para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivinium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

Tabla 4.13 Absorbancia foliar (%) promedio por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	89,24 ^{ab}	83,47 ^c	87,49 ^{bc}	93,07 ^a	84,56 ^{bc}	82,83 ^c
		(0,36)	(1,46)	(0,76)	(0,68)	(1,82)	(0,98)
4	7	80,28 ^b	82,21 ^{ab}	85,24 ^{ab}	89,98 ^a	81,95 ^{ab}	81,76 ^{ab}
		(4,17)	(3,10)	(0,57)	(0,23)	(0,61)	(1,00)
	15	88,02 ^{ab}	84,74 ^{ab}	86,82 ^{ab}	90,07 ^a	84,01 ^{ab}	81,62 ^b
		(1,82)	(2,22)	(1,71)	(0,97)	(2,14)	(1,30)
60	85,40 ^b	88,72 ^b	85,71 ^b	93,17 ^a	87,31 ^b	85,10 ^b	
	(0,69)	(0,17)	(2,22)	(0,73)	(0,79)	(0,75)	
120	87,01 ^{bc}	89,37 ^{ab}	82,35 ^c	93,65 ^a	87,13 ^{bc}	85,34 ^{bc}	
	(1,95)	(0,28)	(1,11)	(0,27)	(0,22)	(2,08)	
65	7	86,91 ^{ab}	86,00 ^{ab}	87,17 ^{ab}	92,53 ^a	83,60 ^b	81,98 ^b
		(3,18)	(1,69)	(2,68)	(0,79)	(1,34)	(1,19)
	15	84,42 ^{ab}	76,71 ^b	86,23 ^{ab}	89,19 ^a	80,65 ^{ab}	81,58 ^{ab}
		(2,37)	(5,11)	(2,32)	(0,78)	(1,91)	(1,36)
60	82,64 ^{ab}	76,63 ^{ab}	75,84 ^b	87,15 ^a	77,33 ^{ab}	79,69 ^{ab}	
	(3,18)	(4,07)	(0,70)	(1,58)	(1,47)	(1,35)	
120	84,28 ^a	80,13 ^a	70,30 ^b	83,54 ^a	81,53 ^a	83,23 ^a	
	(1,15)	(1,56)	(1,99)	(0,24)	(3,54)	(0,18)	

En general, la reflectancia se incrementó significativamente con el tiempo en las plantas cultivadas en AFFF; mientras que en BFFF la reflectancia se mantuvo relativamente constante para todas las especies (Figura 4.13). Todas las especies mostraron diferencias significativas en la reflectancia entre alta y baja FFF después de los 60 días. *M. karsteniana* presentó la menor reflectancia a BFFF a los 120 días de exposición en comparación a las demás especies, mientras que en AFFF, *C. tachirensis* presentó la mayor reflectancia en AFFF (Tabla 4.14).

La transmitancia en AFFF fue mayor que en BFFF para todas las especies durante el periodo de medición, sin embargo, se observó una tendencia de ésta a decrecer en AFFF después de los 60 días con excepción de *C. tachirensis* y *M. karsteniana* (Figura 4.14). Este decrecimiento implicó que no hubiera diferencias estadísticamente significativas a los 120 días entre AFFF y BFFF para *A. terniflora* (Figura 4.14a), *M. meridensis* (Figura 4.14e) y *T. rubrivenium* (Figura 4.14f). La especie con mayor valor de transmitancia a AFFF a los 120 días fue *C. tachirensis* y los valores más bajos lo presentaron *M. karsteniana* y *A. terniflora* (Tabla 4.15).

4.3.6 Densidad y tamaño de estomas

Las hojas de todas las especies estudiadas son hipostomáticas, es decir, sólo presentaron estomas en la cara abaxial. Se encontraron diferencias significativas en la densidad y tamaño de estomas entre especies, FFF y tiempo (Figuras 4.15 y 4.16) y (Tablas 4.16 y 4.17). De acuerdo a lo esperado, la densidad de estomas aumentó para todas las especies al ser sometidas a AFFF, siendo significativamente mayor a los 120 días del experimento. Los incrementos fueron mayores en *M. meridensis* considerada como intolerante a la sombra y *M. karsteniana* (parcialmente tolerante a la sombra) (Figuras 4.15e y 4.15f). Asimismo, *C. tachirensis* (parcialmente tolerante a la sombra) (Figura 4.15c) mostró un considerable incremento en AFFF respecto de BFFF. Las especies restantes mostraron diferencias menores entre ambos tratamientos, lo que sugiere que la respuesta de aclimatación fue menor.

El tamaño de los estomas fue mayor en BFFF a excepción de *C. tachirensis* (Figura 4.16c) a los 120 días de exposición. Hubo diferencias estadísticamente significativas entre MFFF y BFFF a los 120 días para *A. terniflora*, *C. tachirensis* y *T. rubrivenium* (Figuras 4.16 a, c y f) en las cuales se observó un incremento importante en el tamaño de los estomas. Sin embargo, no se encontró una disminución estadísticamente significativa del tamaño de estomas en AFFF con respecto a MFFF.

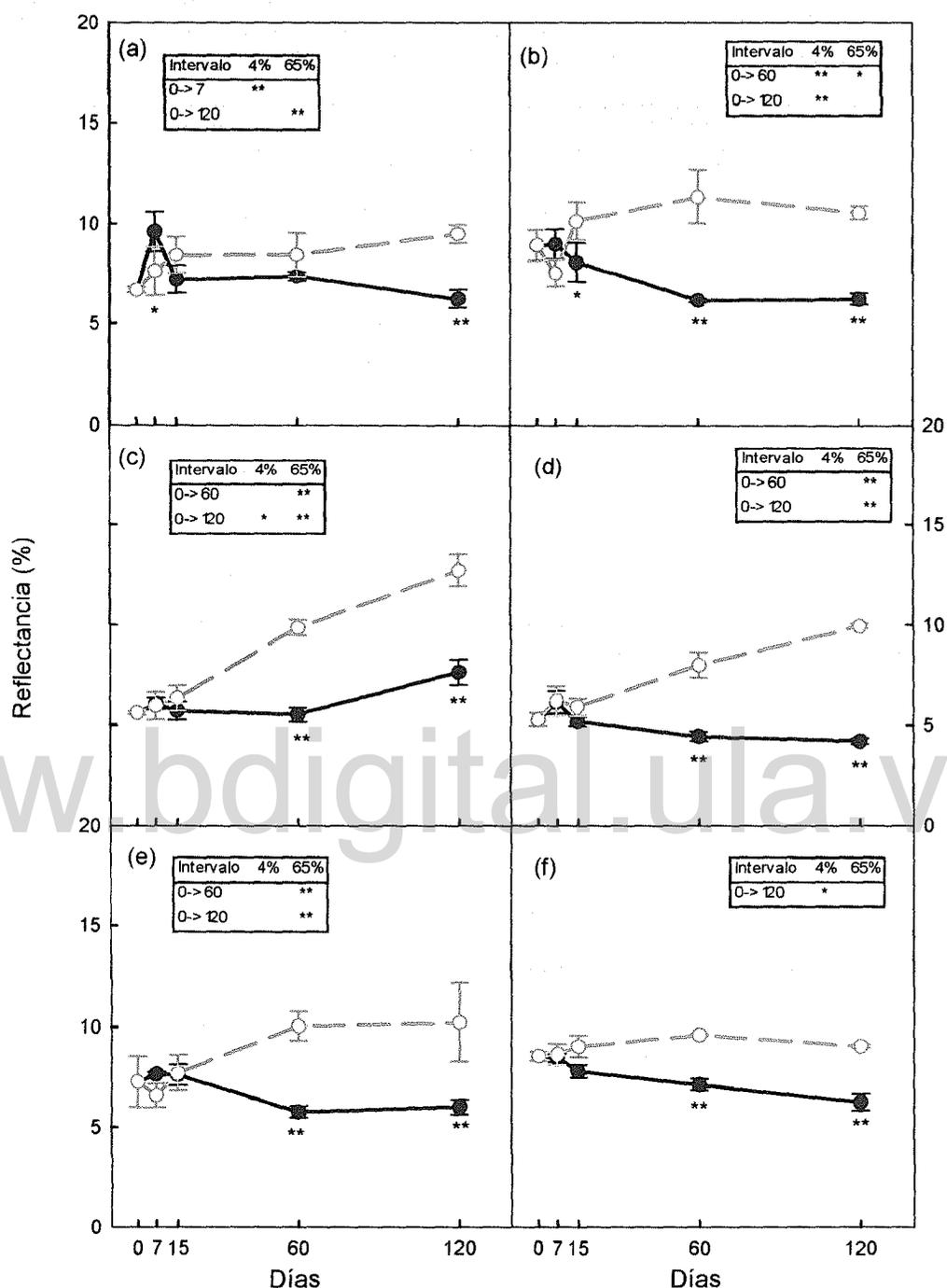


Figura 4.13 Reflectancia en porcentaje para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivinium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

Tabla 4.14 Reflectancia foliar (%) promedio por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	6,67 ^{abc}	8,91 ^a	5,60 ^{bc}	5,28 ^c	7,25 ^{abc}	8,53 ^{ab}
		(0,16)	(0,76)	(0,09)	(0,31)	(1,27)	(0,24)
4	7	9,60 ^a	8,97 ^a	6,06 ^b	6,14 ^b	7,66 ^{ab}	8,46 ^{ab}
		(1,00)	(0,75)	(0,28)	(0,56)	(0,09)	(0,20)
	15	7,19 ^{ab}	8,07 ^a	5,71 ^{ab}	5,20 ^b	7,62 ^{ab}	7,78 ^{ab}
		(0,69)	(0,97)	(0,45)	(0,26)	(0,52)	(0,33)
60	7	7,36 ^a	6,17 ^{ab}	5,53 ^{bc}	4,45 ^c	5,77 ^b	7,12 ^a
		(0,23)	(0,10)	(0,34)	(0,23)	(0,29)	(0,28)
120	7	6,24 ^a	6,24 ^a	7,63 ^a	4,21 ^b	6,01 ^a	6,26 ^a
		(0,44)	(0,28)	(0,63)	(0,14)	(0,37)	(0,42)
65	7	7,62 ^a	7,53 ^a	5,94 ^a	6,22 ^a	6,57 ^a	8,65 ^a
		(1,21)	(0,68)	(0,68)	(0,71)	(0,60)	(0,52)
	15	8,41 ^{ab}	10,12 ^a	6,33 ^b	5,90 ^b	7,71 ^{ab}	9,02 ^{ab}
		(0,91)	(0,95)	(0,63)	(0,40)	(0,89)	(0,53)
60	7	8,43 ^a	11,31 ^a	9,84 ^a	7,97 ^a	10,04 ^a	9,59 ^a
		(1,10)	(1,33)	(0,39)	(0,62)	(0,72)	(0,05)
120	7	9,48 ^a	10,52 ^a	12,71 ^a	9,92 ^a	10,22 ^a	9,02 ^a
		(0,45)	(0,33)	(0,77)	(0,14)	(1,96)	(0,09)

