

Universidad de los Andes  
Facultad de Ciencias  
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas  
Postgrado en Ecología Tropical

---

**Trabajo de Grado de Maestría:**

Intercambio de gases, relaciones hídricas y fluorescencia de la clorofila *a* en juveniles de cuatro especies forestales maderables en la Región Sur del Lago de Maracaibo.



Carmen Julia Azócar Durán

**Tutor:** Fermín Rada (ICAE-ULA)  
**Cotutor:** Ramón E. Jaimez (IIAP-ULA)

**Mérida, noviembre de 2009**

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

## Resumen.

Actualmente existe un interés creciente en el establecimiento de sistemas forestales y agroforestales, debido a que constituyen una alternativa para la conservación de recursos, y además son un medio para aumentar la productividad. En el caso de la zona sur del Lago de Maracaibo, es una buena alternativa para la recuperación de áreas deforestadas y para la optimización de los sistemas de producción del lugar.

El establecimiento de estos sistemas en regiones tropicales, implica la siembra de especies en áreas en donde las condiciones edafoclimáticas iniciales pueden no ser las óptimas y para las cuales estas especies deben presentar respuestas, tanto a factores bióticos como abióticos. El conocer cómo son estas respuestas en sus fases de establecimiento permite predecir el éxito de una determinada especie.

Se realizaron mediciones de intercambio de gases, relaciones hídricas y fluorescencia de clorofila *a* en juveniles de cuatro especies forestales maderables (*Cedrela odorata* L., *Cordia thaisiana* Agostini, *Swietenia macrophylla* King y *Tabebuia rosea* (Bertol) A. DC., en una plantación ubicada en el Vigía Edo. Mérida, Venezuela, con la finalidad de conocer las respuestas de estas especies a las condiciones edafoclimáticas del área, en sus etapa de establecimiento.

Las especies presentaron promedios de asimilación de CO<sub>2</sub> entre 9,7 y 7,6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y siguiendo la tendencia *C. odorata* > *T. rosea* > *C. thaisiana* > *S. macrophylla*. *C. odorata* y *S. macrophylla* son las especies que alcanzan los potenciales hídricos más negativos.

Los valores de eficiencia cuántica potencial ( $F_v/F_m$ ) de todas las especies se mantienen por encima de 0,77, de modo que no se evidencia fotoinhibición crónica en ninguna de ellas. *C. odorata* es la especie con mayores tasas de transporte electrónico (J) y mayores valores de coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ), lo cual se correlaciona con sus altas tasas de asimilación y podría indicar que sus mecanismos de disipación de energía son más eficientes que los de las demás especies.

Los factores que parecieran estar limitando el desempeño de los árboles en esta localidad son, por un lado, las altas temperaturas diurnas, que superan con frecuencia los 30 °C y por otro lado, la baja retención de humedad y de nutrientes en el suelo, debido principalmente a la dominancia de partículas gruesas.

De las cuatro especies consideradas en este estudio *C. odorata* y *C. thaisiana* podrían ser las más recomendadas para el establecimiento de sistemas agroforestales con especies maderables, gracias a sus tasas de asimilación, que se mantienen a pesar del bajo contenido de nutrientes en el suelo, y que conllevan a un crecimiento rápido.

**Palabras clave:** *Cedrela odorata*, *Cordia thaisiana*, fotoinhibición, fotosíntesis, sistemas agroforstales, *Swietenia macrophylla*, *Tabebuia rosea*.

Este trabajo fue realizado en el Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) y el Instituto de Investigaciones Agropecuarias (IIAP) de la Universidad de los Andes, bajo la tutoría del Dr. Fermín Rada y la cotutoría del Dr. Ramón Jaimez. Fue financiado por: Sub Proyecto 5 Fortalecimiento de la Ruta del Chocolate, FONACIT (Beca de Maestría Misión Ciencia) y CDCHT-ULA Proyecto: FO-678-08-01-EM.

## DE ÁRBOL A ÁRBOL

Los árboles  
 ¿serán acaso solidarios?  
 ¿digamos el castaño de los campos elíseos  
 con el quebrancho de entre ríos  
 o los olivos de Jaén  
 con los sauces de tacuarembó?  
 ¿le avisará la encina de westfalia  
 al flaco alerce de tirol  
 que administre mejor su trementina?  
 y el caucho de pará  
 o el baobab en las márgenes del cuanza  
 ¿provocarán al fin la verde angustia  
 de aquel ciprés de la mission dolores  
 que cabeceaba en frisco  
 California?  
 ¿se sentirá el ombú en su pampa de rocío  
 casi un hermano de la ceiba antillana?  
 los de este parque o aquella floresta  
 ¿se dirán de copa a copa que el muérdago  
 otrora tan sagrado entre los galos  
 ahora es apenas un parásito  
 con chupadores corticales?  
 ¿sabrán los cedros del Líbano  
 y los caobos de corinto  
 que sus voraces enemigos  
 no son la palma de camagüey  
 ni el eucalipto de tasmania  
 sino el hacha tenaz del leñador  
 la sierra de las grandes madereras  
 el rayo como látigo en la noche?

**Mario Benedetti**

---

Intercambio de gases, relaciones hídricas y fluorescencia de la clorofila a en juveniles de  
cuatro especies forestales maderables en la Región Sur del Lago de Maracaibo

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

## Agradecimientos.

Al Prof. Ramón Jaimez, por su apoyo, su cariño y su guía firme y constante, durante toda la realización de este trabajo. Gracias por todas las oportunidades y por enseñarme más del trabajo en campo y del trabajo en equipo.

Al Prof. Fermín Rada, por seguirme aclarando las "pequeñas dudas" y por mostrarme siempre el lado bueno de todo, hasta de los resultados que a veces no dan como uno quisiera, y siempre con esa disponibilidad y esa amabilidad lo caracterizan.

A la Ing. Osmay Araque por su valiosa ayuda en campo y por su compañerismo tanto en el trabajo como fuera de él.

Al Prof. Wilmer Tezara por permitirme aprender de él un poco más de la fisiología de plantas y por acompañarme, junto a Ramón, a dar mis primeros pasos como investigadora.

A Zulay Méndez por realizar los análisis de nitrógeno de las muestras foliares.

Al Prof. Argenis Mora, por ayudarme a entender y analizar los resultados más peli agudos e interesantes de este trabajo.

A Francisca Ely por sus valiosos consejos, su apoyo y su bonita amistad.

A Yani, Iulay y Migue, la amistad madurada por el tiempo, como el mejor de los vinos... gracias por seguir allí, siempre... Los quiero un montón.

A los muchachos, más que una cohorte, una manada: Harold, Cari, Kike, Alma, Wil, Roxi, Hamleth, Miguelito... Compartimos sesiones de estudio, alegrías, sueños y hasta un par de lágrimas. Un abrazo, se les quiere.

A mis padres, Antonio y Amparo, mis hermanos, Rosa, Jesús y Paul, la tía Delvalle, el primo Bernardo, mis sobrinitas: Pao y Ángela, y por qué no? A mi Brunito! –el único que se trasnochaba conmigo-; familia es familia y sin sus consejos, apoyo y afecto no sería lo que soy ahora. Los quiero mucho.

A Leyde Briceño y Omar Sanabria, quienes hacen más agradable ese día a día en el trabajo.

A la Prof. Aura Azócar por sus valiosas observaciones y sugerencias.

Al personal de Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE-ULA), en especial a Nancy Gavidia, por toda su colaboración, y a la Finca "La Judibana" y al Instituto de Investigaciones Agropecuarias (IIAP-ULA) por su apoyo logístico.

---

*Intercambio de gases, relaciones hídricas y fluorescencia de la clorofila a en juveniles de cuatro especies forestales maderables en la Región Sur del Lago de Maracaibo*

## Índice general.-

	<b>Pág.</b>
<b>Resumen</b>	3
<b>Lista de tablas</b>	9
<b>Lista de figuras</b>	10
<b>Introducción</b>	
<i>Sistemas agroforestales</i>	12
<i>Aspectos generales de las especies forestales escogidas</i>	16
<b>Hipótesis</b>	19
<b>Objetivos</b>	
Objetivo general	20
Objetivos específicos	20
<b>Materiales y métodos</b>	
<i>Área de estudio</i>	21
<i>Especies forestales</i>	25
<i>Microclima</i>	27
<i>Relaciones hídricas</i>	28
<i>Intercambio de gases</i>	28
<i>Determinación de nitrógeno foliar</i>	28
<i>Fluorescencia de la clorofila a</i>	29
<i>Índice de área foliar (IAF) y área foliar específica (AFE)</i>	29
<b>Resultados</b>	
<i>Microclima</i>	31
<i>Relaciones hídricas</i>	33
<i>Intercambio de gases</i>	33
<i>Área foliar específica (AFE)</i>	39
<i>Índice de área foliar (IAF)</i>	40
<i>Contenido de nitrógeno foliar</i>	41
<i>Fluorescencia</i>	43
<b>Discusión</b>	
<i>Microclima</i>	49

---

*Intercambio de gases, relaciones hídricas y fluorescencia de la clorofila a en juveniles de cuatro especies forestales maderables en la Región Sur del Lago de Maracaibo*

<i>Potenciales hídricos</i>	49
<i>Intercambio de gases</i>	50
<i>Nitrógeno foliar</i>	54
<i>Área foliar específica (AFE)</i>	55
<i>Fluorescencia</i>	56
<i>Manejo agronómico</i>	60
<i>Consideraciones finales</i>	61
<b>Referencias Bibliográficas</b>	62
<b>Anexos</b>	68

www.bdigital.ula.ve

### Lista de Tablas.-

	Pág.
Tabla 1 Características fisicoquímicas de los suelos de la plantación ubicada en la finca "La Judibana" en el Vigía, estado Mérida	22
Tabla 2 Características generales de las cuatro especies forestales	26
Tabla 3 Promedios de área foliar específica (AFE) ( $\pm$ error estándar) de <i>C. odorata</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>T. rosea</i> y <i>C. thaisiana</i>	39
Tabla 4 Índice de área foliar (IAF) ( $\pm$ error estándar) de cada una de las especies.	40
Tabla 5 Tasas de asimilación de CO <sub>2</sub> (A) promedio de <i>C. odorata</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>T. rosea</i> y <i>C. thaisiana</i> y producto de los promedios de asimilación por el índice de área foliar (IAF).	40
Tabla 6 Coeficientes de correlación entre A y DFFF, A y Gs y Gs y DPV, en <i>C. odorata</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>T. rosea</i> y <i>C. thaisiana</i>	41
Tabla 7 Valores de A máxima, promedio y total, E promedio y total, Gs promedio, EUA promedio y AFE ( $\pm$ error estándar) de <i>C. odorata</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>T. rosea</i> y <i>C. thaisiana</i> .	48



### Lista de figuras.-

		<b>Pág.</b>
Figura 1	Mapa de ubicación de área de estudio	23
Figura 2	Climadiagrama Estación El Vigía FAV Septiembre 2007-Marzo 2009	24
Figura 3	Diseño agroforestal finca "La Judibana" El Vigía, estado Mérida.	25
Figura 4	Especies forestales. (a) <i>C. odorata</i> , (b) <i>C. thaisiana</i> , (c) <i>S. macrophylla</i> y (d) <i>T. rosea</i> .	27
Figura 5	Promedios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), temperaturas de aire, porcentaje de humedad relativa (%HR) y déficit de presión de vapor (DPV (KPa)) medidos durante nueve cursos diarios para las especies <i>C. odorata</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>T. rosea</i> y <i>C. thaisiana</i> .	32
Figura 6	Potenciales hídricos ( $\Psi$ ) máximos (mañana) y mínimos (mediodía) medidos en <i>C. odorata</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>T. rosea</i> y <i>C. thaisiana</i> durante cinco cursos diarios.	33
Figura 7	Promedios de conductancia estomática ( $G_s$ ), tasas de asimilación de $CO_2$ ( $A$ ), tasas de transpiración ( $E$ ) y eficiencia en el uso del agua (EUA) de <i>C. odorata</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>T. rosea</i> y <i>C. thaisiana</i> , obtenidos durante diez cursos diarios realizados entre noviembre de 2007 y febrero de 2009.	35
Figura 8	Relación concentración de $CO_2$ intercelular ( $C_i$ ) y concentración de $CO_2$ del ambiente ( $C_a$ ) promedio de todos los cursos diarios realizados.	36
Figura 9	Promedios diarios de conductancia estomática ( $G_s$ ), transpiración ( $E$ ), asimilación de $CO_2$ ( $A$ ) y eficiencia en el uso del agua (EUA) de <i>C. odorata</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>T. rosea</i> y <i>C. thaisiana</i> , para cada día de medición.	38
Figura 10	Relación entre tasas de asimilación de $CO_2$ promedio ( $A$ ) y	39

---

Intercambio de gases, relaciones hídricas y fluorescencia de la clorofila a en juveniles de cuatro especies forestales maderables en la Región Sur del Lago de Maracaibo

área foliar específica (AFE) de las cuatro especies maderables.

Figura 11	Contenido de nitrógeno foliar (N) de <i>C. odorata</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>T. rosea</i> y <i>C. thaisiana</i> . Las barras representan el error estándar de la media.	41
Figura 12	Relación entre asimilación de CO <sub>2</sub> (A) y contenido de nitrógeno (N).	42
Figura 13	Relación entre asimilación promedio de CO <sub>2</sub> (A <sub>máx</sub> ) y contenido de nitrógeno foliar (N).	42
Figura 14	Eficiencia en el uso de nitrógeno (EUN) de <i>C. odorata</i> , <i>S. macrophylla</i> , <i>T. rosea</i> y <i>C. thaisiana</i> .	43
Figura 15	Eficiencia cuántica máxima (F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub> ) medida en campo antes del amanecer (± error estándar)	44
Figura 16	Rendimiento cuántico (Φ <sub>PSII</sub> ), transporte de electrones (J), coeficiente de extinción fotoquímico (qP) y coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ).	45
Figura 17	Rendimiento cuántico del PSII (Φ <sub>PSII</sub> ) y tasas de transporte electrónico (J) medidos en campo en diferentes horas.	46
Figura 18	Relación entre asimilación de CO <sub>2</sub> (A) y tasa de transporte de electrones (J).	47

## Anexos

Anexo 1	Altura y diámetro basal (± error estándar) de las cuatro especies forestales a los 18 meses.	67
---------	--	----

## Introducción.

### *Sistemas agroforestales*

Hasta hace pocas décadas, la zona al Sur del Lago de Maracaibo estaba ocupada por bosques tropicales húmedos, que se encontraban sobre terrenos ondulados. Los bosques primarios compuestos por especies forestales de alto valor comercial fueron deforestados para su aprovechamiento en la industria maderera y para el establecimiento de áreas agrícolas y ganaderas, dando lugar a la aparición de extensas superficies de pasturas entremezcladas con ejemplares forestales de crecimiento secundario (Plonczak, 1998).

En esta región se ha planteado la necesidad de búsqueda de sistemas de producción más diversos, que puedan ser sostenibles en el tiempo (Plonczak, 1985). Como alternativas para medianos y pequeños productores se ha planteado el establecimiento de plantaciones mixtas de árboles, o sistemas de árboles maderables asociados a otros cultivos, entrando estos últimos en la denominación de *sistemas agroforestales*. Estos sistemas conllevan a un mejor aprovechamiento del potencial de productividad del sitio y favorece, en términos generales, la protección del ambiente debido a su mayor complejidad biológica y estructural. Con la combinación de especies con diferentes requerimientos ambientales, se mejora el aprovechamiento de la energía radiante, gracias a la optimización del uso del espacio horizontal y vertical. También se aprovecha mejor el suelo, debido a que las raíces penetran a diferentes profundidades en el perfil de suelo (Fournier, 1981; Young, 1988). La siembra de especies arbóreas tropicales, por su crecimiento continuo durante todo el año, lleva a la asimilación de mayores cantidades de carbono y a la producción de más biomasa que las especies de zonas templadas, contribuyendo así a la regulación del CO<sub>2</sub> atmosférico (López et al., 2001).

El manejo de gran parte de las plantaciones existentes es deficiente debido al escaso conocimiento de los productores y la falta de asesoramiento por parte de profesionales (Schargel y Hernando, 2005). Rice (2008) señala además, que existe

*Intercambio de gases, relaciones hídricas y fluorescencia de la clorofila a en juveniles de cuatro especies forestales maderables en la Región Sur del Lago de Maracaibo*

un gran número de publicaciones que resaltan los servicios ecológicos que pueden llegar a ofrecer estos sistemas, pero es poco lo que se conoce de la retribución socioeconómica que brindan al productor, ayudándole además a disminuir la dependencia del cultivo.