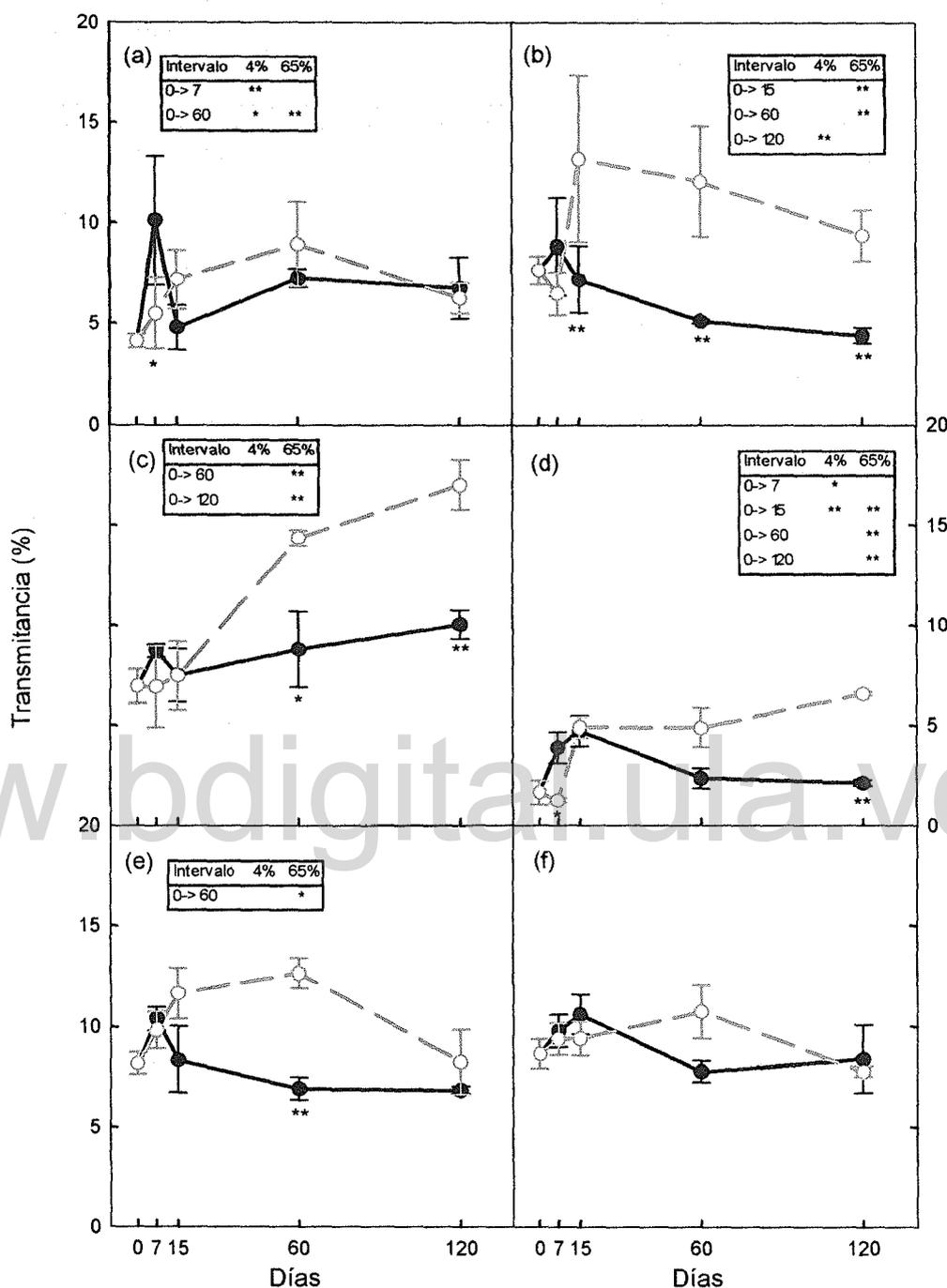


Figura 4.14 Transmitancia en porcentaje para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubriventum*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

Tabla 4.15 Transmitancia foliar (%) promedio por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	4,09 ^b	7,62 ^a	6,91 ^{ab}	1,65 ^c	8,19 ^a	8,64 ^a
		(0,34)	(0,70)	(0,85)	(0,61)	(0,55)	(0,73)
	7	10,11 ^a	8,81 ^a	8,70 ^a	3,89 ^a	10,39 ^a	9,79 ^a
		(3,21)	(2,42)	(0,32)	(0,78)	(0,58)	(0,80)
4	15	4,78 ^a	7,19 ^a	7,47 ^a	4,73 ^a	8,37 ^a	10,60 ^a
		(1,14)	(1,67)	(1,32)	(0,77)	(1,64)	(0,99)
	60	7,24 ^a	5,12 ^{ab}	8,76 ^a	2,38 ^b	6,93 ^a	7,77 ^a
		(0,46)	(0,12)	(1,89)	(0,50)	(0,56)	(0,54)
	120	6,75 ^{ab}	4,39 ^{bc}	10,02 ^a	2,14 ^c	6,86 ^{ab}	8,40 ^{ab}
		(1,53)	(0,38)	(0,72)	(0,15)	(0,18)	(1,67)
	7	5,48 ^{ab}	6,47 ^a	6,89 ^a	1,25 ^b	9,83 ^a	9,37 ^a
		(1,78)	(1,07)	(2,02)	(0,11)	(0,92)	(0,79)
65	15	7,17 ^a	13,18 ^a	7,44 ^a	4,91 ^a	11,64 ^a	9,41 ^a
		(1,46)	(4,17)	(1,70)	(0,53)	(1,25)	(0,83)
	60	8,93 ^{ab}	12,05 ^a	14,32 ^a	4,88 ^b	12,63 ^a	10,72 ^{ab}
		(2,09)	(2,75)	(0,39)	(0,96)	(0,75)	(1,32)
	120	6,24 ^b	9,35 ^b	16,99 ^b	6,55 ^b	8,25 ^b	7,75 ^b
		(0,76)	(1,26)	(1,24)	(0,10)	(1,59)	(0,27)

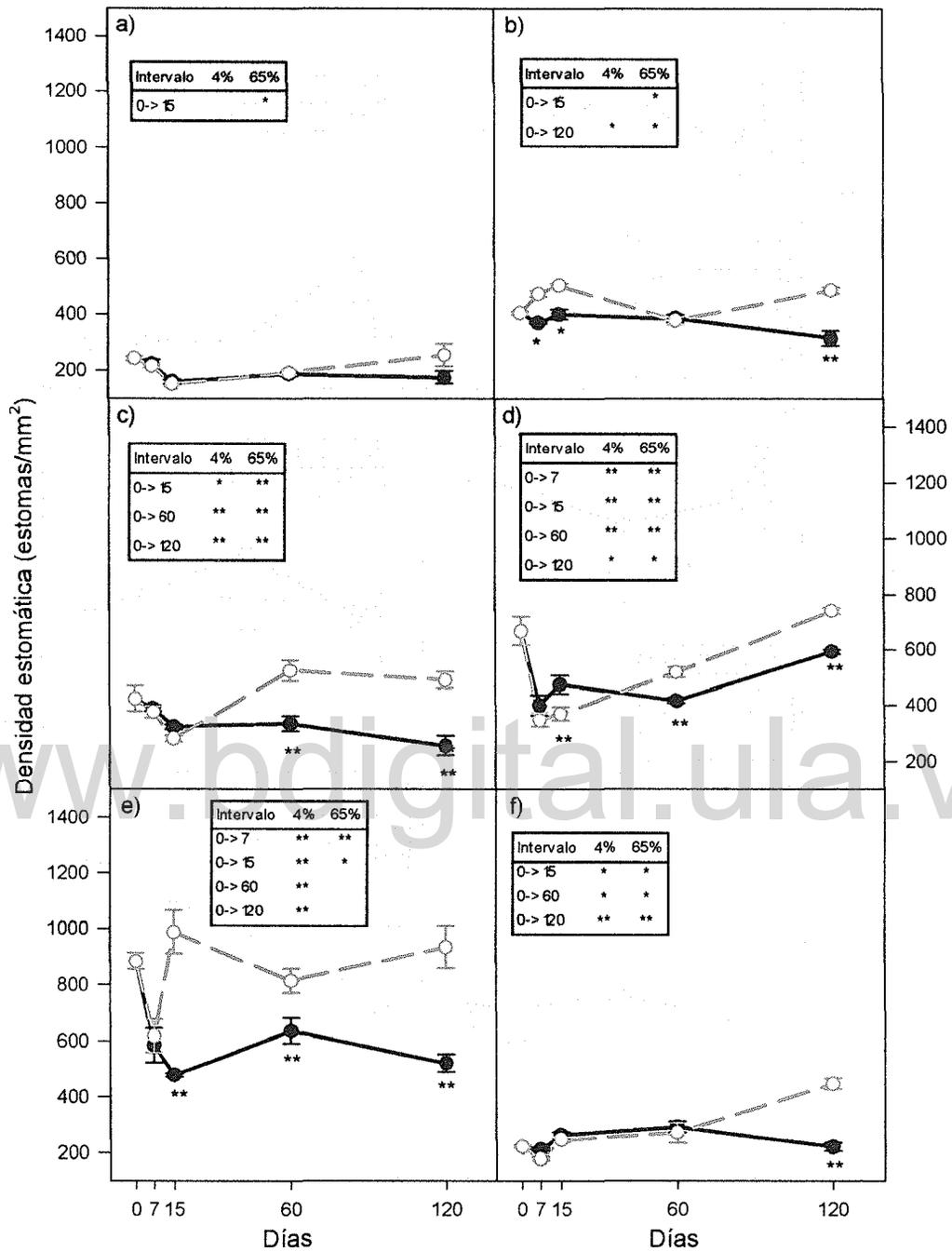


Figura 4.15 Densidad estomática para para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= $p < 0,01$ y *= $P < 0,05$). Barras verticales indican errores estándar.

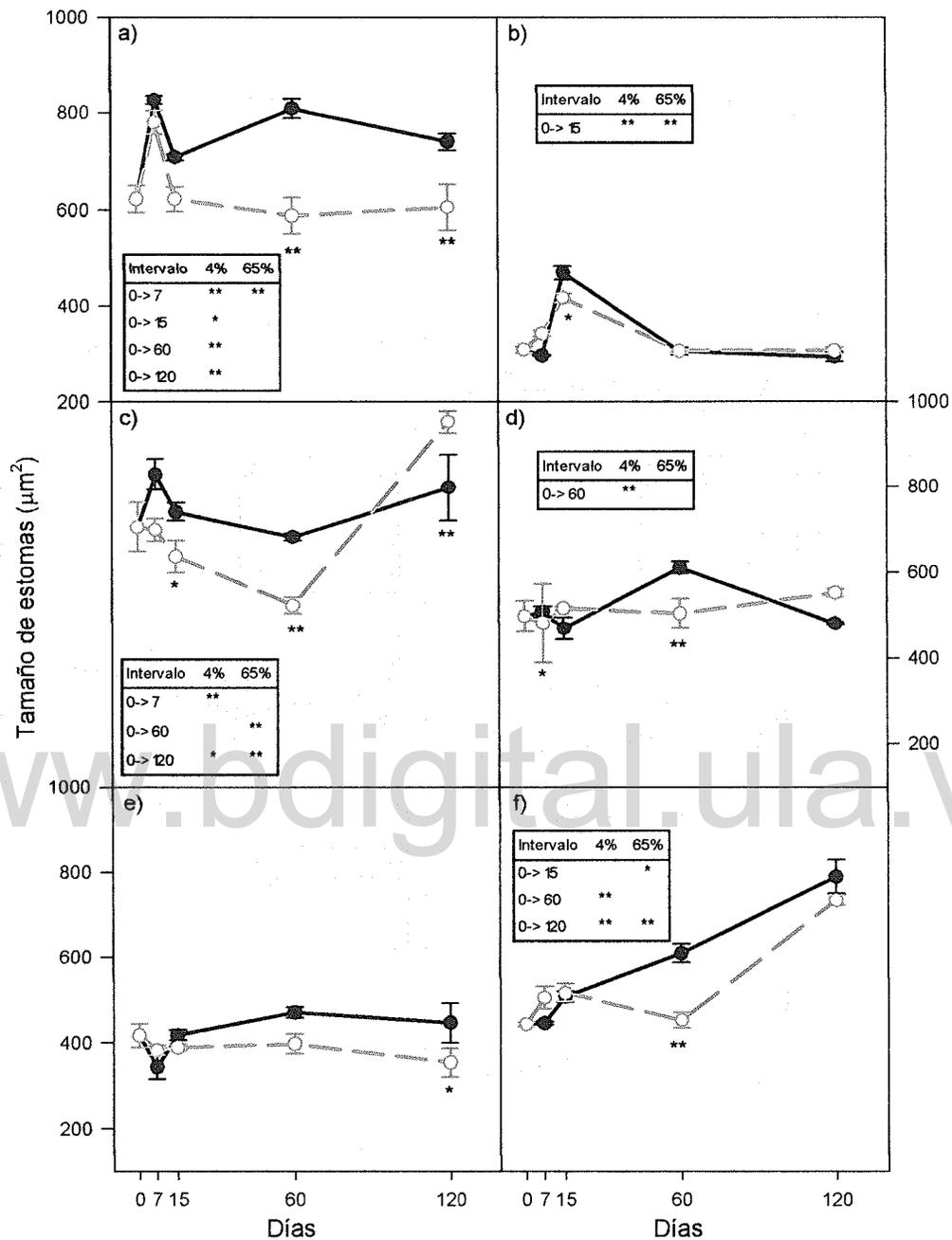


Figura 4.16 Tamaño de los estomas para: a) *A. terniflora*; b) *B. sulcata*; c) *C. tachirensis*; d) *M. karsteniana*; e) *M. meridensis*; f) *T. rubrivenium*. Líneas continuas y discontinuas representan regímenes de luz al 4 y 65% respectivamente. Asteriscos en tablas indican diferencias significativas entre periodos de tiempo bajo cada régimen de luz. Asteriscos bajo las curvas indican diferencias estadísticamente significativas en el mismo periodo de tiempo entre regímenes de luz. (**= p<0,01 y *=P<0,05). Barras verticales indican errores estándar.

Tabla 4.16 Densidad estomática (estomas/mm²) promedio por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (P<0,05). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	242,42 ^{dc}	403,03 ^{dc}	424,24 ^c	666,67 ^b	881,82 ^c	221,06 ^c
		(8,02)	(6,06)	(45,86)	(50,98)	(29,22)	(4,56)
4	7	224,24 ^{cd}	369,70 ^{bcd}	390,91 ^{bc}	400,00 ^b	584,86 ^a	211,67 ^d
		(15,15)	(3,03)	(10,50)	(36,36)	(61,28)	(6,01)
	15	160,61 ^c	400,00 ^{ab}	324,24 ^{abc}	475,76 ^a	478,79 ^a	262,12 ^{bc}
		(8,02)	(18,18)	(8,02)	(33,74)	(6,06)	(9,94)
60	184,85 ^c	384,85 ^b	333,33 ^{bc}	418,18 ^b	636,36 ^a	291,67 ^{bc}	
	(8,02)	(13,21)	(26,42)	(10,50)	(45,76)	(19,22)	
120	175,76 ^b	315,15 ^b	257,58 ^b	593,94 ^a	521,21 ^a	220,00 ^b	
	(21,85)	(26,42)	(34,95)	(8,02)	(32,07)	(15,28)	
65	7	215,15 ^{cd}	472,73 ^{ab}	375,76 ^{bc}	348,48 ^{bcd}	618,18 ^a	178,48 ^d
		(6,06)	(10,50)	(21,85)	(24,80)	(58,45)	(5,76)
	15	151,52 ^d	503,03 ^b	281,82 ^{cd}	369,70 ^b	987,88 ^a	245,15 ^{cd}
		(6,06)	(8,02)	(10,50)	(24,80)	(77,38)	(8,66)
60	190,91 ^d	375,76 ^{bc}	524,24 ^b	518,18 ^b	812,12 ^a	270,00 ^{cd}	
	(9,09)	(13,21)	(36,87)	(18,92)	(42,42)	(36,06)	
120	254,55 ^d	484,85 ^c	490,91 ^c	739,39 ^b	933,33 ^a	445,45 ^c	
	(40,99)	(10,93)	(29,22)	(12,12)	(75,94)	(18,92)	

Tabla 4.17 Tamaño de estomas (μm^2) promedio por especie-tratamiento y prueba de diferencia de medias (Tukey-Kramer) entre especies por tratamiento. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$). Errores estándar entre paréntesis.

%FFF	Días	<i>A. terniflora</i>	<i>B. sulcata</i>	<i>C. tachirensis</i>	<i>M. karsteniana</i>	<i>M. meridensis</i>	<i>T. rubrivenium</i>
20	0	622,29 ^{ab}	289,19 ^d	705,56 ^a	496,12 ^{bc}	416,37 ^{cd}	380,19 ^{cd}
		(27,97)	(12,15)	(57,40)	(36,15)	(27,37)	(5,94)
4	7	826,70 ^a	268,08 ^c	829,05 ^a	507,18 ^b	343,65 ^{bc}	383,33 ^{bc}
		(8,50)	(1,17)	(35,63)	(12,07)	(27,91)	(3,33)
	15	707,91 ^a	572,52 ^{ab}	741,42 ^a	467,80 ^b	417,71 ^b	453,33 ^b
		(6,21)	(25,20)	(20,61)	(25,36)	(11,59)	(14,53)
60	808,94 ^a	284,17 ^d	681,94 ^{ab}	610,22 ^{bc}	470,48 ^c	566,67 ^{bc}	
	(19,82)	(13,64)	(7,97)	(13,68)	(12,49)	(24,04)	
120	739,74 ^a	263,22 ^c	797,88 ^a	479,87 ^b	445,69 ^b	766,67 ^a	
	(17,14)	(17,62)	(76,55)	(3,18)	(46,88)	(44,10)	
65	7	779,95 ^a	348,34 ^b	699,03 ^a	480,54 ^b	382,19 ^b	450,00 ^b
		(24,28)	(10,75)	(26,50)	(90,76)	(10,98)	(28,87)
	15	622,12 ^{ab}	479,53 ^{abc}	636,03 ^a	514,22 ^{abc}	388,72 ^c	463,33 ^{bc}
		(25,57)	(16,41)	(36,97)	(5,30)	(6,44)	(23,33)
60	587,94 ^a	284,67 ^c	521,42 ^{ab}	502,56 ^{ab}	397,10 ^{bc}	390,00 ^{bc}	
	(37,71)	(4,94)	(18,56)	(34,37)	(23,08)	(20,82)	
120	605,36 ^b	286,18 ^c	952,03 ^a	550,41 ^b	353,70 ^c	704,39 ^b	
	(47,45)	(10,14)	(25,65)	(9,14)	(33,05)	(13,72)	

4.4 DISCUSIÓN

Las plantas se aclimatan a diferentes ambientes de luz ajustando las características de sus hojas (morfológicas, anatómicas, bioquímicas y ópticas). Generalmente, se asume que las características de las hojas que muestran alta flexibilidad en respuesta a la irradiancia son más importantes para el funcionamiento de la planta en diferentes ambientes de luz que las características que muestran poca o ninguna flexibilidad (Percy 2007). En ambientes de baja luminosidad, las plantas tienden a maximizar la intercepción de luz por sus hojas, mientras que minimizan los costos de mantenimiento. Por tanto, las plantas de sombra tienen hojas finas dispuestas horizontalmente (Wallace y Dunn 1980), con bajo peso foliar por unidad de área, alta concentración de clorofila por unidad de peso foliar y bajo contenido de nitrógeno por unidad de peso (Oberbauer y Strain 1985; Poorter *et al.* 2000).