Por otro lado, la desaparición paulatina de especies forestales de interés comercial en "estado natural" hace más fuerte la necesidad de diseñar programas de manejo, que permitan disminuir el impacto sobre las poblaciones naturales que aún existen y que aseguren la disponibilidad del recurso para su aprovechamiento.

Sin embargo, el establecimiento de estos sistemas en regiones tropicales, eventualmente implica la siembra de especies en áreas en donde las condiciones edafoclimáticas iniciales pueden no ser óptimas y para las cuales estas especies pueden tener diferentes respuestas, tanto a factores bióticos como abióticos. El conocer cómo son las respuestas tanto fisiológicas y morfológicas, ante condiciones ambientales particulares en diferentes especies en sus fases de establecimiento permite, en primer lugar, predecir el éxito de dichas especies, y en segundo lugar que, en función de este conocimiento, se puedan establecer programas de manejo para las mismas.

En la zona al Sur del Lago de Maracaibo, a pesar de que predominan promedios de precipitación entre 1500 y 1800 mm (Kijewski et al., 1981), la ocurrencia de períodos cortos (tres semanas a cinco) sin precipitaciones ocasionan momentos en los que la poca disponibilidad de agua en el suelo puede llegar a ser un factor limitante. Por otro lado, períodos de altas precipitaciones pueden ser también un factor estresante debido a condiciones de anaerobiosis que ocurren especialmente en suelos con contenidos relativamente altos de arcilla, mal drenaje o niveles freáticos cercanos a la superficie del suelo. Sumado a esto, las altas temperaturas, usualmente por encima de los 33 °C, pueden inhibir procesos metabólicos, fundamentalmente por la degradación de enzimas (Nilsen y Orcutt, 1996). En ambientes tropicales, con altas radiaciones que conllevan también a

altas temperaturas foliares y altos DPV, las especies deben diferir en sus respuestas fisiológicas y esto se manifestará en sus probabilidades de éxito en sus períodos de establecimiento.

A la par de las altas temperaturas, también las radiaciones diarias por arriba de los  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  entre 10:00 y 15:00 horas (Jaimez et al, 2005) pueden ocasionar efectos fotoinhibitorios que pueden ser temporales o permanentes, de acuerdo a los mecanismos de fotoprotección que posea cada especie. La *fotoinhibición*, es un proceso definido como la inhibición de la fotosíntesis causada por excesiva radiación, y afecta la producción en campo (Osmond, 1994; Alves et al., 2002). Es un estado de estrés fisiológico que tiene lugar en todos los organismos fotosintéticos expuestos a la luz (Adir et al., 2003).

Bajo un exceso de radiación moderado, la fotoinhibición puede ser reversible y jugar un papel fotoprotector, este proceso se conoce como *fotoinhibición dinámica*, en el cual la eficiencia cuántica disminuye pero las tasas máximas de fotosíntesis se mantienen. Esta disminución suele ser temporal y la eficiencia cuántica puede regresar a sus valores iniciales cuando el flujo de fotones disminuya a valores por debajo de los niveles de saturación. Sin embargo, la exposición a una radiación excesiva puede dañar el sistema fotosintético y ocasionar disminuciones tanto de la eficiencia cuántica como de las tasas máximas de fotosíntesis, proceso denominado *fotoinhibición crónica*. A diferencia de la fotoinhibición dinámica, la recuperación del sistema puede tardar semanas y hasta meses (Alves et al., 2002; Taiz y Zeiger, 2006)

En un clima como el descrito en la zona del Sur del lago de Maracaibo, la fase de establecimiento es, sin duda, la etapa más vulnerable, y esta vulnerabilidad es probablemente mayor si se trata de especies provenientes de ambientes menos intervenidos y en donde las condiciones sean más favorables que las mencionadas anteriormente. Esto sugiere que las respuestas deberían ser diferentes entre las especies y conociendo tales respuestas podemos entender

mejor el manejo que deben tener en las primeras fases de establecimiento en condiciones de campo.

Las mediciones de intercambio de gases, relaciones hídricas y fluorescencia de la clorofila *a*, constituyen herramientas que permiten cuantificar el efecto de los factores ambientales sobre la fotosíntesis y las respuestas de las plantas en condiciones de campo (Maxwell y Johnson, 2000). Son además una base fundamental para distinguir diferencias entre los mecanismos de aclimatación de distintas especies a condiciones ambientales particulares. Tales mecanismos influyen además en la variación de las tasas de crecimiento que puedan presentar dichas especies.

Es conveniente además relacionar estas mediciones fisiológicas con caracteres morfológicos; uno de ellos, el área foliar específica (AFE), medida que expresa el área foliar desplegada por unidad de masa seca. Es un parámetro variable debido a que tanto el área como el peso, responden a factores ambientales (Fitter y Hay, 1981). Surge entonces la interrogante de cómo se relacionan las respuestas fisiológicas con estos caracteres morfológicos.

En el presente trabajo se realizó la caracterización de juveniles de cuatro especies forestales maderables: *Cedrela odorata* L., *Cordia thaisiana* Agostini, *Swietenia macrophylla* King y *Tabebuia rosea* (Bertol) A.D.C.; en cuanto a sus potenciales hídricos, intercambio de gases y fluorescencia de la clorofila *a*. El estudio fue realizado en una plantación ubicada en la Finca "La Judibana", de la Universidad de los Andes en El Vigía estado Mérida. Esta plantación se convertirá en un sistema agroforestal con la inclusión de variedades de cacao de la región occidental del país. A pesar de que estas especies exhiben un alto valor comercial, son relativamente escasos los estudios referidos a su respuesta ante las diferentes condiciones ambientales a las que están sujetas en el período de establecimiento (dos primeros años).

### Aspectos generales de las especies forestales escogidas

Las especies seleccionadas para este sistema agroforestal comparten la característica de poseer un alto valor comercial. Según León (2004), la aptitud de la madera de *C. odorata*, *T. rosea* y *S. macrophylla*, para la carpintería y la ebanistería ha sido ampliamente reportada en la literatura. Este autor describe una serie de características de la madera de estas especies que le dan el valor estético y práctico que las hace tan apreciadas.

En Venezuela, tres de estas especies (*C. odorata*, *S. macrophylla* y *C. thaisiana*) son consideradas por el Ministerio del Poder Popular para el Ambiente como especies amenazadas o en peligro de extinción, y se ha establecido la prohibición, en todo el territorio nacional, de la explotación, el aprovechamiento y cualquier otro tipo de intervención de estos árboles.

Se ha reportado que estas especies exhiben cierto grado de caducifolia en su estado adulto, sin embargo, parecieran existir diferentes niveles dentro de esta condición, debido a que las especies *C. odorata* y *T. rosea* son definidas como caducifolias (o caducifolias estrictas) (Franco, 1978; Forestry Compendium, 1998, 2000b), mientras que *C. thaisiana* es considerada como brevi caducifolia y *S. macrophylla* es definida por algunos como siempreverde (Bauer y Francis, 1998; Forestry Compendium 2000a) y por otros como caducifolia (Brown et al. 2003), por lo cual podría considerarse como otra caducifolia facultativa. En función de este gradiente de caducifolia que se conoce para individuos adultos, se podría esperar el mismo patrón en juveniles, de modo que podría plantearse de la siguiente manera:

Caducifolia estricta —————→ caducifolia facultativa

*T. rosea*, *C. odorata* → *C. thaisiana*, *S. macrophylla*

Según Cole y Ewel (2006) *C. odorata* y *C. alliodora*, podrían comportarse como perennifolias en edad juvenil. Si esta condición se cumple, entonces las etapas iniciales de crecimiento serían de mucho interés para entender su

---

Intercambio de gases, relaciones hídricas y fluorescencia de la clorofila a en juveniles de cuatro especies forestales maderables en la Región Sur del Lago de Maracaibo

comportamiento fisiológico y hacer consideraciones generales de los factores que podrían inducir la caducifolia en su estado adulto.

Entre los trabajos referidos a la ecofisiología de estas especies está el de López et al. (2001) quienes evaluaron la asimilación de CO<sub>2</sub> (A), conductancia estomática (Gs) y la eficiencia en el uso del agua (EUA) en plántulas de *C. odorata*, *C. alliadora*, *Prunus integrifolia*, *Vitex cymosa* y *Tabebuia rosea* en una plantación de la zona cafetalera colombiana. Encontraron que *C. odorata* y *C. alliadora* son las especies con las mayores tasas de A; sin embargo, sus altas tasas transpiratorias (E) son un aspecto importante a considerar a la hora de seleccionarlas debido a que si no dispone de un buen aporte de agua, el sistema será menos eficiente. *T. rosea*, es la especie que regula mejor sus pérdidas de agua, gracias a un mayor control estomático.

Borchert (1994) estudió la fenología y las relaciones hídricas de *T. rosea* y *C. alliadora*, entre otras especies, en un bosque seco tropical en Costa Rica. Encuentra que en estas especies los potenciales mínimos muy raramente llegan a -3 MPa, además describe que la caída de hojas tiene lugar a principios de la época seca y que posterior a ello ocurre una rehidratación del tallo.

Al aumentar la temperatura de 32 a 38 °C ocurre una fuerte disminución en las tasas de A de CO<sub>2</sub> de *Swietenia macrophylla* y *Miquarta guianensis*. En *S. macrophylla* esta disminución alcanza hasta el 50% (Días y Marengo, 2006).

Gyimah et al. (2003) estudiaron los efectos de distintas intensidades de luz y concentración de nutrientes en el crecimiento y el transporte de electrones (ETR) de plántulas de *Bombax buonopozense*, *Khaya ivorensis* y *C. odorata*. Reportan que para *C. odorata* las mayores tasas de ETR ocurre bajo la máxima intensidad de radiación y la mayor concentración de nutrientes aplicada (10 g de NPK 20:10:10). Esto coincide con lo encontrado por Dünisch et al. (2000) quienes estudiaron la demanda de agua, nutrientes y luz en la dinámica de crecimiento de *C. odorata* y *S. macrophylla* en el Amazonas Brasileiro, Encontrando que estas



especies tienen elevadas demandas de luz y de nutrientes, en especial K, y que crecen mejor en suelos con alta retención de agua.

Dependiendo de las condiciones de crecimiento (disponibilidad de agua, luz, nutrientes) pueden existir variaciones en las respuestas fisiológicas de las especies. En este sentido, este estudio tiene como objetivo identificar las variaciones en las respuestas fisiológicas que puedan mostrar las cuatro especies maderables durante los dos primeros años de establecimiento en las condiciones del Sur del Lago de Maracaibo. Se parte del principio que las demandas nutricionales son cubiertas por fertilizaciones periódicas, además de mantener un control de plagas y enfermedades.

www.bdigital.ula.ve

## Hipótesis.

Ya que todas las especies estudiadas son caducifolias en cierta medida, todas deben presentar estrategias de evasión dadas sus características fenológicas. Sin embargo, dentro de esta variabilidad se esperaría una diferenciación en sus estrategias, de modo que las especies caducifolias estrictas presentarán características propias de este grupo, mientras que las facultativas presentarán mecanismos más parecidos a los de especies siempreverdes.

Esta diferenciación estaría relacionada con:

**1. Potenciales hídricos.** Se espera que las especies caducifolias estrictas (*C. odorata* y *T. rosea*) muestren potenciales más negativos debido a un menor control estomático en relación a las especies facultativas (*S. macrophylla* y *C. thaisiana*).

**2. Intercambio de gases.** Se espera que en las especies caducifolias facultativas el control estomático sea más estricto, de modo que las eficiencias en el uso de agua sean mayores que las caducifolias estrictas, debido a la reducción de las tasas transpiratorias.

**3. Variables de fluorescencia de la clorofila *a*.** Se espera que las especies caducifolias estrictas exhiban un mayor transporte de electrones, que se evidenciaría además en mayores tasas de asimilación.

Por otro lado, en las especies caducifolias facultativas deberían encontrarse coeficientes de extinción no fotquímicos más elevados como mecanismo fotoprotector más eficiente que los de las especies caducifolias estrictas.

## Objetivos.

### **Objetivo general**

Estudiar y comparar las respuestas hídricas y de intercambio de gases en juveniles de cuatro especies forestales maderables durante los primeros dos años de establecimiento.

### **Objetivos específicos**

- ✓ Caracterizar las condiciones microclimáticas: temperatura (T), humedad relativa (%HR), densidad de flujo fotones fotosintéticos (DFFF).
- ✓ Comparar las condiciones hídricas de las cuatro especies, a través de mediciones de potencial hídrico
- ✓ Comparar las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>, transpiración, conductancia estomática.
- ✓ Determinar el área foliar específica y el índice de área foliar de cada una de las especies
- ✓ Evaluar la actividad del aparato fotoquímico a través de medidas de fluorescencia de la clorofila *a* en cada una de las especies.

## Materiales y Métodos.

### *Área de estudio*

El presente estudio se llevó a cabo en la finca "La Judibana", propiedad de la Universidad de los Andes, ubicada en la localidad de El Vigía, municipio Alberto Adriani del estado Mérida (figura 1), el cual se localiza geográficamente a 8° 37'26''N y 71° 42'22''O. La altitud varía entre 63 y 73 m. El área presenta una temperatura promedio anual de 28,6 °C y la precipitación varía entre 1600 y 1900 mm (Urbano et al., 2006). El clima del área corresponde a la Zona de Vida Bosque Húmedo Tropical, constituida por bosques caducifolios o perennifolios, altos y estratificados. Las precipitaciones por lo general se encuentran por encima de los 2000 mm y las temperaturas alrededor de los 25 °C (Ewel y Madriz, 1968).

La figura 2 corresponde a un climadiagrama elaborado con datos de la Fuerza Aérea Venezolana, recogidos durante los meses de septiembre de 2007 y marzo de 2009 de la estación meteorológica del aeropuerto Alberto Adriani. Los meses de mayor precipitación fueron abril y noviembre, mientras que febrero y junio, fueron los meses con menor precipitación. Se aprecia que el mes de septiembre, tanto del 2007 como del 2008, fueron los más secos, pese que hubo una precipitación total por encima de los 90 mm. Para el resto del período se puede considerar que los suelos tuvieron una buena disponibilidad de agua.

El suelo de la plantación es medianamente ácido, de textura gruesa y bajo contenido de nutrientes (tabla 1). Vera et al. (2000) realizaron la caracterización físico-química de algunos suelos cacaoteros de la región del Sur del Lago, encontrando también la predominancia de texturas gruesas y bajo contenido de nutrientes.

**Tabla 1. Características físicoquímicas de los suelos de la plantación ubicada en la finca "La Judibana" en el Vigía, estado Mérida.**

	Profundidad 0-20cm	Profundidad 20-40
Clase textural	aF	Fa
pH	5,73 (MA)	5,79 (MA)
CE	0,10 (B)	0,06 (B)
%CO	1,73 (B)	1,82 (B)
a (%)	70,87	65,47
L (%)	20,33	24,20
A (%)	8,80	10,33
N (%)	0,07 (B)	0,04 (MB)
P (mg/Kg)	3,67 (MB)	3,17 (MB)
K (mg/Kg)	64,33 (B)	66,92 (B)
Ca (mg/Kg)	594,33 (B)	615,71 (M)
Mg (mg/Kg)	108,33 (B)	137,38 (B)

MA=medianamente ácido, B=bajo, MB=muy bajo, M=mediano

Entre enero y marzo del año 2007 se llevó a cabo la siembra de especies forestales con fines de establecer un sistema agroforestal con la posterior siembra de variedades de cacao (*Theobroma cacao*) de la zona occidental del país y plátano (*Musa sp.*) como sombra temporal. Las especies forestales escogidas presentan el atributo de ser maderables, de modo que sirvan a un doble propósito: sombra para el cultivo y producción de madera.

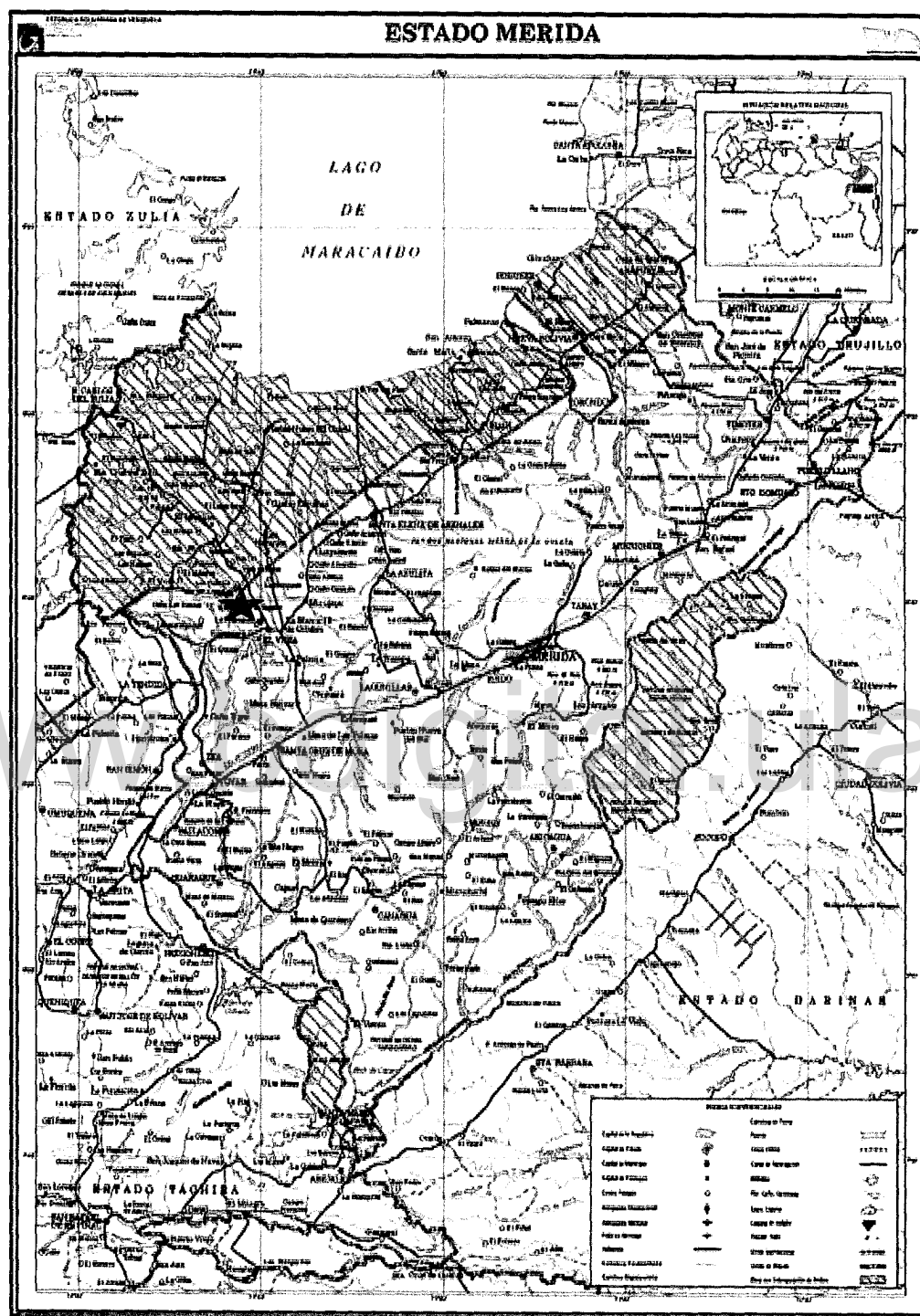
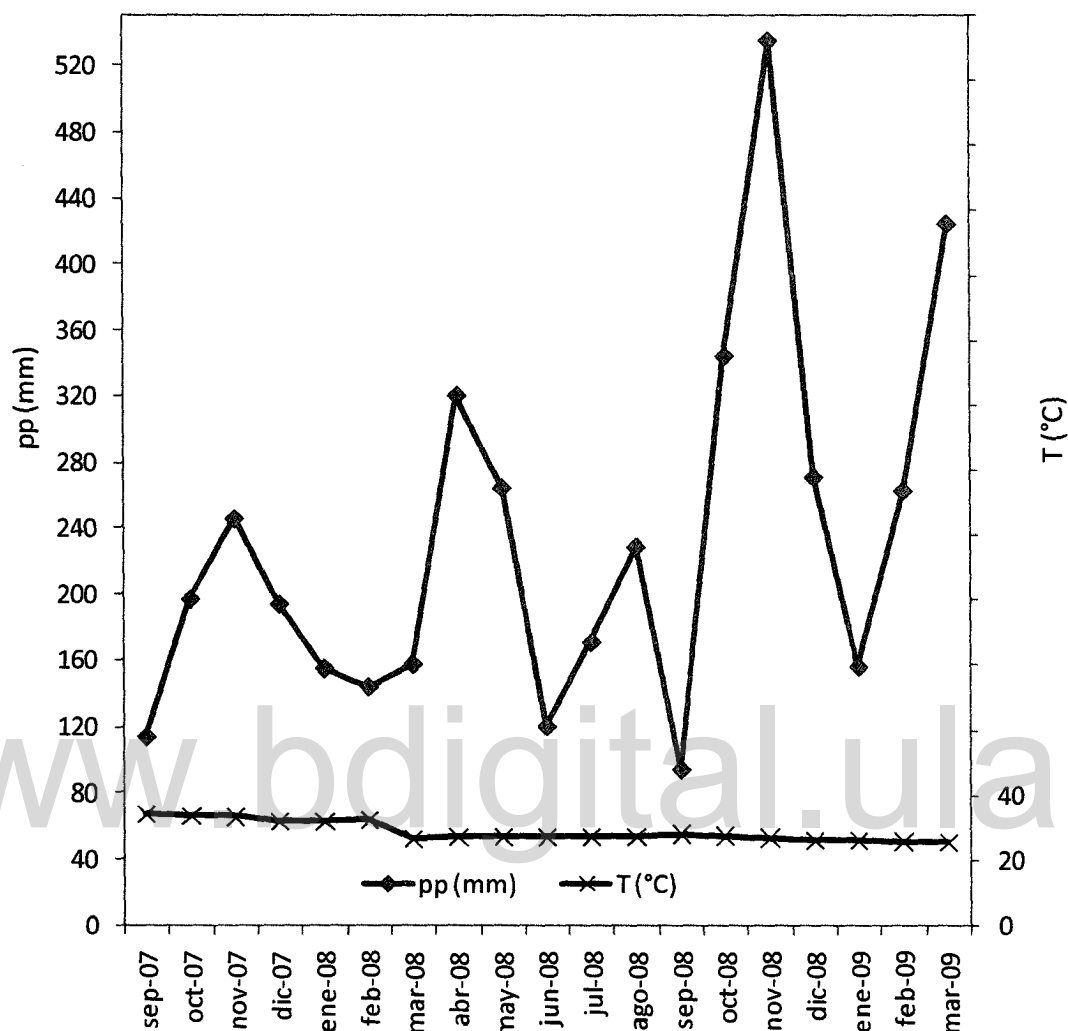


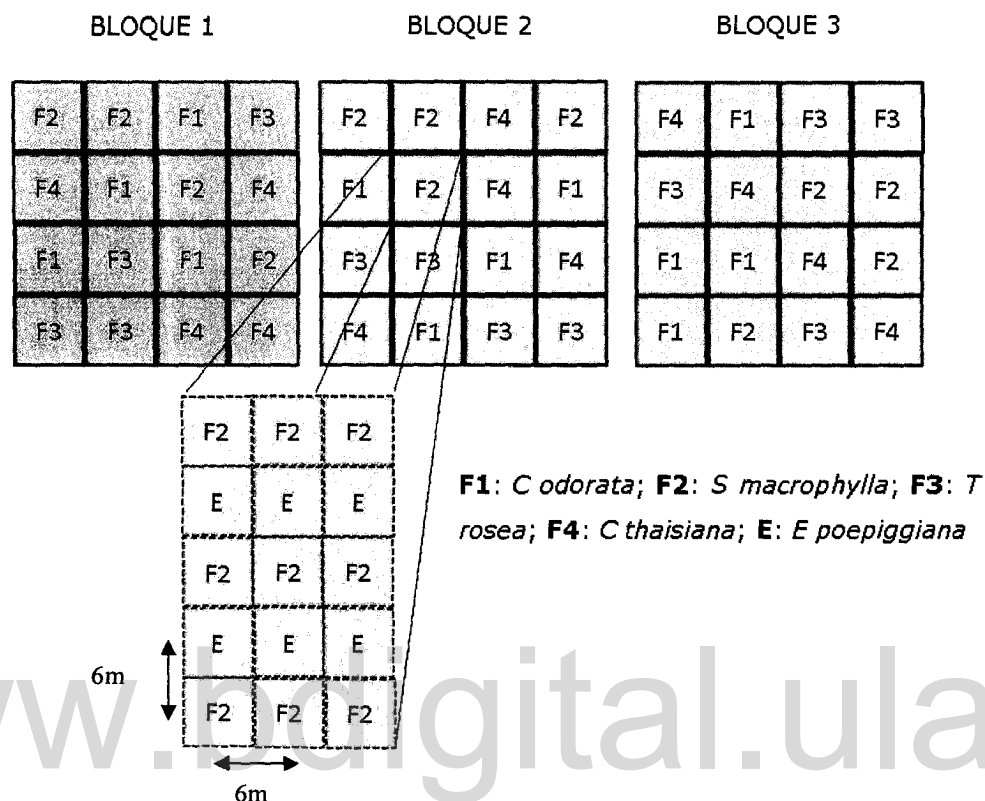
Figura 1. Ubicación del área de estudio (★). Extraído de: Instituto Geográfico de Venezuela Simón Bolívar (2007)

Intercambio de gases, relaciones hidricas y fluorescencia de la clorofila *a* en juveniles de cuatro especies forestales maderables en la Región sur del Lago de Maracaibo



**Figura 2. Climadiagrama Estación el Vigía Fuerza Aérea Venezolana (Septiembre de 2007-Marzo de 2009)**

El área total de la plantación es de 2 ha y el diseño utilizado es un bloque de parcelas al azar con tres repeticiones. En cada bloque existen cuatro parcelas de cada especie maderable acompañada por el árbol de servicio, en este caso *Eritrina poeppigiana* (bucare ceibo) (figura 3). El término "árbol de servicio" se refiere a que es un árbol fijador de nitrógeno y de crecimiento rápido (sombra). La distancia entre cada árbol es de seis metros.



**Figura 3.** Diseño agroforestal finca "La Judibana" El Vigía, estado Mérida. Cada cuadro representa una parcela, cada parcela consta de nueve individuos de la especie forestal maderable, seis individuos del árbol de servicio (bucare) y veintiséis plantas de cacao.

Las especies forestales escogidas para este sistema (figura 4) son: *Cedrela odorata* L. (**Meliaceae**), *Cordia thaisiana* Agostini (**Boraginaceae**), *Swietenia macrophylla* King (**Meliaceae**) y *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. D.C. (**Bignoniaceae**). Todas ellas especies forestales maderables de alto valor comercial. Las características generales de las mismas se resumen en la tabla 2.



**Tabla 2. Características generales de las cuatro especies forestales**

Especie	Características generales	Estimados de Amplitud Climática				
		Distribución	Altitud	Precipitación	Temperatura	Suelos
<i>Cedrela odorata</i> L. ( <b>Meliaceae</b> )	Árbol <b>caducifolio</b> de 20-34m. DAP de 1,7 m. Hojas alternas paripinnadas, folíolos opuestos enteros. Sistema radicular grueso y superficial.	De México al norte de Argentina. En Venezuela: Llanos Occidentales.	0-1500m	1200 y 2500mm	20 y 32°C	Bien drenados
<i>Cordia thaisiana</i> Agostini ( <b>Boraginaceae</b> )	Árbol <b>siempreverde o caducifolio</b> de 25-30m. DAP 50cm. Hojas simples, pecioladas, alternas. Sistema radicular amplio y pivotante	Regiones Tropicales: sureste de México, América Central, Brasil, Argentina, Paraguay, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela.				
<i>Swietenia macrophylla</i> King ( <b>Meliaceae</b> )	Árbol <b>siempre verde o caducifolio</b> , de más de 30m. Hojas de color verde oscuro, pinnadas compuestas	A lo largo del continente americano. En Venezuela: bosques de galería de los llanos Occidentales, desde Cojedes hasta Barinas	0-1500m	1400-4200mm	22-28°C	Fértiles y bien drenados
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. D.C. ( <b>Bignoniaceae</b> )	Árbol <b>caducifolio</b> de 15-25m. DAP de 1m. Hojas decusadas, digitado compuestas (5 folíolos). Sistema radicular profundo.	México a Bolivia. En Venezuela: Delta del Orinoco, Guayana, Llanos Occidentales	100-1900m	1200-2500mm	19-27°C	Con alta retención de humedad

*C odorata*: Ministerio de Ambiente, 1991c; Forestry Compendium, 1998.

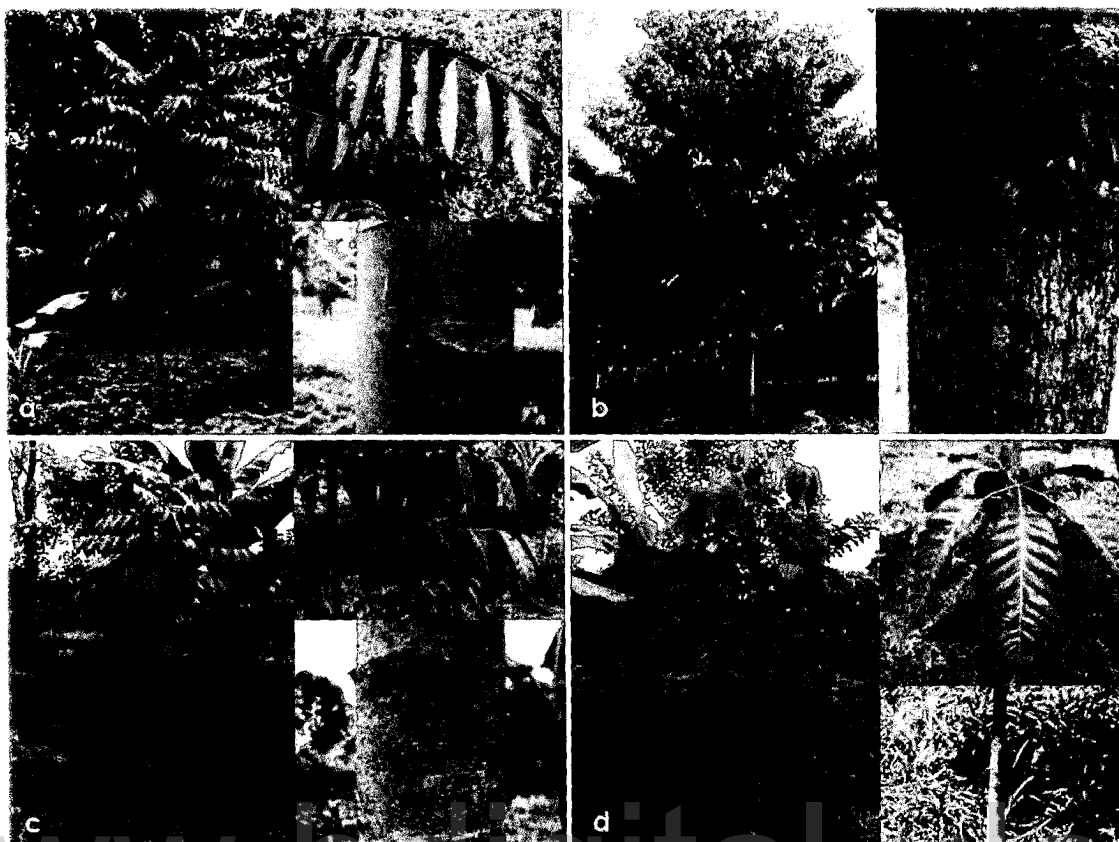
*C thaisiana*: Agostini, 1973; Vázquez, 1992.

*S macrophylla*: Ministerio de Ambiente, 1991b; Bauer y Francis, 1998; Forestry Compendium, 2000a; Brown et al, 2003.

*T rosea*: Franco, 1978; Ministerio de Ambiente, 1991a; Forestry Compendium, 2000b.