Entre las propiedades morfológicas, el AFE es una característica de gran importancia, ya que expresa la distribución de una cantidad dada de biomasa foliar sobre una superficie grande o pequeña. Las plantas que crecen en ambientes de alta irradiancia generalmente poseen hojas gruesas con baja AFE (Givnish 1988), debido en parte, a capas adicionales de parénquima de empalizada, o bien, a células más alargadas del mismo. Esto incrementa el número de cloroplastos y la cantidad de enzimas fotosintéticas, incrementando la capacidad fotosintética por unidad de área foliar. Sin embargo, tiene como costo una reducción en la capacidad de capturar luz por unidad de biomasa en baja irradiancia. Se ha sugerido que el comportamiento de esta variable tiene influencia en la relación entre asimilación y partición del nitrógeno a diferentes partes del aparato fotosintético (Reich *et al.* 1998) y entre asimilación y concentración de clorofilas (Lambers *et al.* 2008).

En este estudio, el AFE fue mayor en BFFF para todas las especies y se incrementó a medida que aumentó el tiempo de exposición. Dávila (2009) encontró mayor AFE en especies arbóreas en estado juvenil creciendo en el interior de fragmentos de una selva nublada andina en relación al AFE encontrados en los bordes del fragmento.

Con respecto al PFE, se encontró un incremento estadísticamente significativo para todas las especies en AFFF con respecto a BFFF a los 120 días. Resultados similares encontraron García-Núñez *et al.* (1995) para individuos juveniles de *A. triplinervia* y *D. rospigliosii* en el Bosque Experimental San Eusebio. En el presente estudio, se obtuvo un PFE promedio para todas las especies de 55,85 g m⁻² y 103,81 g m⁻² en hojas de sombra y sol

respectivamente. Acevedo y Ataroff (2012) estudiaron la relación entre el PEF y las propiedades ópticas de las hojas del dosel, subdosel y sotobosque de un bosque nublado andino (Monterrey-El Valle) en Mérida-Venezuela, encontrando un PFE promedio para especies del sotobosque de $51,70 \text{ g m}^{-2}$ y de $108,5 \text{ g m}^{-2}$ para especies del dosel, estratos donde se encontraron las mayores diferencias en absorbancia. Los autores incluyeron en su estudio a *M. meridensis* como especie del sotobosque y reportaron un PFE de $48,80 \pm 5,1 \text{ g m}^{-2}$; mientras que en este estudio se encontró para la misma especie un PFE de $55,14 \pm 9,01 \text{ g m}^{-2}$. Asimismo, Poorter *et al.* (2000) reportaron para un bosque nublado del occidente de Venezuela, un PFE promedio para árboles adultos de *T. rubrivenium* de $36,9 \pm 1,5$ y $72,2 \pm 4,3 \text{ g m}^{-2}$ para hojas de sombra y sol respectivamente; mientras que en el presente estudio *T. rubrivenium* en estado juvenil presentó un PFE promedio de $30,17 \pm 1,58$ y $62,34 \pm 2,65 \text{ g m}^{-2}$ para hojas de sombra y sol respectivamente. Estos resultados demuestran la capacidad de ajuste del PFE de hojas de *T. rubrivenium* a ambientes contrastantes de luz tanto en el estado adulto como en el juvenil.

Los resultados del tamaño y densidad de estomas fueron similares a los reportados para especies del orden Laurales del BUSE por Parra (2007), más específicamente entre *Beilschmedia latifolia* y *Beilschmedia sulcata*. Se encontró de acuerdo a lo esperado, que las plantas de las diferentes especies cultivadas en sombra presentaron menor densidad y mayor tamaño de estomas. En AFFF la densidad de estomas aumentó para todas las especies, siendo significativamente mayor a los 120 días. El incremento fue mayor para *M. meridensis* lo que sugiere un mecanismo de aclimatación a altos niveles de irradiancia.

Otro mecanismo de aclimatación de las plantas a cambios en el ambiente lumínico consiste en modificar sus propiedades ópticas. Se ha sugerido que las hojas desarrolladas en baja irradiancia deberían presentar más absorbancia que las desarrolladas en AFFF, e igualmente, las hojas de especies climax deberían tener mayor absorbancia que las de especies pioneras ya que tienen un diseño foliar que les permite absorber una mayor proporción de la irradiancia incidente y ser más eficientes en la captura de luz por unidad de peso (Poorter *et al.* 2000).

Todas las plantas de las seis especies estudiadas presentaron una mayor absorbancia cuando se cultivaron en BFFF comparado con las cultivadas en AFFF. Estas diferencias, en general, fueron producto de una reducción en la absorbancia de las hojas desarrolladas en AFFF, coincidiendo con lo arriba mencionado. Asimismo, se observó una mayor reflectancia

y transmitancia en hojas desarrolladas en AFFF comparadas con BFFF. Dichos valores tendieron a incrementarse con el tiempo en AFFF, mientras que se mantuvieron estables a BFFF. Estos resultados concuerdan también con las hipótesis de que las especies adaptadas a alta irradiancia, pueden reducir el calor sobre sus hojas con el incremento de la reflectancia y la disminución de la absorbancia (Poorter *et al.* 2000).

Nuestros resultados sugieren que las especies seleccionadas presentan propiedades ópticas propias de especies tolerantes a la sombra, de modo tal, que al llevarlas a condiciones de menor irradiancia, no ocurrieron grandes cambios en dichas propiedades, sin embargo, cuando se trasladaron a condiciones de mayor irradiancia se produjeron cambios significativos traducidos en una disminución de la absorbancia y un aumento de la transmitancia y reflectancia. Lo anterior, sustenta la hipótesis de que las hojas desarrolladas en ambientes sombríos pueden ser capaces de absorber mayor proporción de la irradiancia incidente como respuesta a limitaciones de luz (Givnish 1988). Aunque todas las especies de este estudio mostraron mayor reflectancia y transmitancia en AFFF, particularmente, *C. tachirensis* y *M. karsteniana* mostraron una tendencia muy marcada a incrementar estas dos variables con el tiempo. Varios estudios han proporcionado fuerte evidencia de que las plantas responden al estrés por alta irradiancia aumentando la reflectancia de sus hojas (Carter 1993; Baltzer y Thomas 2005).

Entre las respuestas de tipo bioquímico que muestran las hojas de las plantas a cambios en el ambiente de luz, se encuentra la producción de pigmentos. Destacan por su importancia, las clorofilas, cuya función es captar energía solar y transformarla en energía química mediante la fotosíntesis (Manrique 2003). Se ha sugerido que las hojas de las plantas que crecen donde la luz es un recurso limitante incrementan la eficiencia de captura de luz a través de una alta AFE (Evans y Pooter 2001), lo cual en combinación con un alto contenido de clorofila por unidad de peso, conduce a un contenido similar de clorofila por unidad de área comparado con las hojas de sol (Chazdon *et al.* 1996; Poorter *et al.* 2000). Las hojas de sombra por tanto, realizan una captura de luz similar a las hojas de sol invirtiendo menos biomasa (Rozendaal *et al.* 2006; Lambers *et al.* 2008). En nuestro estudio, sólo tres especies (*A. terniflora*, *T. rubrivenium* y *M. meridensis*) se comportaron de acuerdo con esta hipótesis. Por el contrario *B. sulcata*, *C. tachirensis* y *M. karsteniana* presentaron valores de clorofila considerablemente más altos en BFFF producto de un incremento en la cantidad de clorofila

por unidad de área a medida que transcurrió el tiempo. Similar comportamiento observaron Dias *et al.* (2007) para *L. molleoides* de los bosques umbrófilos de Brasil. Estos autores encontraron mayor concentración de clorofila *a*, *b* y total por unidad de área en hojas creciendo en la sombra con respecto a aquellas creciendo al sol. Esto parece indicar que las concentraciones de clorofila por unidad de área foliar parecen estar muy relacionadas con la respuesta bioquímica particular de cada especie ante el estrés lumínico.

Al considerar los contenidos de clorofila por unidad de peso (mg/g) los resultados concuerdan con los señalamientos de Lambers *et al.* (2008) y Rozendaal *et al.* (2006) ya que se encontraron que las hojas de las plantas cultivadas en BFFF presentaron mayor concentración de clorofila por unidad de peso seco en comparación con las cultivadas en AFFF. Todas las especies mostraron diferencias estadísticas altamente significativas entre BFFF y AFFF a los 120 días de exposición, siendo *T. rubrivenium* la que alcanzó los más altos valores de clorofila *a*: (BFFF: $8,54 \pm 1,27$ y AFFF: $3,46 \pm 0,62$ mg/g); clorofila *b*: (BFFF: $4,25 \pm 0,87$ y AFFF: $0,94 \pm 0,23$ mg/g) y clorofila *total*: (BFFF: $12,79 \pm 1,98$ y AFFF: $4,40 \pm 0,85$ mg/g). Estos resultados coinciden con los encontrados por Poorter *et al.* (2000) para la especie y con los señalamientos de Odum y Barret (2006) quienes indican que las hojas de sombra tienden a presentar una mayor concentración de clorofila por unidad de peso que las hojas de sol, propiedad que les permite obtener y convertir al máximo los escasos fotones disponibles.