Intercambio de gases, relaciones hídricas y fluorescencia de la clorofila *a* en juveniles de cuatro especies forestales maderables en la Región Sur del Lago de Maracaibo

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



**Figura 4. Especies forestales: (a) *C. odorata*, (b) *C. thaisiana*, (c) *S. macrophylla* y (d) *T. rosea*. Se muestra detalle de la hoja y del tallo al lado derecho de cada fotografía.**

### Microclima

Las mediciones de temperatura de aire, temperatura foliar y humedad relativa se tomaron conjuntamente con las de intercambio de gases (asimilación de  $\text{CO}_2$ , transpiración, conductancia estomática); dichas mediciones fueron realizadas cada dos horas aproximadamente en nueve cursos diarios (8 de noviembre de 2007, 26 de febrero, 17 de abril, 12 de junio, 10 y 29 de julio y 6 de noviembre de 2008, 27 de enero y 10 de febrero de 2009). La temperatura del aire y las temperaturas foliares ( $n=3-5$ ) se midieron con termopares crom-aluminio (calibre 36 gauge) y la humedad relativa con un higrómetro digital (Extech, Instruments, modelo 407445). Estas variables microclimáticas fueron usadas para determinar la diferencia de presión de vapor de agua hoja-aire (DPV) usando la siguiente ecuación:

$$DPV = ph - (pa * HR/100) \text{ (Pearcy et al., 1989)}$$

Donde:  $ph$ = presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja;  $pa$ = presión de saturación de vapor de saturación a la temperatura del aire;  $HR$ = humedad relativa.

#### *Relaciones hídricas*

Se realizaron mediciones de potencial hídrico a primeras horas de la mañana (7-8 am) y en horas de mediodía (1 pm), con una bomba de presión de Scholander (Modelo SKPM 1400, SKYE, Powys, R.U.). Se tomaron de tres a cinco hojas de distintos individuos, ubicados en diferentes parcelas.

#### *Intercambio de gases*

Las mediciones de intercambio de gases –asimilación de  $CO_2$  (A), transpiración (E), conductancia estomática (Gs)- y densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) se realizaron con un analizador infrarrojo de gases portátil (LCA-4 The Analytical Development Co. Ltd., Hoddesdon, R.U.) y se calculó la eficiencia de uso de agua (EUA) instantánea, según la siguiente ecuación:

$$EUA = \frac{A(\mu mol m^{-2} s^{-1})}{E(mm ol m^{-2} s^{-1})}$$

Se usó un n de 4 árboles y en cada uno de ellos se tomaron dos mediciones en hojas distintas. Estas mediciones se hicieron conjuntamente con las de las variables microclimáticas a las 8:30 am, 11:00 am, 1:30 pm y 3:00 pm.

#### *Determinación de nitrógeno foliar*

Se realizó la determinación de nitrógeno foliar a través del método de Kjeldahl modificado, para ello se secaron hojas procedentes de 30 individuos, las cuales fueron molidas y homogeneizadas. La determinación se realizó en tres muestras de 100 mg para cada especie.

### *Fluorescencia de la clorofila a*

Se realizaron curvas de inducción de luz y mediciones de fluorescencia de clorofila *a*, con un fluorómetro portátil modelo PAM 2100 (Heinz Walz GmbH, Alemania); dichas curvas fueron realizadas a primeras horas de la mañana en hojas previamente adaptadas a la oscuridad por un periodo de al menos una hora. A través de ellas se pudieron conocer las variables: eficiencia cuántica máxima del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ), eficiencia cuántica del fotosistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), transporte de electrones ( $J$ ), coeficiente de extinción fotoquímico ( $qP$ ) y no fotoquímico (NPQ).  $qP$ , NPQ y  $\Phi_{PSII}$  fueron estimados utilizando las siguientes ecuaciones:

$$qP = \frac{f_m' - f_s}{f_m' - f_0'} ; NPQ = \frac{f_m - f_m'}{f_m'} ; \Phi_{PSII} = \frac{f_m' - f_s}{f_m'} \text{ (Schreiber et al., 1986)}$$

Donde:  $qP$ : coeficiente de extinción fotoquímico, NPQ: coeficiente de extinción no fotoquímico,  $\Phi_{PSII}$ : rendimiento cuántico del PSII, PSII: fotosistema II,  $F_m$ : fluorescencia máxima en oscuridad,  $F_m'$ : fluorescencia máxima condiciones de luz,  $F_0$ : fluorescencia mínima,  $F_s$ : fluorescencia estable.

La estimación del transporte total de electrones ( $J$ ) de la hoja, se calculó usando la siguiente ecuación:

$$J = \Phi_{PSII} * DFF * 0,84 * f \text{ (Krall y Edwards, 1992)}$$

Donde  $f$  es la fracción de electrones que se transporta por el PSII dividido por el transporte total (fotosistema I y II); asumiendo que ambos fotosistemas están involucrados por igual en el transporte lineal de electrones,  $f$  igual a 0,5.

### *Índice de área foliar (IAF) y Área foliar específica (AFE)*

Para las mediciones de IAF, se escogieron nueve individuos de cada especie y se tomaron tres mediciones bajo la copa, a una altura de 20 cm por debajo de la primera rama. Para estas medidas se usó el LAI-2000 Plant Canopy Analyzer, Li-cor, Inc.

Se realizaron además mediciones de AFE, para ello se escanearon las hojas a 300 pixeles por pulgada y se calculó el área de la imagen en pixeles a través del programa ImaJ (Image Processing and Analysis in Java, NIH), posteriormente se hizo la conversión a cm<sup>2</sup>. Se utilizaron tres hojas de tres individuos en tres diferentes parcelas. Para las determinaciones de peso seco, se colocaron las muestras en la estufa por 72 horas a 65 °C. El cálculo del área foliar específica se realizó a través de la siguiente ecuación:

$$AFE = \frac{\text{Área foliar (cm}^2\text{)}}{\text{Peso seco (g)}}$$

### *Análisis Estadístico*

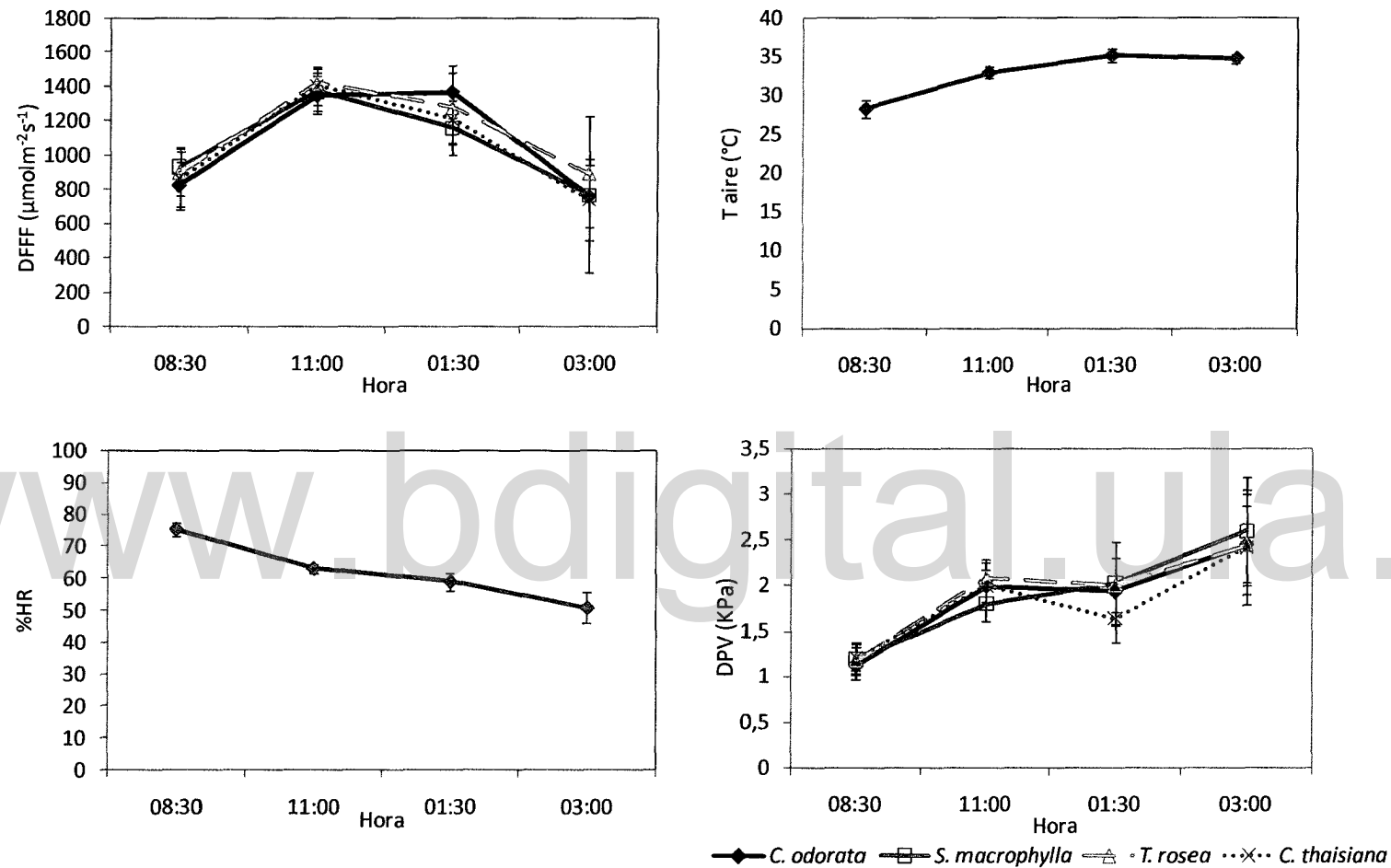
Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) y pruebas de diferencia de medias (Test de Tukey) para las variables medidas.

www.bdigital.ula.ve

## Resultados.

### *Microclima*

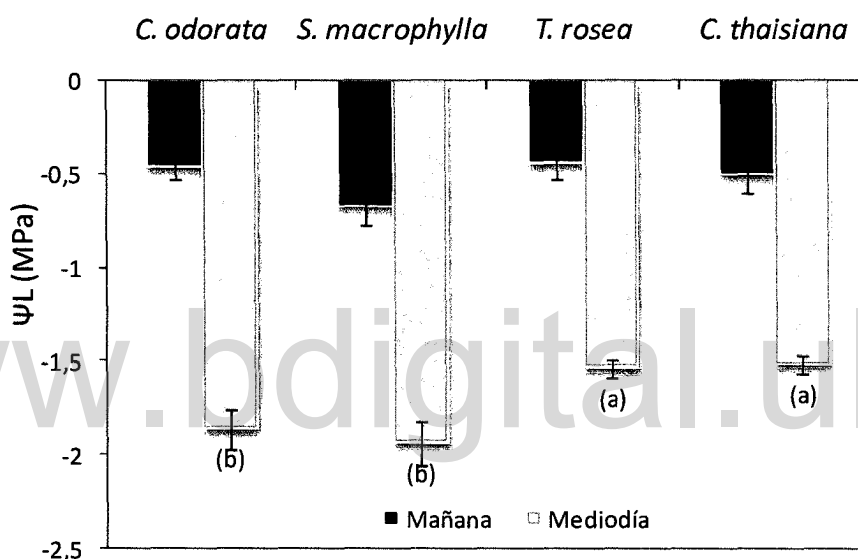
La figura 5 muestra los promedios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), temperatura de aire, humedad relativa y DPV, de nueve cursos diarios realizados entre el mes de noviembre de 2007 y febrero de 2009. La temperatura del aire permanece sobre los 30 °C la mayor parte del día, obteniéndose las máximas (aproximadamente 35 °C) entre las 11:00 am y las 3:00 pm. La humedad relativa es alta a primeras horas de la mañana y luego disminuye, manteniéndose por encima de 50% el resto del día. Estas disminuciones paulatinas en la humedad se relacionan con aumentos en los DPVs, que alcanzan sus valores máximos de 2,5 KPa a las 3pm. En cuanto a los DFFF se observa que las mayores radiaciones ocurren en horas de mediodía; en la mayoría de los días, antes de las 8:30 am y después de las 3:00 pm suele haber nubosidad, disminuyendo considerablemente los DFFF. Tanto los DPV como las DFFF fueron similares para todas las especies.



**Figura 5. Promedios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF), temperatura del aire, porcentaje de humedad relativa (%HR) y déficit de presión de vapor (DPV (KPa)) medidos durante nueve cursos diarios para las especies *C. odorata*, *S. macrophylla*, *T. rosea* y *C. thaisiana*. Las barras sobre cada punto representan el error estándar de cada media.**

### Relaciones hídricas

Los potenciales hídricos a primeras horas de la mañana se mantienen alrededor de -0,5 MPa y son similares entre todas las especies, sin embargo, *S. macrophylla* presentó los valores más negativos (figura 6). A horas de mediodía los potenciales se hacen más negativos y diferentes entre las especies ( $P < 0,001$ ), siendo *C. odorata* y *S. macrophylla* las especies con los potenciales más negativos, alrededor de -1,9 MPa, mientras que para las otras dos especies se mantuvieron alrededor de los -1,5 MPa.



**Figura 6. Potenciales hídricos ( $\Psi_L$ ) máximos (mañana) y mínimos (mediodía) medidos en *C. odorata*, *S. macrophylla*, *T. rosea* y *C. thaisiana* durante cinco cursos diarios.** Las líneas sobre las barras representan el error estándar de cada promedio y las letras indican las diferencias estadísticamente significativas ( $P \leq 0,05$ ).

### Intercambio de gases

La figura 7 muestra los promedios de  $G_s$ ,  $E$ ,  $A$  y  $EUA$  obtenidos durante todas las mediciones, entre noviembre de 2007 y febrero de 2009. En *T. rosea*  $G_s$  disminuye en horas de mediodía. En las demás especies también ocurre una disminución de  $G_s$  pero en horas de la tarde, coincidiendo con el momento en que la DFFF disminuye y los DPV son más elevados (figura 5).

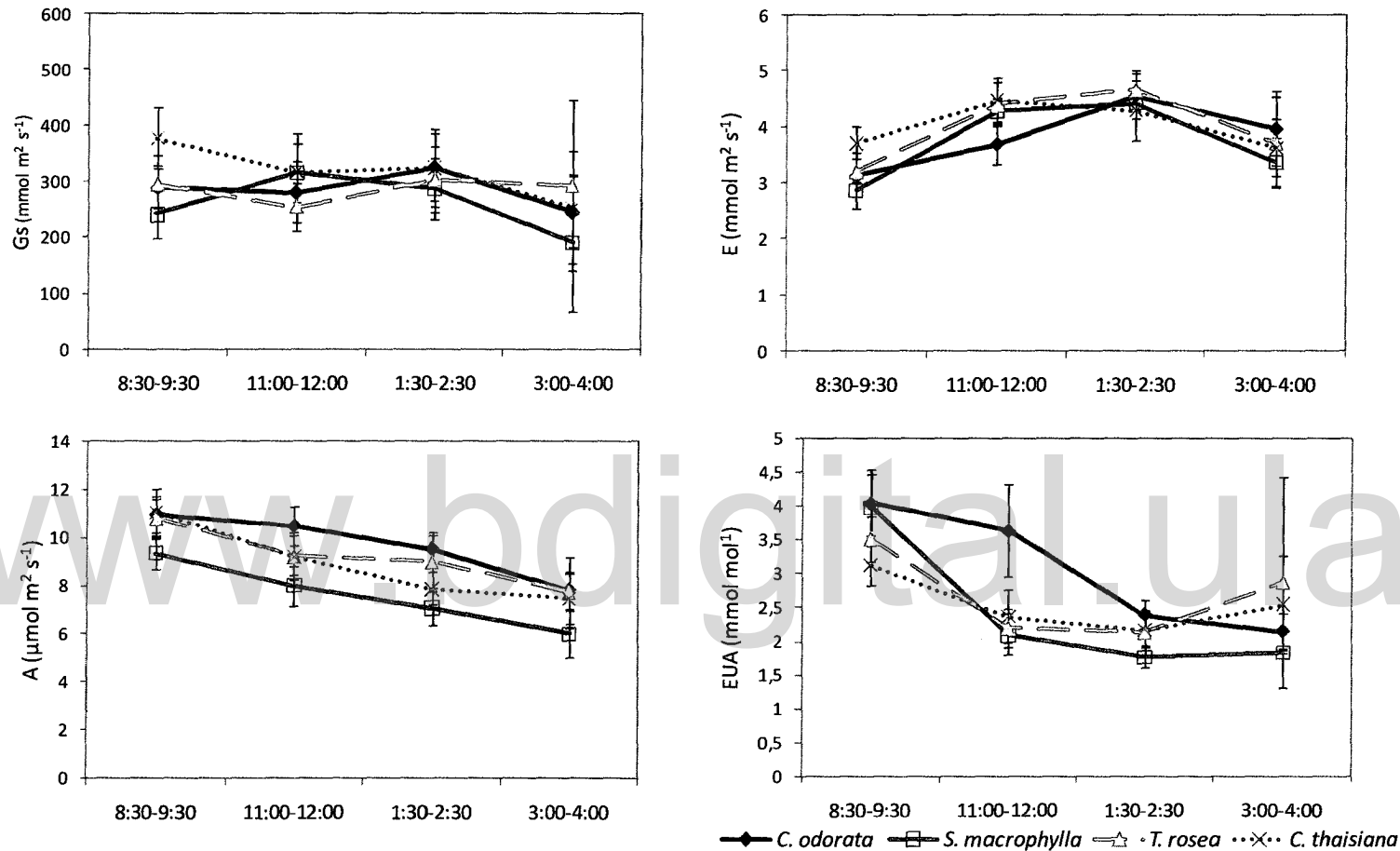


En cuanto a E se observa que todas las especies siguen la misma tendencia y con valores muy similares, los valores máximos ocurren entre las 11 y la 1:30 pm, y se encuentran entre 2,9 y 4,7 mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>.

*C. odorata* es la especie que presentó las mayores tasas de A, *T. rosea* y *C. thaisiana* exhiben valores intermedios y muy similares entre sí; *S. macrophylla* es la que muestra las menores tasas. Todas las especies siguieron la misma tendencia a lo largo del día, teniéndose que las mayores tasas de A ocurren en horas de la mañana y van disminuyendo paulatinamente a lo largo del día.

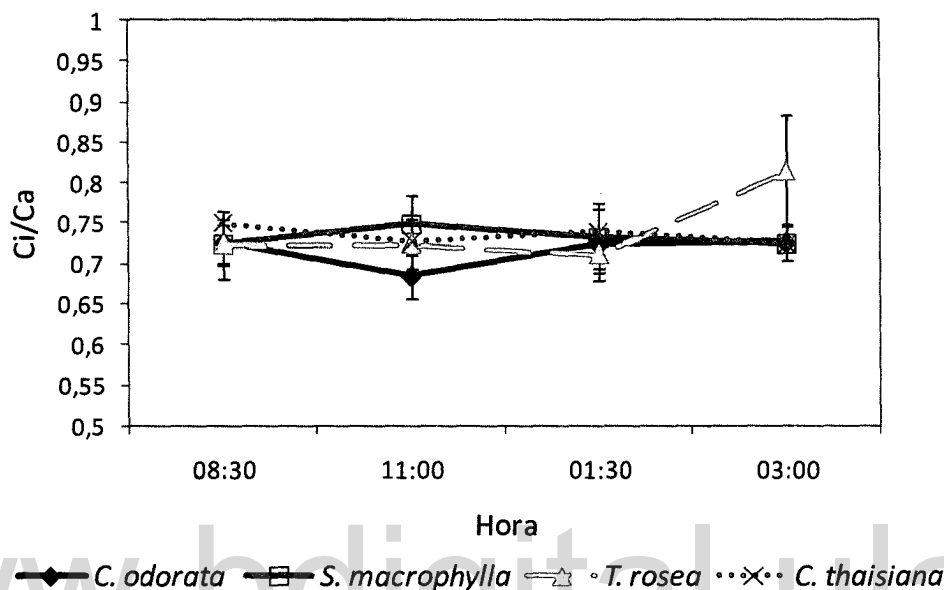
*C. odorata* es también la especie con la mayor EUA en horas del mediodía. Las mayores EUA de todas las especies tienen lugar en horas de la mañana, cuando las A son más altas y las E más bajas.

www.bdigital.ula.ve



**a 7. Promedios de Conductancia estomática ( $G_s$ ), tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ), tasas de transpiración ( $E$ ) y eficiencia en el uso de agua (EUA) de *C. odorata*, *S. macrophylla*, *T. rosea* y *C. thaisiana*, obtenidos durante diez cursos diarios realizados entre noviembre de 2007 y febrero de 2009. Las barras corresponden al error estándar de la media.**

La relación entre concentración de CO<sub>2</sub> intercelular (Ci) y concentración de CO<sub>2</sub> ambiental (Ca) (Ci/Ca, figura 8) es muy similar en las cuatro especies, los valores van de 0,68 a 0,81, y se mantienen muy constantes a lo largo del día.



**Figura 8. Relación concentración de CO<sub>2</sub> intercelular (Ci) y concentración de CO<sub>2</sub> ambiental (Ca) promedio de todos los cursos diarios realizados.** Las barras representan el error estándar de la media.

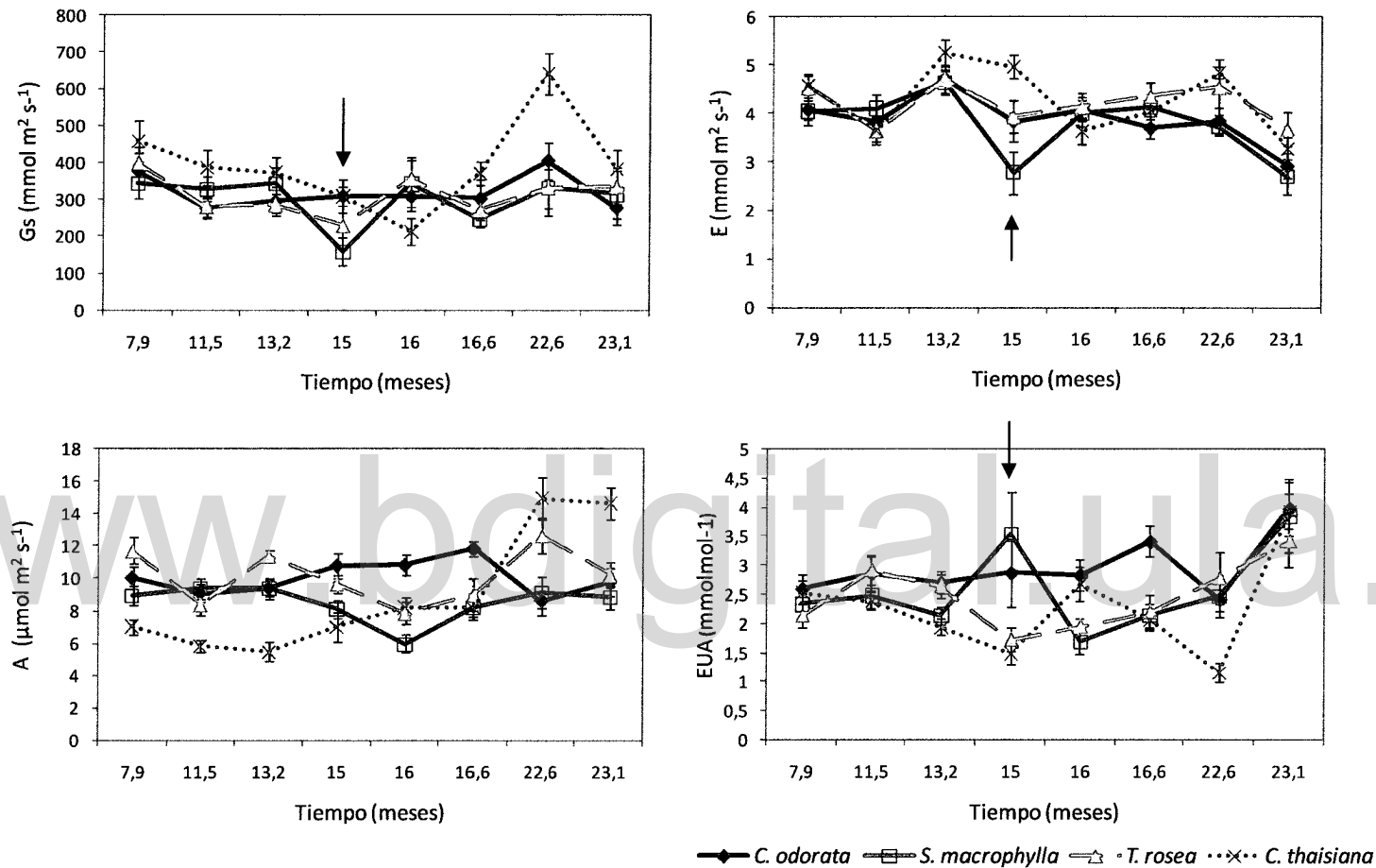
La figura 9 muestra los promedios de Gs, E, A y EUA para todos los días de mediciones. Las conductancias son similares entre las especies, existiendo solo diferencias en el tiempo ( $P < 0,001$ ), más no entre las especies; esto quiere decir que la tendencia que siguen las especies a lo largo de los meses de mediciones es muy parecida. La especie que mantuvo las mayores Gs es *C. thaisiana*, mientras que las tres restantes fueron similares entre sí.

En cuanto a las tasas de E se encuentran valores entre 2,6 y 5,3 mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>. Al igual que en el caso de la Gs, no existen diferencias entre especies para esta variable pero sí existen diferencias en el tiempo ( $P < 0,001$ ).

Los promedios diarios en las tasas de A fueron similares para *C. odorata*, *S. macrophylla* y *T. rosea* para los primeros 15 meses. Posteriormente hay diferencias apreciables entre las especies encontrándose los mayores promedios en *C. odorata* entre los 15 y 17 meses. En las últimas mediciones *C. thaisiana* pasa a convertirse en la especie con las mayores tasas. En relación a esta variable se encontraron diferencias significativas entre especies, concretamente entre *C. odorata* y *S. macrophylla* ( $P=0,032$ )

La EUA tuvo igual tendencia que la observada en Gs y E, es decir, se encontraron diferencias en el tiempo ( $P<0,001$ ), pero no así entre las especies. La especie con las mayores EUA es *C. odorata*, y las menores se observaron en *C. thaisiana*.

Durante el período de mediciones en campo no se pudo evidenciar una diferenciación entre temporada de lluvias y temporada de sequía debido a la ocurrencia de precipitaciones durante todo el año. Sin embargo, existieron diferencias en las condiciones hídricas en las cuales fueron realizados algunos cursos. Las flechas sobre los gráficos de Gs, E y EUA (figura 9) señalan el curso diario realizado en el mes de junio de 2008, el cual fue uno de los meses más secos del año y en el cual se evidencia una disminución en las Gs de *S. macrophylla*, que conducen a una disminución de las tasas de E y con ello, un aumento en las EUA.



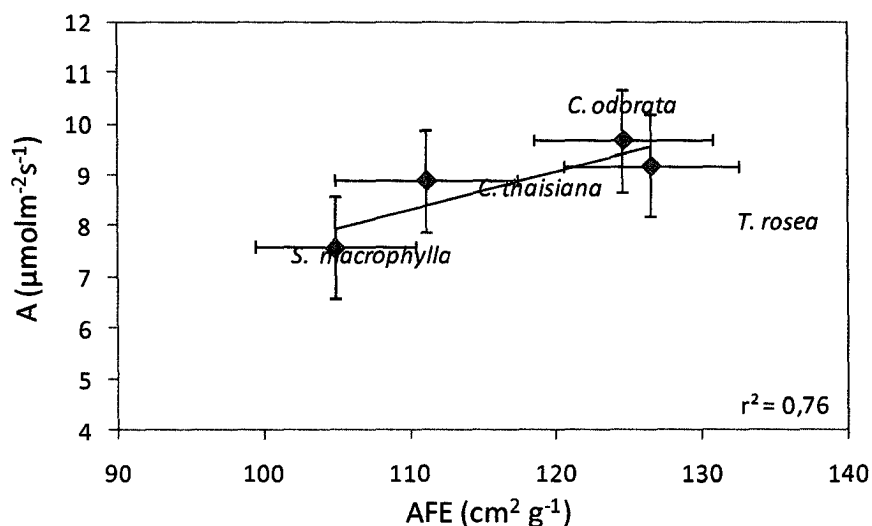
**figura 9. Promedios diarios de  $G_s$  ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $E$  ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $A$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y  $EUA$  ( $\text{mmol mol}^{-1}$ ), de *C. odorata*, *S. macrophylla*, *T. rosea* y *C. thaisiana*, para cada día de medición. Los meses corresponden a la edad de los árboles. Las barras corresponden al error estándar de la media. Las flechas señalan el curso más seco y su efecto sobre las especies.**

Las dos especies que alcanzan las mayores tasas de A (*C. odorata* y *T. rosea*) son además las que exhiben los mayores valores de AFE (tabla 3), encontrándose diferencias significativas entre *T. rosea* y *S. macrophylla* ( $P=0,026$ )

La figura 10 muestra que existe una buena correlación lineal ( $R^2=0,72$ ) entre estas dos variables. La especie con las menores tasas de A y las menores AFE es *S. macrophylla*.

**Tabla 3. Promedios de área foliar específica ( $\pm$  error estándar) de *C. odorata*, *S. macrophylla*, *T. rosea* y *C. thaisiana*.** Las letras indican diferencias significativas ( $P<0,05$ )

Especie	AFE ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )
<i>C. odorata</i>	$124,63 \pm 6,08$ (a,b)
<i>C. thaisiana</i>	$111,18 \pm 6,19$ (a,b)
<i>S. macrophylla</i>	$104,95 \pm 5,45$ (a)
<i>T. rosea</i>	$126,54 \pm 5,95$ (b)



**Figura 10. Relación entre tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$  promedio (A) y área foliar específica (AFE) de las cuatro especies maderables.** Las barras corresponden al error estándar de la media.

En relación al IAF, se presentan dos grupos: *C. odorata* y *C. thaisiana* con los mayores valores y *S. macrophylla* y *T. rosea* con valores menores a 1,60 (tabla 4).

**Tabla 4. Índice de área foliar (IAF) ( $\pm$  error estándar) de cada una de las especies.** Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ )

Especie	IAF
<i>C. odorata</i>	$2,34 \pm 0,3a,b$
<i>C. thaisiana</i>	$2,60 \pm 0,19a$
<i>S. macrophylla</i>	$1,54 \pm 0,3b$
<i>T. rosea</i>	$1,60 \pm 0,06b$

Al multiplicar las A promedio de cada especie por su valor de IAF (tabla 5), se puede tener una aproximación gruesa de lo que sería la A total de un individuo en un momento determinado.

**Tabla 5. Tasas de asimilación de  $CO_2$  (A) promedio de *C. odorata*, *S. macrophylla*, *T. rosea* y *C. thaisiana* y producto de los promedios de A por el índice de área foliar (IAF).**

Especie	A ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	A*IAF
<i>C. odorata</i>	9,68	22,65
<i>C. thaisiana</i>	8,9	23,14
<i>S. macrophylla</i>	7,59	11,69
<i>T. rosea</i>	9,18	14,69

Al tratar de correlacionar las variables A,  $G_s$ , DFFF y DPV se obtuvieron valores de  $r^2$  bastante bajos y, en general, no significativos. Tampoco se encontraron buenas correlaciones entre las tasas de A y el  $\Psi_L$ . La tabla 6 muestra los coeficientes de correlación de Pearson para cada par de variables, el asterisco señala en donde existen diferencias significativas.