La proporción en que se encuentran los diferentes tipos de clorofila constituye un ajuste que realizan las hojas a la cantidad de luz recibida, así, la clorofila *a* es relativamente más abundante en los centros de reacción química de la luz; en cambio, la clorofila *b*, es más abundante en las “antenas de captura” donde se absorbe la luz. Esto sugiere en general, que las plantas tolerantes a la sombra tienen, relativamente más clorofila *b* que clorofila *a* (Hogan y Machado 2002). Esto se refleja en un descenso de la relación clorofila *a/b* desde valores aproximados entre 4 y 5 en hojas de plantas desarrolladas en ambientes con alta irradiancia hasta valores de alrededor de 2,5 típicos de hojas desarrolladas en sombra (Azcón-Bieto *et al.* 2003). En este estudio, la relación clorofila *a/b* fue más baja en las hojas de sombra que en las hojas de sol de acuerdo a lo esperado. Similares resultados encontraron Evans y Poorter (2001) y Poorter *et al.* (2000). Éstos últimos compararon hojas de sol y sombra de árboles adultos de un bosque nublado venezolano. Para *T. rubrivenium* encontraron una relación clorofila *a/b* de $4,72 \pm 0,18$ en hojas de sol y de $3,25 \pm 0,16$ en hojas de sombra. En el presente

trabajo se encontró para la misma especie pero en estado juvenil una razón clorofila a/b de $3,79 \pm 0,23$ en AFFF y de $2,09 \pm 0,26$ en BFFF. Dávila (2009) encontró para dos especies en estado juvenil del bosque nublado andino la misma tendencia para la razón clorofila a/b . Igualmente, García-Núñez *et al.* (1995) encontraron para *A. triplinervia* en estado juvenil en el bosque nublado de San Eusebio una relación clorofila a/b de $3,10 \pm 0,33$ y $2,59 \pm 0,36$ para hojas de sol y sombra respectivamente. Portes *et al.* (2010) al estudiar dos especies de diferentes grupos sucesionales bajo ambientes contrastantes de luz en Brasil, encontraron un decrecimiento en la relación de clorofila a/b en hojas de sombra en relación a la encontrada en hojas de sol. La mayor razón de clorofila a/b en hojas de sol, refleja un mayor número de complejos del centro de reacción del PSII y menor número de complejos cosechadores de luz que contienen mayoritariamente clorofila b (Evans y Poorter 2001). Este ajuste es realizado para mantener el balance de energía entre el PSI y el PSII, para capturar la luz roja en el sotobosque más eficientemente (Björkman 1981 citado en Pearcy 2007).

Los contenidos de clorofila influyen en las propiedades ópticas de las hojas. Hojas con mayores contenidos de clorofila total aumentan notoriamente su absorbancia (Pearcy 2007). La relación entre el contenido de clorofila total por unidad de peso y la absorbancia para todo el grupo de especies analizado se ajustó bastante bien a una función hiperbólica ($r^2 = 0,68$; Figura 4.17a), que describe un fuerte aumento inicial en la absorbancia al aumentar el contenido de clorofila, para luego alcanzar un nivel de saturación. Por otro lado, la reflectancia se redujo al aumentar el contenido de clorofila (función cuadrática $r^2 = 0,65$; Figura 4.17b). Estos patrones de absorbancia y reflectancia coinciden con los encontrados en varios estudios (Givnish 1988; Agustí *et al.* 1994).

Baltzer y Thomas (2005), encontraron que la concentración de clorofila fue el factor determinante tanto para la absorbancia como para la reflectancia de diferentes especies arbóreas deciduas en estado juvenil cultivadas en Ontario, Canadá; los autores utilizaron umbráculos para regular el ambiente de luz en el experimento y realizaron un diseño factorial de 2×2 a alto y bajo FFF y nutrientes. Los autores concluyeron que los cambios en la disponibilidad de los recursos influyeron en los cambios en las propiedades ópticas de las hojas y que tales cambios fueron causados principalmente por cambios en la concentración de pigmentos fotosintéticos. Según Evans y Poorter (2001) dos de las diferencias más importantes entre hojas desarrolladas en ambientes con alto versus bajo FFF son una mayor

razón clorofila *a/b* por menos clorofila por unidad de nitrógeno foliar para las hojas de sol. Estas diferencias fueron observadas en el presente estudio, para todas las especies, particularmente después de los 60 días. Estos patrones han sido también reportados para otros estudios en el bosque nublado (García-Núñez *et al.* 1995; Poorter *et al.* 2000; Dávila 2009).

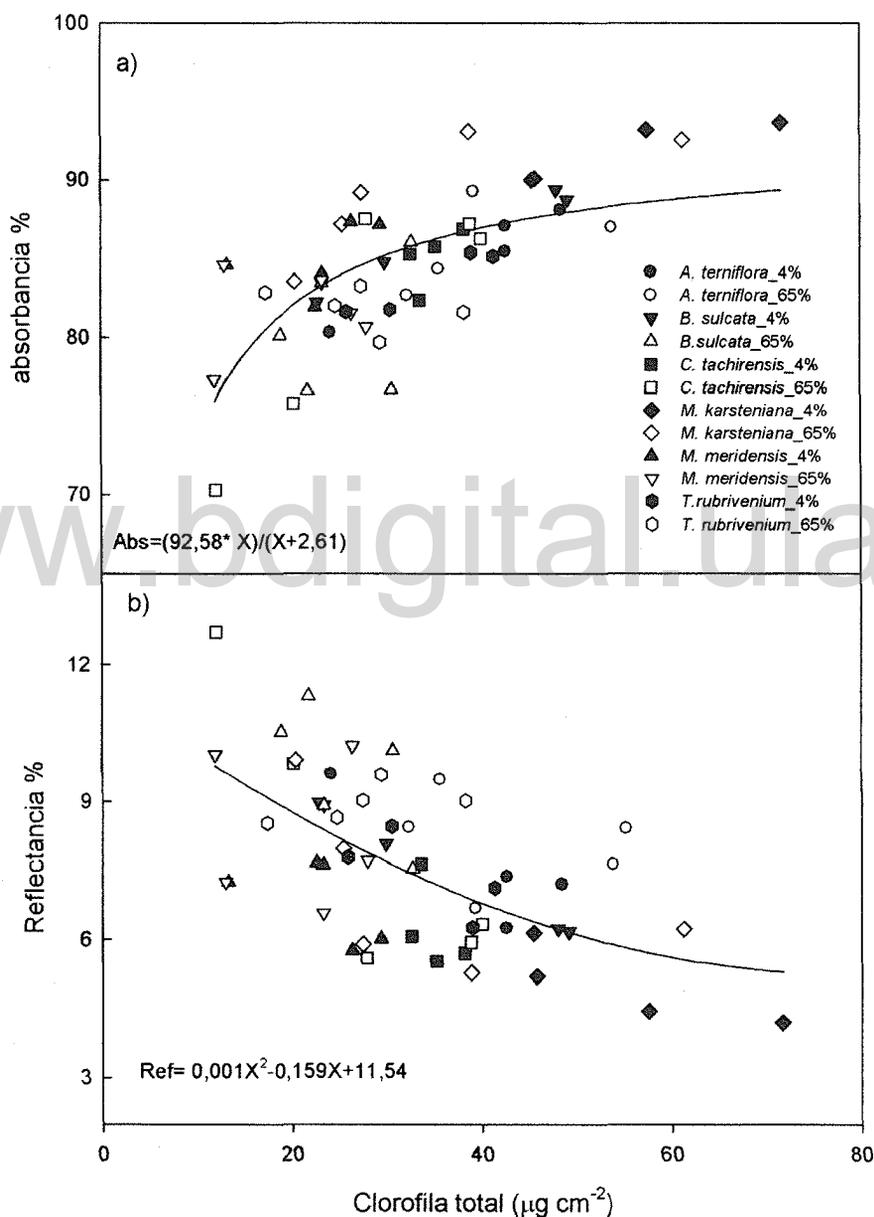


Figura 4.17 Relación entre a) absorbancia; b) reflectancia foliar y el contenido total de clorofila (x) para seis especies cultivadas al 4% y al 65% del FFF a campo abierto.

En el caso de la concentración de nitrógeno foliar por unidad de peso, las seis especies de este estudio presentaron en AFFF a los 120 días los valores más altos con respecto a los alcanzados a BFFF. Por otra parte, la relación clorofila/nitrógeno para todas las especies fue mayor para las plantas cultivadas en BFFF. Estos resultados concuerdan con varios estudios realizados en bosques tropicales, donde las hojas de sombra poseen altos valores de la relación clorofila/nitrógeno, indicando que una mayor proporción del nitrógeno foliar es invertido en clorofila para la captura de luz a expensas de inversión en Rubisco para la fijación de carbono.

4.5 BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo M., Ataroff M. (2012) Leaf spectra and weight of species in canopy, subcanopy, and understory layers in a Venezuelan andean clouds forest. *Scientifica*. 2012: 1-14.
- Aerts R., Chapin F.S. (2000) The mineral nutrition of wild plant revisited: a reevaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*. 30: 1-67.
- Agustí S., Enriquez S., Frost-Christensen H., Sand-Jensen K., Duarte C.M. (1994) Light harvesting among photosynthetic organisms. *Functional Ecology*. 8: 273-279.
- Anten N.P., Hernández R., Medina E. (1996) The photosynthetic capacity and leaf nitrogen concentration as related to light regime in shade leaves of a montane tropical forest, *Tetrorchidium rubrivenium*. *Functional Ecology*. 10: 491-500.
- Arnon D.I. (1949) Copper enzyme in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidasa in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*. 24: 1-15.
- Asner G.P., Martin R.E., Andrew J., Ford D., Metcalfe J., Liddell M.J. (2009) Leaf chemical and spectral diversity in Australian tropical forests. *Ecological Applications*. 19: 236-253.
- Azcón-Bieto J., Fleck I., Aranda X., Xambó A. (2000) Fotosíntesis en un ambiente cambiante, en: Azcón-Bieto J., Talón M. (Eds.), *Fundamentos de Fisiología Vegetal*, McGraw-Hill interamericana, Barcelona. pp. 522.
- Baltzer J.L., Thomas S.C. (2005) Leaf optical responses to light and soil nutrient availability in temperate deciduous trees. *American Journal of Botany*. 92: 214-223.
- Carter G.A. (1993) Responses of leaf spectral reflectance to plant stress. *American Journal of Botany*. 80: 239-243.
- Castro-Esau K.L., Sanchez-Azofeifa G.A., Rivard B., Wright S.J., Quesada M. (2006) Variability in leaf optical properties of Mesoamerican trees and the potential for species classification. *American Journal of Botany*. 93: 517-530.
- Chazdon R. (1992) Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gaps transects. *Oecologia*. 92: 586-595.
- Chazdon R.L., Pearcy R.W., Lee D.W., Fetcher N. (1996) Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments, en: Mulkey S., Chazdon R.L., Smith

- A.P. (Eds.), Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, New York. pp. 5-55.
- Coste S., Roggy J.C., Imbert P., Born C., Bonal D., Dreyer E. (2005) Leaf photosynthetic traits of 14 tropical rain forest species in relation to leaf nitrogen concentration and shade tolerance. *Tree Physiology*. 25: 1127-1137.
- Dávila I. (2009) Efecto borde y respuestas funcionales en el establecimiento de *Alchornea triplinervia* y *Myrcia acuminata* en un fragmento de la selva nublada Andina. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. pp 77.
- Dias J., Pimenta J., Medri M., Torres M., Toledo C. (2007) Physiological aspects of sun and shade leaves of *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 50: 91-99.
- Ellsworth D.S., Reich P.B. (1993) Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*. 96: 169-178.
- Evans J.R. (1989) Partitioning of nitrogen between and within leaves grown under different irradiances. *Australian Journal of Plant Physiology*. 16: 533-548.
- Evans J.R., 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.
- Evans J.R., Seemann J.R. (1989) The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control. *Plant Biology*. 8: 183-205.
- Field C. (1983) Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*. 56: 341-347.
- García-Núñez C., Azócar A., Rada F. (1995) Photosynthetic acclimation to light in juveniles of two cloud forest tree species. *Trees* 10: 114-124.
- Givnish T.J. (1988) Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*. 15: 63-92.
- Grant L., Daughtry C.S., Vanderbilt V.C. (1993) Polarized and specular reflectance variation with leaf surface features. *Physiologia Plantarum*. 88: 1-9.
- Hikosaka K., Terashima I. (1995) A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell and Environment* 18: 605-618.
- Hogan K.P., Machado J.L. (2002) La luz solar: consecuencias biológicas y su medición en: Guariguata M.R., Kattan G.H. (Eds.), *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, Cartago, Costa Rica. pp. 119-143.
- Knapp A.K., Carter G.A. (1998) Variability in leaf optical properties among 26 species from broad range of habitats. *American Journal of Botany*. 85: 940-946.
- Lambers H., Chapin F.S., Pons T. (2008) *Plant Physiological Ecology*. Springer. 623 pp.
- Le Roux X., Walcroft A.S., Daudet F.A., Sinoquet H., Chaves M.M., Rodrigues A., Osorio L. (2001) Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in

- mass:area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiology* 21: 377-386.
- Lee D., Oberbauer S.F., Johnson P., Krishnaipilay B., Mansor M., Mohamad H., Yap S.K. (2000) Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two southeast Asian *Hopea* species. *American Journal of Botany*. 87: 447-455.
- Lee D.W., Bone R.A., Tarsis S.L., Storch D. (1990) Correlates of leaf optical-properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. *American Journal of Botany*. 77: 370-380
- Lee D.W., Graham R. (1986) Leaf optical properties of rainforest sun and extreme shade plants. *American Journal of Botany*. 73: 1100-1108.
- Makino A., Osmond C.B. (1991) Effects of nitrogen nutrition on nitrogen partitioning between chloroplasts and mitochondria in pea and wheat. *Plant Physiology*. 96: 355-362.
- Manrique E. (2003) Las pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de la luz para fotosíntesis. *Ecosistemas*. 12: 1-11.
- Müller L. (1961) Un aparato de microkjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. *Turrialba*. 11: 17-25.
- Nicotra A.B., Chazdon R.L., Iriarte S.V.B. (1999) Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forest. *Ecology*. 80: 1908-1926.
- Oberbauer S., Strain B. (1985) Effects of light regimen on growth and physiology of *Pentaclethra macroleoba* Mimosaceae in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*. 1: 303-320.
- Odum E., Barret G.W. (2006) *Fundamentos de Ecología*. Thomson Cengage Learning Iberoamerica. pp 598.
- Osborne B.A., Raven J.A. (1986) Light absorption by plants and its implications for photosynthesis. *Biological Reviews*. 61: 1-60.
- Parra J. (2007) Anatomía del leño y foliar en especies del orden Laurales de la selva San Eusebio del Estado Mérida, Venezuela, Postgrado en Botánica Agrícola, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela. pp. 97.
- Pearcy R.W. (2007) Responses of Plants to Heterogeneous Light Environments, en: Pugnaire F., Valladares F. (Eds.), *Functional Plant Ecology*, New York. pp 213-255.
- Poorter L., Oberbauer S. (1993) Photosynthetic induction of two rainforest tree species in relation to light environment. *Oecologia* .96: 193-199.
- Poorter L., Oberbauer S., Clark D. (1995) Leaf optical properties along a vertical gradient in tropical rain forest canopy in Costa Rica. *American Journal of Botany* 82: 1257-1265.
- Poorter L.K., R; Hernández, R; Medina, E; Werger, M.J.A. (2000) Leaf optical properties in Venezuela cloud forest trees. *Tree Physiology*. 20: 519-526.
- Popma J., F. B. (1988) The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*. 75: 625-632.

- Porra R.J. (2002) The chequered history of the development and use of simultaneous equations for the accurate determination of chlorophylls a and b. *Photosynthesis Research*. 73: 149-156.
- Porra R.J., Thompson W.A., Kriedemann P.E. (1989) Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a y b extracted with four different solvent: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta*. 975: 384-394.
- Portes M.T., Damineli D.S., Ribeiro R.V., Monteiro J.A., Souza G.M. (2010) Evidence of higher photosynthetic plasticity in the early successional *Guazuma ulmifolia* Lam. compared to the late successional *Hymenaea courbaril* L. grown in contrasting light environments. *Brazilian Journal of Biology*. 70:75-83.
- Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S., Uhl C. (1994) Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities. *Oecologia*. 97: 62-72.
- Rozendaal D.M., Hurtado V.H., Poorter L. (2006) Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*. 20: 207-216.
- Seemann J.R., Sharkey T.D., Wang J.L., Osmond C.B. (1987) Environmental effects on photosynthesis, nitrogen use efficiency and metabolic pools in leaves of sun and shade plants. *Plant Physiology*. 84: 796-802.
- Vogelmann T.C. (1993) Plant tissue optics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 44: 231-251.
- Walcroft A.S., Whitehead D., Silvester W.B., Kelliher F.M. (1997) The response of photosynthetic model parameters to temperature and nitrogen concentration in *Pinus radiata* D. Don. *Plant, Cell and Environment*. 20: 1338-1348.
- Wallace L., Dunn E. (1980) Comparative photosynthesis of three gap phase successional tree species. *Oecologia*. 45: 331-340.
- Walters M.B., Field C.B. (1987) Photosynthetic light acclimation in two rainforest *Piper* species with different ecological amplitudes. *Oecologia*. 72: 449-456.

CAPÍTULO 5

Consideraciones Finales y Conclusiones

Los bosques nublados constituyen ecosistemas forestales que normalmente ocurren en una franja altitudinal donde el ambiente se caracteriza por una cobertura de nubes persistente que reduce la radiación solar (Hamilton *et al.* 1995). En las selvas nubladas la luz es uno de los factores más críticos desde el punto de vista de la fisiología de las plantas. Las especies que crecen en el sotobosque reciben luz que ha pasado por varios filtros: el primero es la frecuente capa de nubes bajas características de estas selvas y el segundo, es el dosel que la luz debe atravesar antes de llegar al estrato inferior (Acevedo *et al.* 2001). La regeneración exitosa de las especies arbóreas en el piso del bosque de las selvas nubladas, implica la existencia de mecanismos adaptativos a las limitaciones energéticas impuestas por la baja incidencia de radiación solar que caracteriza estos ecosistemas (Acevedo *et al.* 2003).

Uno de los propósitos de este estudio consistió en analizar la posible relación entre el ambiente de luz y la distribución de brinzales en el BAD del BUSE y tratar de definir grupos de especies según sus requerimientos de luz. Para ello, se plantearon las siguientes preguntas: ¿Existe un gradiente de disponibilidad de luz en el sotobosque de la selva nublada, cuyos extremos se encuentran entre los centros de los claros y las zonas no perturbadas? ¿Los brinzales de la selva nublada muestran una distribución diferencial con respecto al ambiente de luz que llega al sotobosque? Se partió de la hipótesis de que los claros determinan la máxima variabilidad en el ambiente de luz en el sotobosque, particularmente entre bosque no perturbado y el centro de los claros, y por lo tanto, se espera que el patrón de distribución de los brinzales esté notoriamente definido y se pueda clasificar a las especies que se encuentran en mayor abundancia en el centro de los claros como intolerantes a la sombra, aquellas más abundantes en las zonas de bosque no perturbado como especies tolerantes a la sombra y, parcialmente tolerantes a la sombra aquellas que presenten una distribución más homogénea en el sotobosque independientemente del sitio.

Contrario a lo esperado, el gradiente de luz no aumentó consistentemente desde el BNP al centro de los claros y estuvo muy sesgado hacia niveles muy bajos de luz. Por ejemplo, el %DA varió desde 0,5% hasta 12,8%, mientras que los porcentajes de luz directa no mantienen una relación constante entre claros y BNP, encontrándose sitios de BNP que reciben mayor cantidad de luz directa que sitios de claros, esto a pesar de presentarse un dosel cerrado. Por lo

tanto, no se cumplió la hipótesis planteada en el sentido de que no se encontró un gradiente de luz cuyos extremos estuvieran en la clasificación “a priori” entre los centros de los claros y el BNP. Esto sugiere en concordancia con estudios en otros bosques (Lusk *et al.* 2006; Wright *et al.* 2003; Endler 1993), que la clasificación clásica (claro-BNP; centro-borde de claro), no es suficiente para caracterizar el ambiente de luz de la selva nublada. Una posible explicación es que la infiltración de rayos de sol desde el dosel hasta el sotobosque está influenciada por la presencia de capas de nubes persistentes, la variación en la topografía, por el movimiento que causa el viento entre las ramas, la diferencia de altura entre las copas de los árboles, las características de las zonas adyacentes a los claros, y a veces, en los claros, por la formación de una cobertura baja conformada por trepadoras y lianas. Endler (1993) encontró que los claros pueden ser menos importantes en lugares donde hay cobertura nubosa frecuente, al menos de nubes finas y que las diferencias en disponibilidad de luz entre centro y bordes de los claros sólo son importantes durante tiempo soleado. En condiciones nubladas, la luz de las nubes viene de todas direcciones eliminando la sombra de los bordes de los claros. Debido a que todos los bordes de los claros estarán aproximadamente igualmente iluminados en tiempo nuboso, la importancia de la diferenciación borde-centro de claros para el crecimiento de las plantas puede ser proporcional a la fracción de días soleados durante la estación de crecimiento.