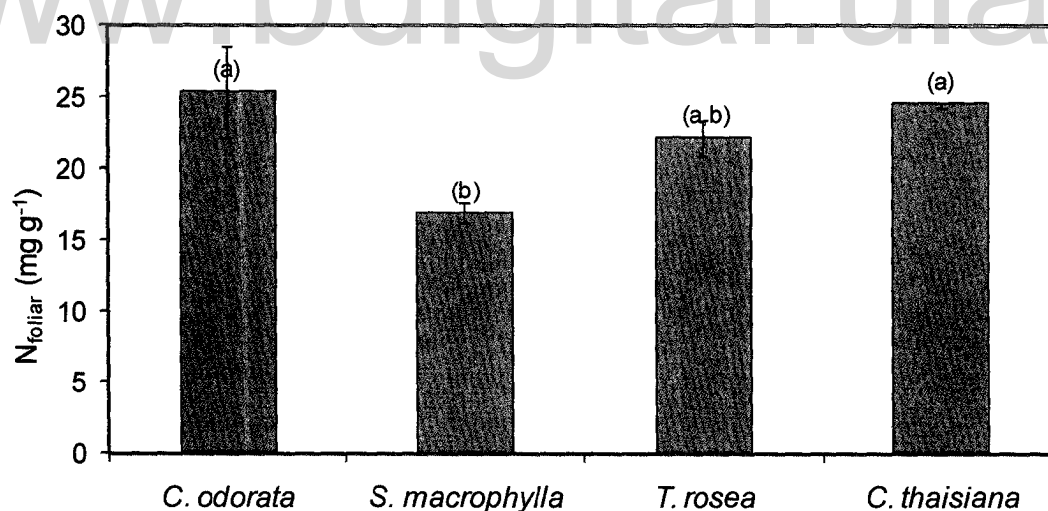
**Tabla 6. Coeficientes de correlación entre A y DFFF, A y Gs, Gs y DPV, A y J, en *C. odorata*, *S. macrophylla*, *T. rosea* y *C. thaisiana*.**

Especie	A vs DFFF	A vs Gs	Gs vs DPV	A vs $\Psi_L$	A vs J
<i>C. odorata</i>	0,30*	0,18	-0,16	-0,003	0,73*
<i>S. macrophylla</i>	0,27	0,12	-0,26	-0,27	0,89*
<i>T. rosea</i>	0,11	0,11	-0,01	-0,06	0,27
<i>C. thaisiana</i>	0,21	0,38*	-0,07	-0,51*	0,87*

El asterisco señala en donde esta correlación es significativa, el valor de  $\alpha=0,05$

### Contenido de nitrógeno foliar

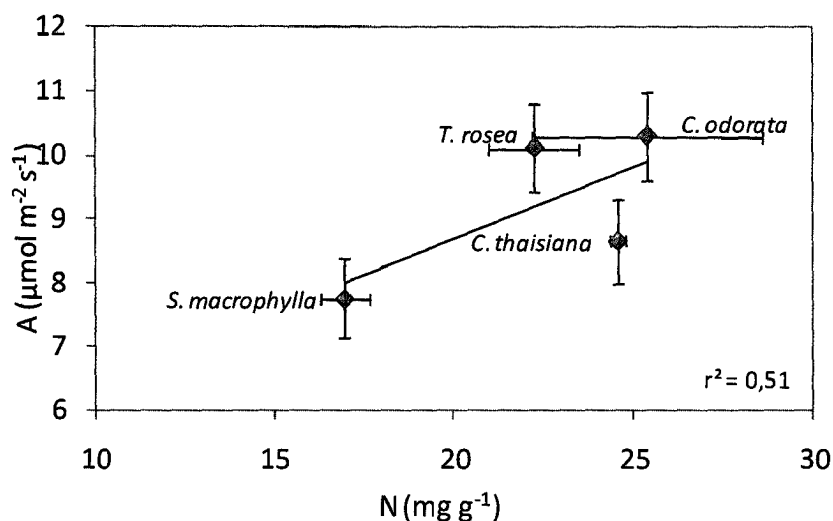
*C. odorata* es la especie en la que se encontraron los mayores contenidos de nitrógeno, mientras que *S. macrophylla* mostró los valores más bajos (figura 11). Existen diferencias significativas entre *S. macrophylla* y *C. odorata* y *C. thaisiana*.



**Figura 11. Contenido de nitrógeno foliar (N) de *C. odorata*, *S. macrophylla*, *T. rosea* y *C. thaisiana*.** Las barras representan el error estándar de la media. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

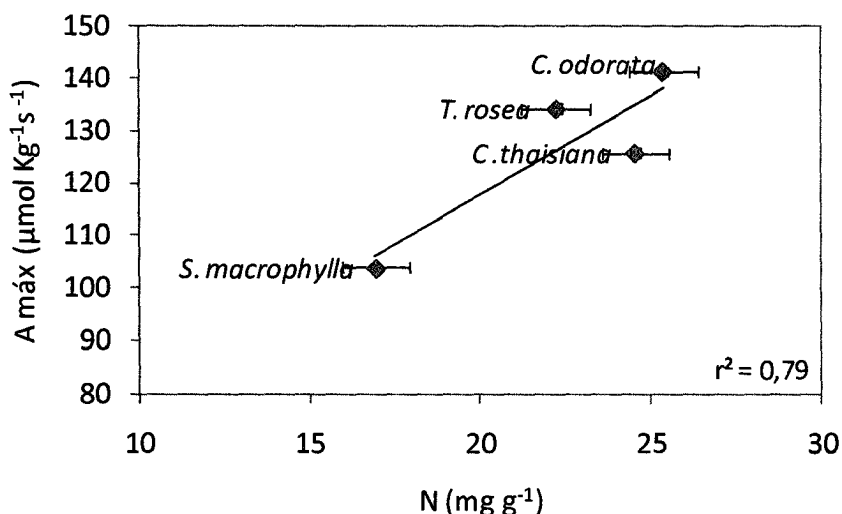
Al relacionar el contenido de N foliar con la tasas de A medidas ese mismo mes (figura 12) se observa que existe una correlación positiva entre ambas variables.





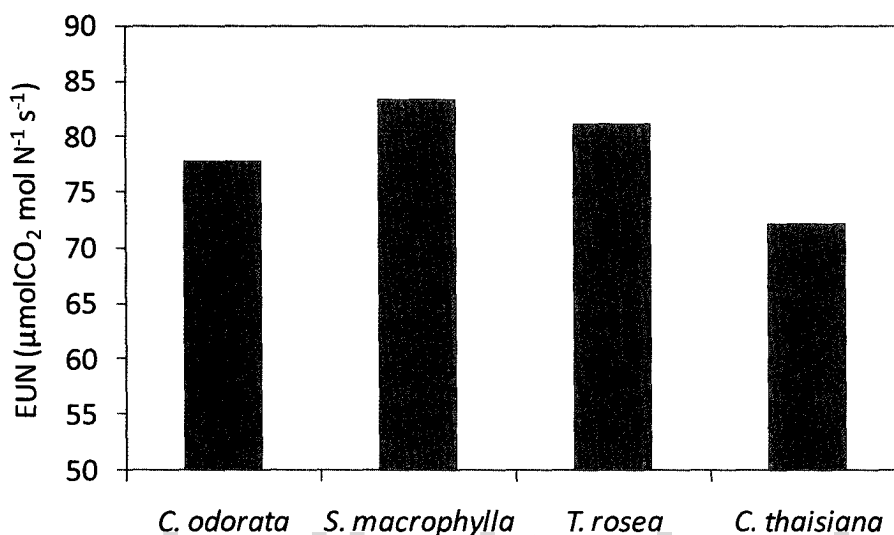
**Figura 12. Relación entre asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y contenido de nitrógeno foliar (N).** Las barras representan el error estándar de la media.

Al correlacionar las tasas de A máximas ( $A_{\text{máx}}$ ) de cada especie en relación al peso con el contenido de nitrógeno foliar, se tiene que el  $r^2$  es mucho más alto que el de la figura anterior. Es conveniente utilizar el  $A_{\text{máx}}$  debido a que con ella se asume que las demás variables (i.e. DFFF,  $G_s$ ) son más favorables que en el caso de A promedio.



**Figura 13. Relación entre asimilación máxima de CO<sub>2</sub> (A) y contenido de nitrógeno foliar (N).** Las barras representan el error estándar de la media.

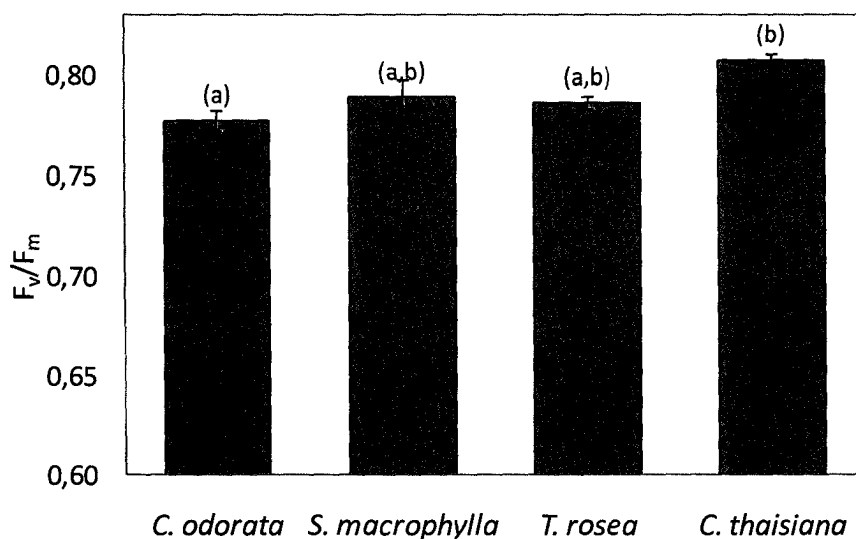
Calculando la eficiencia de uso de nitrógeno (EUN) (figura 13), en base a la  $A_{\text{máx}}$  se tiene que, en general, todas las especies muestran valores similares, siendo *S. macrophylla* la especie con la mayor eficiencia y *C. thaisiana* la especie menos eficiente.



**Figura 14. Eficiencia en el uso de nitrógeno (EUN) de *C. odorata*, *S. macrophylla*, *T. rosea* y *C. thaisiana*.**

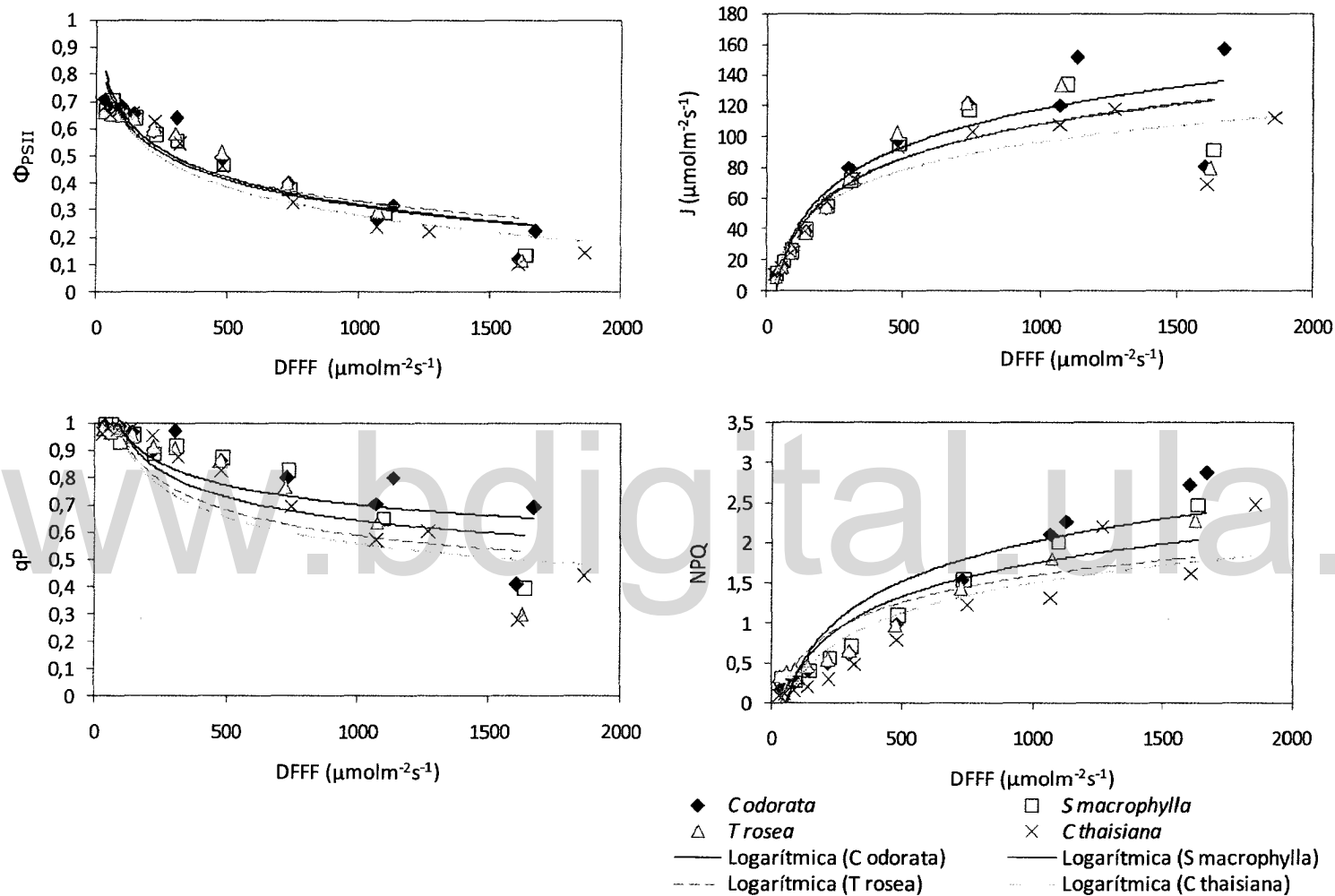
#### Fluorescencia de la clorofila *a*

La figura 14 presenta los valores de  $F_v/F_m$  medidos antes del amanecer. Este valor refleja la eficiencia cuántica potencial del PS II y se usa como indicador del rendimiento fotosintético de una planta, teniéndose como valor óptimo 0,83. Ninguno de los valores obtenidos hasta el momento alcanza dicho valor óptimo, sin embargo, se mantienen lo suficientemente elevados (por encima de 0,77) como para poder afirmar que ninguna de las especies experimenta fotoinhibición crónica. Sólo se encontraron diferencias significativas entre *C. thaisiana* y *C. odorata* ( $P=0,004$ ).



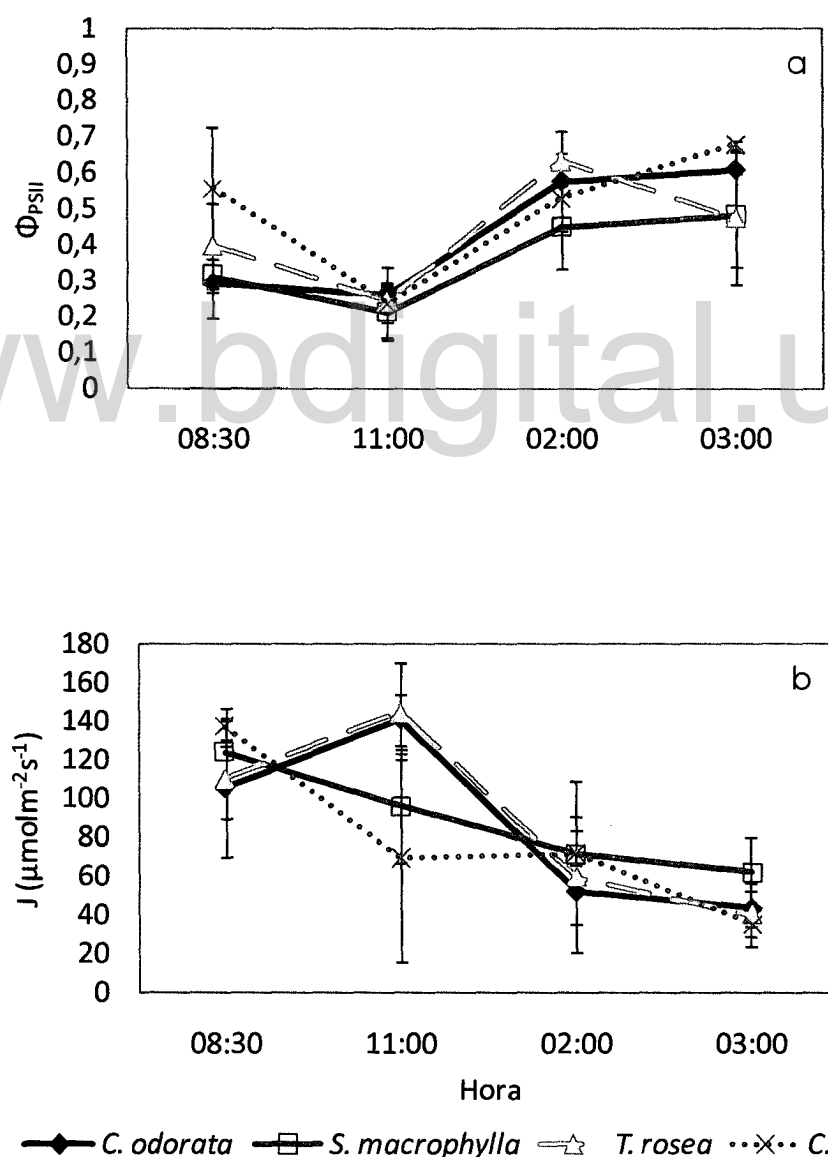
**Figura 15. Eficiencia cuántica máxima ( $F_v/F_m$ ) promedio medida en campo antes del amanecer.** Las barras corresponden al error estándar del promedio. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ )

La figura 15 muestra los resultados de las curvas de inducción de luz ( $n \geq 3$  por especie) en cuatro diferentes variables de la fluorescencia: rendimiento cuántico ( $\Phi_{PSII}$ ), transporte de electrones ( $J$ ), coeficiente de extinción fotoquímico ( $qP$ ) y coeficiente de extinción no fotoquímico ( $NPQ$ ). En cuanto a  $\Phi_{PSII}$ , no se observan diferencias entre las cuatro especies. Es en el  $NPQ$  en donde se separan las cuatro especies, siendo *C. odorata* la que exhibe los mayores valores de este parámetro, pudiendo esto ser indicativo de que sea esta la especie que posea mecanismos de disipación más eficientes que los del resto de las especies; también es esta la especie que exhibe un mayor  $J$  y que mantiene los mayores  $qP$ . Lo contrario ocurre con *C. thaisiana*.