El análisis de la relación entre la vegetación y el ambiente de luz, mostró que si bien existe un cierto grado de partición en el ambiente de luz, no existe una clara diferenciación en grupos de especies bien definidos que se establezcan diferencialmente entre el BNP, el borde y el centro de los claros. En este bosque, la mayoría de las especies presenta requerimientos intermedios de luz, donde las proporciones de luz directa y difusa influyen significativamente en la distribución de los brinzales en el sotobosque y por lo tanto, en la segregación de grupos de especies según sus requerimientos lumínicos; estos resultados coinciden con los encontrados para otros bosques (Wright *et al.* 2003; Lusk *et al.* 2006). Considerando lo anterior, se sugiere que para el estudio del ambiente de luz y su relación con la distribución de la vegetación en selvas nubladas, debe evitarse clasificaciones a priori entre claros y bosques no perturbado. Parece más conveniente tratar de abarcar la amplitud del gradiente de luz independientemente del tipo y magnitud de la perturbación observada. Se sugiere realizar primeramente una fase exploratoria donde se estime una variable de fácil obtención tal como

el porcentaje de cobertura del dosel, y posteriormente estimar los niveles de luz difusa por un método como las fotografías hemisféricas. Se ha encontrado, que el porcentaje de luz difusa transmitido al sotobosque produce buenas estimaciones de la variación espacial media diaria de la radiación fotosintéticamente activa en zonas climáticamente homogéneas (Machado & Reich 1999; Lusk 2001).

El segundo propósito de este trabajo fue estudiar si los requerimientos de ambiente de luz observados para los brinzales de diferentes especies arbóreas están asociados con características morfo-funcionales, particularmente aquellas asociadas con la respuesta fotosintética a condiciones cambiantes en el ambiente de luz tales como asimilación fotosintética, respuestas fotoinhibitorias y propiedades ópticas, morfo-anatómicas y bioquímicas de las hojas. Se planteó que las especies *Miconia meridensis* y *Tetrorchidium rubrivenium* con preferencia a luz directa, *Aegiphila terniflora* y *Myrcianthes karsteniana* con preferencia a la luz difusa y *Casearia tachirensis* y *Beilschmiedia sulcata* especies sin preferencia definida por un ambiente de luz en particular, se aclimatarían o no según sus preferencias lumínicas, al exponerlas repentinamente a condiciones de BFFF y AFFF.

Se encontró que conforme a lo esperado todas las especies se aclimataron a BFFF (4 % del FFF a campo abierto), reduciendo sus tasas de asimilación, de respiración en la oscuridad y sus puntos de compensación y de saturación a la luz. Esta respuesta, puede representar un ajuste básico que permite a las plantas sobrevivir en ambientes sombríos, minimizando las pérdidas de carbono por respiración a fin de mantener un balance neto de carbono positivo (Portes 2010; Chen *et al.* 2011; Givnish 1988; Pearcy 1997; Reich *et al.* 1998; Reich *et al.* 2003). En general, se encontraron bajas tasas de asimilación de CO₂ para todas las especies, independientemente de los regímenes experimentales de luz a los que fueron sometidas. Tasas de asimilación bajas parecen ser una característica de especies de los bosques nublados (García- Núñez *et al.* 1995; Cabrera 1999; Dávila 2009). En todos los casos, las plantas en AFFF presentaron bajas tasas de asimilación y únicamente *T. rubrivenium* (clasificada como intolerante a la sombra) recuperó y aumentó la asimilación respecto a las condiciones iniciales de luz. Esta especie también presentó variaciones en los demás parámetros de respuesta fotosintética que caracterizan a las especies intolerantes a la sombra, tales como la tasa respiración en la oscuridad, punto de compensación y de saturación de luz. Esto contribuiría a explicar la mayor abundancia de brinzales de esta especie en sitios del sotobosque donde llega

mayor cantidad de luz directa. Resultados semejantes encontraron estudios que comparan las respuestas fotosintéticas entre especies de estatus sucesionales contrastantes, donde reportan que las especies de sucesión temprana exhiben valores más altos de A_{\max} comparados con las especies de sucesión tardía, independientemente de los regímenes de luz a las que son sometidas (Bazzaz 1979; Bazzaz y Carlson 1982; Bazzaz y Pickett 1980; Oberbauer y Strain 1984; Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1991; Chen *et al.* 2011).

Por otra parte, *A. terniflora* y *M. karsteniana* mostraron características de plantas de sombra, confirmando la hipótesis planteada ya que no mostraron ajustes en su tasa fotosintética para aclimatarse a ambientes con alto FFF; mientras que *C. tachirensis* y *B. sulcata* consideradas especies cuya distribución en el sotobosque no presenta preferencia definida por un ambiente de luz en particular, mostraron algunos ajustes en sus tasas fotosintéticas tanto en AFFF como BFFF, sobre todo *B. sulcata*.

La respuesta fotoinhibitoria también mostró consistencia entre lo esperado y lo observado. Las especies *T. rubrivenium* y *M. meridensis*, aunque presentaron cierto grado de fotoinhibición cuando fueron expuestas repentinamente a AFFF, se aclimataron a las nuevas condiciones de luz, no presentando señales de fotoinhibición para ningún parámetro de fluorescencia en AFFF. Se observaron además, altos valores de qP en AFFF, indicando una mayor proporción de centros de reacción del FSII abiertos (estado oxidado) y por lo tanto, una mayor cantidad de energía absorbida fue dirigida a reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis. *T. rubrivenium* mostró un aumento de qN en AFFF al compararlo con MFFF y la mayor ETR. Estas características coinciden con las señaladas por Ribeiro *et al.* (2005) y Griffin *et al.* (2004) para especies arbóreas aclimatadas a alto FFF.

Por otra parte, *B. sulcata* y *C. tachirensis* presentaron un moderado incremento en el valor de F_v/F_m a AFFF entre los 15 y 120 días de exposición y además, mantuvieron constantes los valores de qN en AFFF, lo que sugiere, que estas especies poseen un efectivo mecanismo de disipación térmica del exceso de energía de excitación, lo que les permitiría aclimatarse a condiciones cambiantes del ambiente de luz. Estos resultados confirman la hipótesis planteada y sugieren que a medida en que FFF aumenta los centros del FSII se van cerrando y la disipación térmica del exceso de energía aumenta, siendo ésta una vía eficiente de evitar fotodaño al FSII y lograr la aclimatación a alto FFF (Baker 2008). Como fue sugerido por varios estudios (Scholes *et al.* 1997; Ribeiro *et al.* 2005; Takahashi y Badger

2011; Huang *et al.* 2012; Goh *et al.* 2012) y encontrado en el presente estudio, los cambios en qN tienen un rol principal como proceso de disipación de energía en forma de calor en aquellas plantas que fueron sometidas a condiciones de alto FFF. Esta transformación de energía es un importante mecanismo para el mantenimiento del funcionamiento eficiente del FSII (Ribeiro *et al.* 2005; Baker 2008; Huang *et al.* 2012). El incremento de qN puede reflejar un incremento en la formación de zeaxantina (Niyogy *et al.* 2001). Kato *et al.* (2003) relacionaron qN con el ciclo de las xantofilas y encontraron que la disipación del exceso de energía en forma térmica está fuertemente relacionada con los cambios en el estado de conversión del ciclo de las xantofilas.

Las propiedades morfo-anatómicas, ópticas y bioquímicas de las hojas también mostraron comportamientos esperados de acuerdo a las hipótesis planteadas. Todas las especies se aclimataron a condiciones de BFFF incrementando el AFE y la absorbancia de sus hojas. Por otro lado, las hojas de los individuos cultivados en AFFF incrementaron su reflectancia, mientras que disminuyeron su absorbancia, lo cual puede ser un mecanismo para reducir el calentamiento de las hojas (Poorter *et al.* 2000). Se ha sugerido que las hojas de las plantas que crecen donde la luz es un recurso limitante incrementan la eficiencia de captura de luz a través de una alta AFE (Evans y Pooter 2001), lo cual en combinación con un alto contenido de clorofila por unidad de peso, conduce a un contenido similar de clorofila por unidad de área comparado con las hojas de sol (Chazdon *et al.* 1996; Poorter *et al.* 2000). Las hojas de sombra por tanto, capturan tanta luz como las hojas de sol, pero invirtiendo menos biomasa (Rozendaal *et al.* 2006; Lambers *et al.* 2008). En nuestro estudio, sólo tres especies (*A. terniflora*, *T. rubrivenium* y *M. meridensis*) se comportaron de acuerdo con esta hipótesis. Por el contrario *B. sulcata*, *C. tachirensis* y *M. karsteniana* presentaron valores de clorofila considerablemente más altos en BFFF producto de un incremento en la cantidad de clorofila por unidad de área a medida que transcurrió el tiempo.

Las seis especies de este estudio incrementaron la concentración de nitrógeno foliar por unidad de peso en AFFF; mientras que en BFFF aumentaron la relación clorofila/nitrógeno. Estos resultados concuerdan con varios estudios realizados en bosques tropicales, donde las hojas de sombra poseen altos valores de la relación clorofila/nitrógeno, indicando que una mayor proporción del nitrógeno foliar fue invertido en clorofila para la captura de luz a

expensas de inversión en Rubisco para la fijación de carbono (Evans 1989; Chazdon *et al.* 1996; Poorter *et al.* 2000).

Este estudio demostró que la mayoría de los brinzales del bosque alto del BUSE son tolerantes a la sombra, en respuesta a las condiciones del ambiente de luz sombrío del sotobosque, donde prevalecen bajos FFF debido a la alta nubosidad y a la compleja estructura del dosel; éstas características son modificadas con la presencia de pequeñas aperturas en el dosel que permiten el aumento de luz directa que es aprovechada por algunas especies que requieren de luz difusa pero responden favorablemente a cierto grado de luz directa como en el caso de *T. rubrivenium* y *M. meridensis*; sin embargo, las otras especies estudiadas presentaron respuestas más típicas de especies tolerantes a la sombra, aunque algunas de sus respuestas ecofisiológicas sugieren que poseen ciertos mecanismos de aclimatación a AFFF.