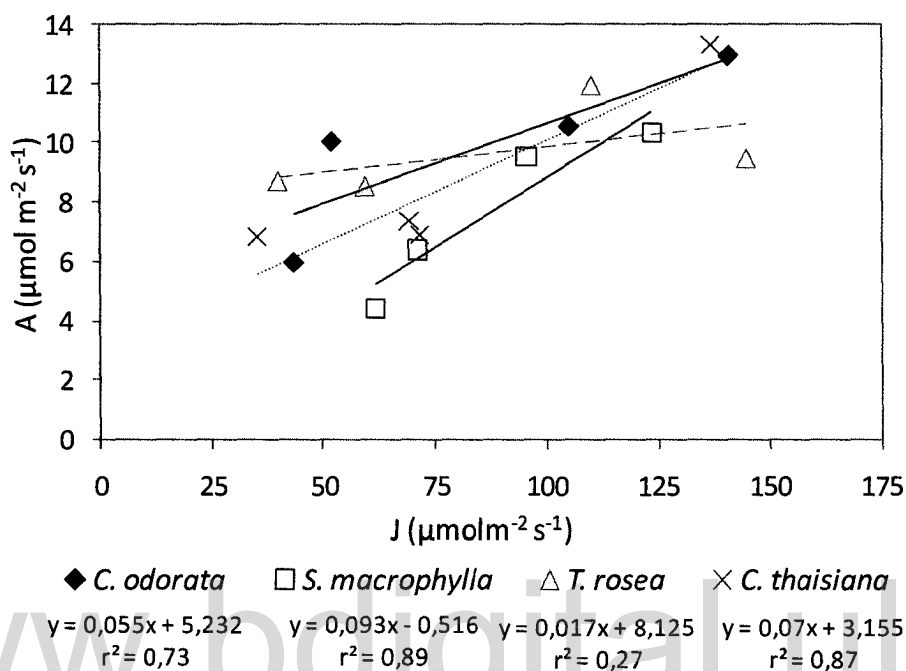
**Figura 16. Rendimiento cuántico ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ), Transporte de electrones ( $J$ ), Coeficiente de extinción fotoquímico ( $qP$ ) y coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ).**

Existe una tendencia de disminución del transporte de electrones ( $J$ ) en el transcurso del día. Sin embargo, en horas de mediodía, cuando la radiación es más elevada,  $J$  aumenta para *C. odorata* y *T. rosea* (figura 17a), sin embargo, estos electrones no son destinados para actividades fotoquímicas, como puede observarse en la figura 17b, es muy probable que se destinen a procesos de fotorrespiración y de disipación de energía en forma de calor. Luego, en horas de la tarde, cuando disminuye la radiación, el  $J$  sigue disminuyendo, mientras que  $\Phi_{PSII}$  se recupera.



**Figura 17. Rendimiento cuántico del PSII ( $\Phi_{PSII}$ ) (a) y tasas de transporte electrónico ( $J$ ) (b), medidos en campo en diferentes horas. Las barras corresponden al error estándar de la media.**

Existe una fuerte correlación positiva entre A y J (figura 18) para tres de las especies, a excepción de *T. rosea*, para las demás se observa que para cada molécula de CO<sub>2</sub> asimilado se transportan entre 8 y 10 electrones.



**Figura 18. Relación entre la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y tasa de transporte de electrones (J)**

La siguiente tabla (tabla 7) resume varios caracteres tanto morfológicos como fisiológicos de las cuatro especies. Los valores de A, Gs y E corresponden a los promedios de todas las mediciones realizadas. En cuanto a E, Gs y EUA no existen diferencias significativas entre las especies, en cuanto a A existen diferencias entre *C. odorata* y *S. macrophylla* ( $P=0,016$ ).

Los valores de A total y E total son promedios de los datos integrados de las mediciones realizadas entre las 8:30 y la 1:30. No se encontraron diferencias entre las especies para ninguna de estas variables.

**Tabla 7. Valores de A promedio ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), máxima ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y total, E promedio y total, Gs promedio ( $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), EUA promedio ( $\text{mol mol}^{-1}$ ) y AFE ( $\text{cm}^2\text{gr}^{-1}$ ) ( $\pm$  error estándar) de *C. odorata*, *S. macrophylla*, *T. rosea* y *C. thaisiana*.**

	<i>C. odorata</i>	<i>S. macrophylla</i>	<i>T. rosea</i>	<i>C. thaisiana</i>
A prom	$9,68 \pm 0,8\text{a}$	$7,59 \pm 0,81\text{b}$	$9,18 \pm 0,73\text{a,b}$	$8,9 \pm 0,93\text{a,b}$
A máxima	$11,34 \pm 0,73$	$9,89 \pm 0,53$	$10,61 \pm 0,89$	$11,31 \pm 1,08$
Gs prom	$285,13 \pm 18,91$	$258,54 \pm 31,56$	$286,03 \pm 12,56$	$318,24 \pm 29,15$
A total	$188,26 \pm 11,35$	$157,16 \pm 11,99$	$170,20 \pm 15,62$	$166,16 \pm 12,91$
E prom	$3,84 \pm 0,34$	$3,7 \pm 0,43$	$4 \pm 0,38$	$4,03 \pm 0,24$
E total	$71,52 \pm 3,70$	$72,96 \pm 4,07$	$73,84 \pm 4,52$	$77,15 \pm 6,58$
EUA prom	$3,05 \pm 0,53$	$2,42 \pm 0,6$	$2,67 \pm 0,37$	$2,54 \pm 0,24$
AFE	$124,63 \pm 6,08\text{ a,b}$	$104,95 \pm 5,45\text{ b}$	$126,54 \pm 5,95\text{ a}$	$111,18 \pm 6,19\text{ a,b}$

Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ )

www.bdigital.ula.ve

## Discusión.-

### Microclima

El factor hídrico no fue limitante en esta localidad, debido a la ocurrencia de precipitaciones distribuidas a lo largo de todo el año, con sólo un mes con precipitación promedio por debajo de los 100 mm. Las temperaturas diurnas fueron altas y muy constantes a lo largo del año, manteniéndose en valores cercanos a 35 °C, la cual es una temperatura superior a las reportadas en los estudios realizados en estas especies.

Los valores de radiación y de DPV medidos son muy similares a los encontrados por Jaimez et al. (2005), quienes reportan, también para la región del Sur del Lago de Maracaibo, radiaciones máximas promedio entre los 1500 y los 1700  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y valores máximos de DPV entre 3 y 4 KPa, que también tienen lugar alrededor de las 3 pm. De modo que las primeras horas de la tarde suele ser el período más estresante del día en esta zona.

### Potenciales hídricos

En cuanto a los potenciales hídricos se tiene que, en horas de mediodía se separan dos grupos que nada tienen que ver con la variación en el grado de caducifolia planteado al inicio de este estudio, sino que pareciera estar relacionado con un atributo filogenético. Por un lado se tienen las meliáceas, *C. odorata* y *S. macrophylla*, cuyos potenciales alcanzan los valores más bajos y en el otro grupo quedarían *T. rosea* y *C. thaisiana*, cuyos potenciales son significativamente superiores. Esto podría ser indicativo de una mayor tolerancia al déficit hídrico en las meliáceas en fase de establecimiento y un menor contenido relativo de agua en relación a las otras dos especies.

Borchert (1994) en su estudio de fenología y relaciones hídricas de especies arbóreas en Costa Rica, reporta potenciales de -2,5 y -2,4 MPa en *T. rosea* para hoja y tallo, respectivamente, y en *C. alliodora* -1,4 y -0,9 MPa, siendo estos resultados bastante similares a los  $\Psi_L$  promedio encontrados en este trabajo.

Este autor encuentra además que en *C. alliodora* y *T. rosea* la caída de hojas ocurre a principios de la época seca, de esta manera se reducen las pérdidas



por transpiración y ocurre una rehidratación del tallo, después de la cual comienza la floración. Durante el tiempo en el que se realizaron las mediciones, no se observó caída de hojas en ninguna de las especies, ya que, como se mencionó anteriormente no se observaron períodos considerables de déficit hídrico dentro de este estudio.

Cordeiro et al. (2009) encontraron, en un estudio realizado bajo condiciones de invernadero en el Amazonas Brasileiro, que en individuos juveniles de *S. macrophylla* los potenciales varían entre -1 y -1,5 MPa durante la época de lluvias, mientras que durante una simulación de sequía (20 días sin riego) estos potenciales alcanzan valores cercanos a -4 MPa, período en el cual ocurre un fuerte cierre estomático, disminuyendo significativamente las tasas de transpiración. Este resultado valida la idea de que las meliáceas podrían ser más tolerantes al déficit hídrico en la fase de establecimiento.

### Intercambio de gases

Las tasas de *A* reportadas en la literatura para algunas de estas especies son mayores que las encontradas en el presente trabajo lo cual podría ser atribuido a las altas temperaturas diurnas y al bajo contenido de nutrientes disponible en el suelo. López et al. (2001) reportan tasas máximas de *A* de 13,8; 14 y 9,9  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en plántulas de *C. odorata*, *C. alliodora* y *T. rosea*, respectivamente, bajo temperaturas promedio de 21,3 °C y precipitaciones de 2470 mm. Hiremath (2000) por su parte consigue tasas de 10,1  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para *C. odorata* y 12,1  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para *C. alliodora* en individuos adultos en la estación biológica "La Selva", en Costa Rica (25,8 °C y 4000 mm). Nuestros valores se asemejan más a los encontrados por esta autora que a los encontrados por López et al. (2001). Sin embargo, cabe mencionar que ambos estudios fueron realizados bajo condiciones de temperatura y precipitación muy diferentes a los promedios de la región cercana a la población del Vigía, al Sur del lago de Maracaibo.

Delagrange et al. (2007) encontraron tasas de *A* en *C. odorata* de 11,9  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en árboles de un año y de 13,5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en árboles de tres años, mientras que para *T. rosea* midieron tasas de 13,8 y 14,2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , también

en árboles de uno y tres años. Este trabajo se realizó en Panamá, en una plantación experimental, a una temperatura promedio anual de 25 °C y 2350 mm de precipitación.

García-Núñez (2003) encuentra valores de  $A_{\text{máx}}$  entre 6,2 y 11,2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en dos especies de árboles siempreverdes de sabana en los llanos venezolanos. Este autor además recopila en su trabajo datos de tasas de  $A_{\text{máx}}$  obtenidos por distintos autores en campo o en laboratorio en especies de árboles de sabana, tanto de zonas tropicales como de zonas templadas, los valores varían entre 3,8 y 17,7  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , y tomando en consideración sólo los datos correspondientes a trabajos realizados en América del Sur, los datos varían entre 6,5 y 12,9  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Hogan et al. (1995) por su parte, reportan tasas de  $A$  entre 8,6 y 14,5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en individuos adultos de seis especies forestales en un bosque tropical semi caducifolio adyacente a la ciudad de Panamá.

Los valores de  $A$  medidos en el presente estudio entran dentro de los intervalos reportados en la literatura para especies leñosas en zonas tropicales, sin embargo, cabe mencionar que los valores referidos corresponden mayormente a especies en bosque natural y sin fertilización, no siendo el caso de las especies sembradas en "la Judibana". Podría pensarse entonces que efectivamente sí existe una limitación para la fotosíntesis en estas especies, que si bien no es una limitación severa, reduce las tasas de  $A$  que podrían esperarse debido a las fertilizaciones que se hicieron durante la realización de este estudio.

Las temperaturas diurnas en esta localidad pueden superar con frecuencia 35°C, temperatura, que podría estar muy por encima de los óptimos de todas las especies. Cheng-Jun et al. (2003) encontraron que la tasa de fotosíntesis en *S. macrophylla* disminuye a temperaturas por debajo de los 25°C y por encima de los 31°C, debido, en ambas situaciones, a una disminución en la eficiencia de carboxilación. Por encima de los 31°C la disminución de la eficiencia de carboxilación se debe concretamente a un incremento en la respiración. López et al. (2001) encuentran que la tasa fotosintética de *T. rosea* disminuye considerablemente bajo condiciones de temperatura superiores a los 25 °C.

Días y Marengo (2007) encontraron que al aumentar la temperatura de 32 a 38 °C ocurre una fuerte disminución en las tasas de A de las dos especies, en *S. macrophylla* esta disminución llega hasta el 50%, mientras que para *M. guianensis* no supera el 18%. Este aumento de temperatura también produjo disminuciones en las conductancias estomáticas de ambas especies, obteniéndose en *S. macrophylla* los cierres estomáticos más fuertes.

Estos resultados y los de otros autores podrían validar entonces el planteamiento de que las temperaturas diurnas a la cual están sometidas estas especies en la localidad de "el Vigía" pueden estar afectando negativamente sus capacidades fotosintéticas. Además existe una tendencia entre los aumentos progresivos de la temperatura diurna y las disminuciones paulatinas de las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> (figuras 5 y 7).

Las bajas correlaciones entre las variables DFFF, A, Gs y  $\Psi_L$ , pueden deberse a que la fotosíntesis en estas especies puede estar limitada, tanto por las altas temperaturas diurnas como por las altas radiaciones y el bajo contenido de nutrientes en el suelo. Los valores de radiación a las cuales se realizan las mediciones están muy por encima del valor de saturación de todas las especies, que suelen encontrarse por debajo de los 1000  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , de modo que para obtener una buena correlación se requieren datos a bajas radiaciones. Por otro lado, la predominancia de texturas gruesas en el suelo (arenas) hace que, a pesar de que se realicen fertilizaciones, los nutrientes se laven fácilmente.

Sin embargo, a pesar de que la textura de los suelos es arenosa, no hubo limitaciones hídricas durante el tiempo de mediciones, por lo cual tanto las tasas de E como las Gs se mantienen estables a lo largo del día. Esto podría estar indicando además que la distribución radicular de las especies alcanza profundidades en el suelo que permite la toma de agua sin limitaciones, en especial en horas del mediodía. Delagrè et al. (2007) encontraron tasas de E 4,8 y 3,8  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en *C. odorata* y 6,4 y 6,2  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en *T. rosea*. Cordeiro et al. (2009) por su parte, reportan tasas de transpiración ente 2 y 10  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en *S. macrophylla* durante la época de lluvias, mientras que para la época

de sequía las tasas se mantienen en valores menores a los  $2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , debido a una fuerte disminución en  $G_s$ . Estas tasas son más elevadas que las medidas en "la Judibana", probablemente debido a que, a pesar de que las temperaturas de aire en esta localidad son altas, las HR permanecen en valores tales que las demandas evaporativas no fueron tan elevadas.

López et al. (2001) consiguen una buena correlación entre  $A$  con DFFF y  $G_s$  en todas las especies. En cuanto a EUA encuentran que *T. rosea* presenta los mayores valores de esta variable, debido a un cierre estomático que tiene lugar a horas de mediodía. En las especies estudiadas, esta disminución no ocurrió (figura 7); sino que las  $G_s$  se mantienen incluso en horas de la tarde, cuando los DPV son más altos. Sin embargo, el mantenimiento de las  $G_s$  durante las horas de mayor demanda evaporativa tiene como consecuencia el aumento de las tasas de  $E$ , que a su vez repercute en las EUA, que disminuyen tanto por el aumento en las tasas de  $E$  como por la disminución de las tasas de  $A$ . Tales disminuciones no tienen que ver entonces con limitaciones estomáticas sino que más pueden estar relacionadas con limitaciones de la capacidad fotosintética por las altas temperaturas.