Los resultados de este trabajo contribuyen a entender las complejas relaciones bióticas y abióticas en las selvas nubladas andinas, demostrándose, que el ambiente de luz en el sotobosque juega un papel importante en la distribución de las especies. El ambiente de luz del BAD parece favorecer la regeneración de especies tolerantes a la sombra. Esto contribuye a mantener la actual estructura y composición del bosque conformada por las mismas especies en el estrato medio y superior, en tanto las perturbaciones sean originadas principalmente por la caída de árboles. Sin embargo, eventos extremos ya sean de origen natural (movimientos de masas, formación del claros muy grandes por la caída de varios árboles simultáneamente a causa de fuertes vientos) o por perturbaciones antrópicas que fragmenten el bosque, podrían conducir a una pérdida de la biodiversidad debido a la ventaja comparativa de las especies de crecimiento rápido, invasoras o de ciclo de vida corto (Condit 1998, Pérez *et al.* 1998). Las plantas del género *Chusquea* parecen jugar un papel importante en la dinámica de la regeneración en claros muy grandes debido a que forma un estrato de baja altura que dificulta el establecimiento y sobrevivencia de la regeneración al impedir la llegada de luz al piso del bosque, y además puede ejercer un efecto mecánico sobre los individuos ya establecidos. Futuros trabajos deberían analizar su efecto sobre la regeneración de especies arbóreas y la dinámica de la sucesión (Lusk 2001).

En próximas investigaciones se puede utilizar la metodología planteada en el presente trabajo para estudiar la distribución y respuesta fotosintética de brinzales en relación al

ambiente de luz de otros tipos de bosques presentes en el BUSE, para incrementar el conocimiento sobre la estructura y composición de la vegetación. Aunque este estudio se orientó al análisis entre la vegetación y el ambiente de luz que llega al sotobosque, sería muy conveniente integrar estudios físico-químicos de suelo e influencia de la variación de la topografía. Quiroz (2010) halló que en el BUSE las características del suelo y el relieve determinan parcialmente la estructura y composición florística del bosque. Por ejemplo, la interacción entre el ambiente de luz y las características del suelo podrían contribuir a descubrir patrones de establecimiento y distribución de las especies en el sotobosque, que no es posible determinar considerando cada factor aisladamente.

Asimismo, sería recomendable realizar mediciones de intercambio de gases y de fluorescencia de la clorofila *a* tanto en umbráculos como en el bosque. Los estudios experimentales de niveles de luz en los umbráculos, podrían considerar condiciones más extremas que no fueron realizadas en este estudio, debido a que se demostró que las especies de este bosque parecen tolerar condiciones de muy bajo FFF, sería conveniente analizar el comportamiento fisiológico de éstas en ambientes con un FFF entre 2 y 4% (por debajo del mínimo utilizado en este estudio), lo que podría arrojar resultados interesantes en relación a las adaptaciones de las plantas a condiciones de sombra extrema. Aunque no pudo medirse, se encontró que cuando las plantas fueron sometidas a un régimen equivalente a 100% del FFF, los brinzales de las seis especies estudiadas no crecieron, no presentaron recambio de hojas y eventualmente murieron.

Otros aspectos interesantes de aclimatación fotosintética y morfológica a los ambientes de luz que no pudieron ser cubiertos en este trabajo es el estudio de la orientación de las hojas para evitar la incidencia de luz, como fue observado en *Miconia meridensis* y el estudio de pigmentos fotoprotectores en condiciones de AFFF (ciclo de las xantofilas).

En el futuro, se sigue aumentando la cantidad de especies estudiadas a nivel ecofisiológicos para asentar las bases que permitan conocer sobre los requerimientos de desarrollo de más especies de los bosques nublados y tener así mejores bases para la toma adecuada de decisiones para futuras restauraciones ecológicas en estos ecosistemas.

Finalmente, el estudio de las respuestas ecofisiológicas de las especies de la selva nublada como las encontradas en este trabajo y otros similares proporcionan información de gran valor para el establecimiento de programas de restauración con especies nativas en áreas

degradadas adyacentes a estos bosques, ya sea mediante el favorecimiento de la regeneración natural o el establecimiento de plantaciones, tomando en cuenta las ventajas y limitaciones ecofisiológicas propias de cada especie para aclimatarse a condiciones cambiantes.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo M., Ataroff M., Monteleone S., Estrada C. (2003) Heterogeneidad estructural y lumínica del sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Interciencia*. 28: 394 -403.
- Acevedo M., Monteleone S., Ataroff M., Estrada C. (2001) Aberturas del dosel y espectro de la luz en el sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Ciencia*. 9: 165-183.
- Baker N.R. (2008) Chlorophyll Fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *The Annual Review of Plant Biology*. 59: 89-113.
- Bazzaz F., Carlson W.P. (1982) Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional species. *Oecologia*. 54: 313-316.
- Bazzaz F., Pickett S. (1980) Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 287-310.
- Bazzaz F.A. (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 10: 351- 371.
- Cabrera H. (1999) Fotosíntesis y fotoinhibición. Mecanismos de aclimatación a la luz en especies de la sucesión de bosques tropicales montanos. Tesis de Doctorado. Postgrado en Ecología Tropical, ICAE., Mérida, Venezuela, Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. pp. 171.
- Chazdon R.L., Pearcy R.W., Lee D.W., Fetcher N. (1996) Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments, en: Mulkey S., Chazdon R.L., Smith A.P. (Eds.), *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York. pp. 5-55.
- Chen J.W., Zhang Q., Li X.S., Cao K.F. (2011) Steady and dynamic photosynthetic responses of seedlings from contrasting successional groups under low-light growth conditions. *Physiologia Plantarum*. 141: 84-95.
- Condit R. (1998) Ecological implications of changes in drought patterns: shifts in forest composition in Panama. *Climatic Change*. 39: 413-427
- Dávila I. (2009) Efecto borde y respuestas funcionales en el establecimiento de *Alchornea triplinervia* y *Myrcia acuminata* en un fragmento de la selva nublada Andina. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. pp 77.
- Endler J.A. (1993) The Color of Light in Forests and Its Implications. *Ecological Monographs*. 63: 1-27.
- Evans J.R. (1989) Partitioning of nitrogen between and within leaves grown under different irradiances. *Australian Journal of Plant Physiology*. 16: 533-548.

- Evans J.R., 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.
- García-Nuñez C., Azócar A., Rada F. (1995) Photosynthetic acclimation to light in juveniles of two cloud forest tree species. *Trees*. 10: 114-124.
- Givnish T.J. (1988) Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*. 15: 63-92.
- Goh C., Ko S., Koh S., Kim Y., Bae H. (2012) Photosynthesis and environments: photoinhibition and repair mechanisms in plants. *Journal of Plant Biology*. 55: 93-101.
- Griffin J.J., Ranney T.G., Pharr D.M. (2004) Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and carbohydrate content of *Illicium* taxa grown under varied irradiance. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 129: 46-53.
- Hamilton L.S. (1995) Mountain cloud forest conservation and research: a synopsis. *Mountain Research and Development*. 15: 259-266.
- Huang W., Zhang S., Cao K. (2012) Evidence for leaf fold to remedy the deficiency of physiological photoprotection for photosystem II. *Photosynthesis Research*. 110: 185-191.
- Kato M.C., Kouki H., Naoki H., Amane M., Tadaki H. (2003) The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms determines the rate of photoinactivation in photosystem II. *Plant and Cell Physiology*. 44: 318-325.
- Lambers H., Chapin F.S., Pons T. (2008) *Plant Physiological Ecology*. Springer. 623 pp.
- Lusk C.H. (2001) Cuando un claro no es un claro? niveles luminicos e indice de area foliar en claros ocupados por *Chusquea quila*, en un bosque lluvioso chileno. *Gayana Botanica* 58: 25-30.
- Lusk C.H., Chazdon R., Hofmann G. (2006) A bounded null model explains juvenile tree community structure along light availability gradients in a temperate rain forest. *Oikos*. 112: 131-137.
- Niyogi K.K., Shih C., Chow W.S., Pogson B.J., DellaPenna D., Björkman O. (2001) Photoprotection in a zeaxanthin and lutein deficient double mutant of *Arabidopsis*. *Photosynthesis Research*. 67: 139-145.
- Oberbauer S., Strain B. (1984) Photosynthesis and successional status of Costa Rica rain forest species. *Photosynthesis Research*. 5: 227-232.
- Pearcy R.W. (1997) Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest tree in canopy, gap and understory micro-environments. *Functional Ecology*. 1: 169-178.
- Pérez C., Locatelli B., Vignola R., Imbach P. (2008) Importancia de los bosques tropicales en las políticas de adaptación al cambio climático. *Recursos Naturales y Ambiente*. 51-52: 4-11.
- Poorter L., Kwant R., Hernández R., Medina E., Werger M.J.A. (2000) Leaf optical properties in Venezuelan cloud forest trees. *Tree Physiology*. 20: 519-526.

- Portes M.T., Damineli D.S.C., Ribeiro R.V., Monteiro J.A.F., Souza G.M. (2010) Evidence of higher photosynthetic plasticity in the early successional *Guazuma ulmifolia* Lam. compared to the late successional *Hymenaea courbaril* L. grown in contrasting light environments. *Brazilian Journal of Biology*. 70: 75-83.
- Reich P.B., Walters M.B., Tjoelker M.G., Vanderklein D., Buschena C. (1998) Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*. 12: 395-405.
- Reich P.B., Wright I.J., Cavender-Bares J., Craine J.M., Oleksyn J., Westoby M. (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Science*. 164: 143-164.
- Ribero R., Souza G., Oliveira R., Machado E. (2005) Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botanica*, 28: 149-161.
- Rozendaal D.M.A., Hurtado V.H., Poorter L. (2006) Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*. 20: 207-216.
- Scholes J.D., Press M.C., Zipperlen S.W. (1997) Differences in light energy utilisation and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. *Oecologia*. 109: 41-48.
- Strauss-Debenedetti S., Bazzaz F.A. (1991) Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia*. 87: 377-387.
- Takahashi S., Badger M.R. (2011) Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Science*. 16: 53-60.
- Wright S.J., Muller-Landau H.C., Condit R., Hubbell S.P. (2003) Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*. 84: 3174-3185.