La EUA instantánea, que resulta de la relación entre  $A$  y  $E$ , aumenta cuando ocurre un cierre estomático debido a que se reducen las tasas de  $E$ , de igual manera, es mayor cuando las tasas de  $A$  son más altas. *C. odorata* fue la especie con los mayores valores de esta variable debido a que sus tasas de  $A$  son mayores que las de las demás especies, las tasas de  $E$ , por su parte, son similares entre todas ellas. Este hecho que sugiere que los valores de  $A$  en *C. odorata* son compensados por un menor gasto transpiratorio, lo cual significa el consumo de una menor cantidad de agua para la producción de biomasa, esto sugiere que podría alcanzar mayores tasas de crecimiento relativo en relación a las demás especies (López et al, 2001). La EUA es una variable importante en la toma de decisiones sobre las especies a escoger para una determinada localidad, debido a que permite deducir la demanda hídrica en relación a las tasas de  $A$ ; una especie con mayores EUA es más tolerante a un eventual período de déficit hídrico en comparación con otra con menores valores de esta variable y esto resulta beneficioso durante estos períodos y más

aún si se establecen en suelos con baja capacidad de retención de humedad.

### *Nitrógeno foliar*

La capacidad fotosintética de las hojas depende de las características y de las cantidades en las que se encuentren los componentes de la maquinaria fotosintética. Los procesos bioquímicos y fotobiológicos de la fotosíntesis se llevan a cabo a través de compuestos nitrogenados; tales compuestos incluyen a la clorofila, proteínas transportadoras de electrones y enzimas sintetizadoras de ATP, y la más importante, que es la base fisiológica de la relación A-N, es la cantidad de Rubisco. La producción de todos estos compuestos depende de la disponibilidad de nutrientes, en especial N (Field y Mooney, 1986; Reich et al, 1998; Lawlor, 2002; Mohotti y Lawlor, 2002; Wright et al, 2004; Lüttge, 2008)).

El contenido de N foliar está relacionado con la capacidad fotosintética de la planta: altos contenidos de nitrógeno están asociados con altas tasas de A (Poorter y Evans, 1998; Wright et al, 2004; Rada et al, 2009). Los resultados de este trabajo concuerdan con esta relación. *S. macrophylla* es la especie con las menores tasas de A, que se corresponden con sus bajos contenidos de N, y esto puede indicar que su capacidad fotosintética esté limitada por un aporte insuficiente de este elemento.

Hiremath (2000) reporta porcentajes de N foliar de 3,7 para *C. odorata* y 4,1 para *C. alliadora*. Hiremath et al. (2002) reportan para *C. odorata* porcentajes de 2,8 y 2,3, y 3,3 y 2,6 para *C. alliadora*, en árboles de cuatro y cinco años, respectivamente. Nuestros resultados (figura 11), expresados porcentualmente (*C. odorata*: 2,54 y *C. thaisiana*: 2,5) son similares a los obtenidos en el trabajo del 2002, de modo que podría decirse que para *C. odorata* y *C. thaisiana* no existen limitaciones de N, contrario a lo que ocurre con *S. macropohylla*.

Desde la siembra de los árboles y durante el desarrollo del estudio, se realizaron tres fertilizaciones, sin embargo, debido las condiciones texturales del suelo, estos nutrientes son lixiviados. Según Vera et al (2000) la predominancia de

texturas gruesas confiere al suelo una alta permeabilidad y una baja retención de humedad y nutrientes. De modo que es probable que se requiera el aporte de mayor cantidad de nutrientes, en especial N, para alcanzar mayores tasas de A en estas especies. En la tabla 1 se observa que las concentraciones de nutrientes en la plantación, sobre todo N y P son muy bajas. La estrategia de incluir el bucare, *E. popeppigiana*, como árbol que aportara N por la caída de sus hojas resulta apropiado, sin embargo, se requieren estudios que estimen las cantidades de N requeridas por estas especies.

La EUN es una variable importante que relaciona el funcionamiento del aparato fotosintético con la nutrición mineral (Lüttge, 2008). Hiremath (2000) encuentra EUN cercanas a  $70 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol N}^{-1} \text{ s}^{-1}$  en *C. odorata* y cercanas a 50 en *C. alliodora*. En este trabajo se encontró la misma tendencia (*Cedrela* > *Cordia*) pero los valores son mayores a los reportados por esta autora. Por otra parte, esta autora confirma la hipótesis que ella misma propone al inicio de su estudio, en la cual plantea que las especies con hojas de menor duración mostrarían mayor EUN, ya que estas especies suelen tener mayores tasas de A de  $\text{CO}_2$  que las especies con hojas de mayor duración. Sin embargo, en este trabajo no se encontró esa tendencia. La explicación a ello puede estar en que, como ella misma plantea, un árbol puede ser siempreverde y aún así, tener hojas de corta vida y esto es muy frecuente en regiones tropicales. Las hojas de *C. odorata* duran aproximadamente 50 días mientras que en *C. alliodora* duran el doble (99 días). De igual manera, un árbol puede ser caducifolio sin que haya pérdida de la totalidad de su follaje, de modo que el término "caducifolia" es relativo y es difícil hacer generalizaciones en base a ello, y mucho más cuando el grado de esa caducifolia depende de las condiciones climáticas del área (caducifolia facultativa) (Hiremath, 2000).

### *Área foliar específica (AFE)*

El AFE es una medida que expresa el área foliar desplegada por unidad de masa seca y es un parámetro variable debido a que tanto el área como el peso, responden a factores ambientales (Fitter y Hay, 1981). Altos AFE favorecen la captura de luz en ambientes con bajas radiaciones, mientras que

bajas AFE aumentan la longevidad y es un mecanismo de defensa en contra de radiación excesiva (Lambers et al., 2000).

Altos valores de AFE están además positivamente correlacionados con la A y el contenido de N foliar (Wright et al., 2004). Esto concuerda con los resultados, obtenidos, teniéndose que *C. odorata* y *T. rosea*, son las especies con las mayores AFE y las mayores tasas de A promedio; *C. odorata* es además la especie con el mayor contenido de N foliar. Las bajas tasas de A en especies con bajas AFE pueden deberse a varios factores, entre ellos, que las rutas de difusión del CO<sub>2</sub> desde los estomas a los cloroplastos son más largas que en especies con mayores áreas foliares (Poorter y Evans, 1998; Wright et al., 2004).

Reich et al. (1998) encontraron que las especies caducifolias exhiben mayores AFE que las especies siempreverdes. Esto de cierta manera coincide con nuestros resultados, ya que, si bien las cuatro especies son caducifolias, existen entre ellas diferentes grados de caducifolia, pudiendo las facultativas comportarse como siempreverdes, dependiendo de las condiciones ambientales. Las AFE de las especies facultativas son menores que las de las especies estrictas.

### *Fluorescencia de la clorofila a*

A pesar de las altas radiaciones y las altas temperaturas, los valores de  $F_v/F_m$ , por encima de 0,77, indican que no existe fotoinhibición crónica en ninguna de las cuatro especies, de modo que los mecanismos de fotoprotección son eficientes y suficientes bajo estas condiciones. Sin embargo, el hecho de que estos promedios no superen el valor de 0,80 podría indicar que efectivamente las especies están sometidas a algún tipo de estrés, estrés que, como se mencionó anteriormente, no se atribuye al factor hídrico, sino probablemente a un proceso de fotoinhibición *dinámica* ocasionada por las altas radiaciones (alrededor de los 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que ocurren entre las 11 y la 1:30 pm (figura 5). En la figura 16 se evidencia la caída abrupta en las tasas de J y en el qP bajo estas radiaciones, confirmando así este supuesto. Este proceso también puede estar explicando, junto a las altas temperaturas y al factor nutricional,

discutidos en los párrafos anteriores, que las tasas de A sean más bajas que las reportadas en la literatura.

López et al. (2001) encuentran que a radiaciones por encima de los  $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , A disminuye en *T. rosea*. La curva de J en esta especie (figura 16) muestra que por encima de los  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  el transporte electrónico es máximo, pero estos electrones no se destinan a la actividad fotoquímica, lo cual se evidencia en la baja correlación entre J y A en esta especie (figura 18). Estos electrones pueden ser destinados a procesos de fotorrespiración, la cual es una reacción que constituye un gasto energético, debido a que se consumen ATP y RuBP, pero que, justamente gracias a este gasto energético, puede resultar un sumidero de energía que de otra forma podría llegar a causar fotoinhibición debido a la sobre reducción de los componentes de la cadena transportadora de electrones. Por otro lado, los metabolitos generados en este proceso pueden ser utilizados en otras rutas metabólicas para la generación de productos que pueden ser útiles para la planta. La eficiencia del proceso de fotorrespiración aumenta con la temperatura debido a que, por una parte, la afinidad de la Rubisco por el oxígeno se incrementa, y por otra parte, disminuye la solubilidad del  $\text{CO}_2$  con respecto a la del oxígeno (Wingler et al., 2000; Taiz y Zeiger, 2006).

En cuanto a las demás especies, se observó una buena correlación entre las variables A y J (figura 18), teniéndose que, en promedio, se requiere un J de  $9,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  por  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$  asimilado. Teóricamente la relación que debe existir es 8 electrones, que son necesarios para reducir 2 NADP a NADPH y producir 3 ATP, los cuales son necesarios para asimilar una molécula de  $\text{CO}_2$  (Taiz y Zeiger, 2008; Lüttge, 2008). De modo que con las tasas de J obtenidas se tiene una buena aproximación de las tasas de A para tres de las especies.

Según Demmig-Adams y Adams (2006) las especies siempreverdes, de crecimiento lento y bajas capacidades intrínsecas para la fotosíntesis tienen mayores capacidades de disipación de energía facilitado por la zeaxantina. Esto se debe a que las especies de crecimiento rápido, por tener mayores capacidades intrínsecas de fotosíntesis, utilizan una mayor fracción de la



radiación total. Los resultados de las curvas de luz parecen indicar que *C. odorata*, caducifolia estricta, es la especie capaz de disipar mayores cantidades de energía por esta vía, y adicionalmente, es de crecimiento rápido y las tasas de fotosíntesis más altas en relación al resto de las especies. De modo que nuestros resultados no concuerdan con lo descrito por estos autores.

*C. odorata* y *S. macrophylla* son las especies cuyos potenciales llegan a ser más negativos y cuyos NPQ son más altos. Esto podría deberse a que, al existir cierto estrés hídrico, los mecanismos de fotoprotección se activan por la saturación de la capacidad fotoquímica. Sin embargo, en estas especies también mantienen altas las tasas de  $J$ , de modo que pareciera que estos electrones que son consumidos por otros sumideros tales como los procesos que ocurren en las mitocondrias (Lawlor y Tezara, 2009).

Días y Marengo (2006) estudiaron el efecto de diferentes períodos de irradiación ( $1800\text{--}2000\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ) sobre los parámetros de fluorescencia ( $F_0$ ,  $F_m$  y  $F_v/F_m$ ) en hojas adaptadas a la oscuridad de las especies *Swietenia macrophylla* y *Minquarta guianensis*. Encontraron que *M. guianensis* es más sensible que *S. macrophylla*, lo cual deducen por variaciones más evidentes en los valores de  $F_0$  y  $F_m$  y, por otro lado, que el período de 120 minutos de irradiación es suficiente para inducir fotoinhibición crónica en ambas especies, debido a disminuciones considerables en  $F_v/F_m$ . Las radiaciones medidas en "La Judibana" durante la realización de esta investigación excedieron en pocas ocasiones los  $1500\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ , de modo que las radiaciones a las cuales están sometidas están por encima del valor de saturación (figura 5) y no llegan a inducir fotoinhibición crónica en estas especies.

Analizando cada especie individualmente, *C. odorata* es la que presenta las mayores tasas de asimilación, los mayores contenidos de nitrógeno foliar, altas AFE y altas EUA. Todos estos son caracteres descritos como mecanismo de especies caducifolias o, para ser más precisos, especies con hojas de corta vida. El recambio continuo de hojas constituye una respuesta rápida a

condiciones cambiantes de suelo y clima (Lambers et al. 2000) y esto, aunado a su tolerancia relativa al déficit hídrico, puede convertirla en la especie que mejor se adapta a las condiciones de la "Judibana".

*S. macrophylla* es la especie con las menores tasas de A y con las tasas de crecimiento más bajas, tanto en diámetro como en altura (Anexo 1). Sus bajas tasas de A con respecto al resto de las especies pueden explicarse por sus menores contenidos de N foliar. Junto con *C. odorata*, es la especie que alcanza los potenciales más bajos, lo cual las hace más tolerantes que *T. rosea* y *C. thaisiana*, y esto pareciera ser entonces un atributo de las meliáceas.

En *T. rosea* también se observan atributos similares a los de *C. odorata*, específicamente, altas A y AFE. En esta especie pareciera existir un mayor control estomático con respecto a las demás especies (figuras 7 y 9), y sus potenciales no llegan a ser muy bajos, de modo que esta podría ser una especie menos tolerante al déficit hídrico, lo cual concuerda con su autoecología (Tabla 2) ya que es una especie que suele crecer en suelos con alta retención de humedad.

Es poco lo que se conoce de la fisiología de *C. thaisiana*, la mayor parte de los estudios han sido dirigidos a *C. alliodora*, que tiene una distribución geográfica mucho más amplia. En *C. thaisiana*, a pesar de que al inicio se midieron las tasas de A más bajas, es la que mostró las mayores tasas de crecimiento (Anexo 1), estos datos muestran una tendencia  $C. thaisiana > C. odorata > T. rosea > S. macrophylla$ , y se observa que existe una clara diferenciación entre las dos primeras y las dos últimas. *C. thaisiana* también es la especie con el mayor IAF (tabla 4), lo cual indica que si bien las tasas de A medidas en cada hoja no son tan elevadas, su número de hojas, que es mayor que en las demás especies, le proporciona una mayor superficie de asimilación, de modo que, la A de un individuo, en su totalidad, resulta mucho mayor que la del resto de las especies. De esta manera se puede explicar que las tasas de crecimiento, tanto en diámetro como en altura, sean mayores que las de las demás especies. Por otro lado, el hecho de tener una copa más densa hace que el

sombreamiento entre hojas sea mayor, lo cual puede estar asociado con disminuciones en las tasas de asimilación.

### *Manejo agronómico.-*

A pesar de que el abordaje de aspectos relacionados al manejo de las especies no fue un objetivo en este trabajo, cabe mencionar que todas las especies mostraron requerimientos agronómicos muy distintos, y este es un aspecto fundamental a considerar paralelamente a la fisiología de cada una de ellas. En el caso de *C. odorata*, *S. macrophylla* y *T. rosea* el ataque frecuente de insectos llegaron a reducir en gran medida el rendimiento de estas especies por la pérdida de hojas. En el caso particular de las meliáceas, los ataques de *Hypsiphylia grandela* ocasionaron daños importantes en el árbol por la pérdida de buena parte de su estructura, ya que la larva de este insecto es un barrenador que se desplaza desde el meristema apical a través del vástago. Ciertamente en este trabajo no se tomaron mediciones en los árboles atacados por el insecto, pero es importante mencionarlo debido a que es, muy probablemente, el principal factor desfavorable que deben enfrentar estas especies y que afecta seriamente el crecimiento y eventualmente, la sobrevivencia de las mismas. Dünisch et al. (2000), en sus determinaciones de biomasa en *S macrophylla* encuentran un desajuste entre los valores medidos y calculados, debido a un ataque severo de este insecto, haciendo que los valores reales sean casi un tercio más bajo que los calculados. En el caso de *C. odorata*, los autores no reportan haber tenido ataques y encuentran para esta especie un ajuste casi perfecto entre los valores medidos y los calculados. Sin embargo, en nuestro caso, *C. odorata* fue justamente la especie más afectada por *H. grandela*.

### Consideraciones finales

Los resultados de este trabajo indican que todas las especies sobreviven a las condiciones edafoclimáticas particulares del área. A pesar de tratarse de especies de familias distintas, sus mecanismos son similares en las fases de establecimiento.

En relación a las hipótesis planteadas para este trabajo se tiene que:

- No se encontró que el control estomático fuese más estricto en especies caducifolias estrictas o facultativas, en la etapa de establecimiento. Sin embargo, *C. odorata* mantuvo EUA un poco mayores que el resto de las especies. En suelos arenosos esta característica resulta beneficioso en momentos de déficit hídrico.
- Las especies caducifolias estrictas, y específicamente *C. odorata*, tienen una mayor tasa de transporte de electrones y esto se ve reflejado en mayores tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>.
- En las especies caducifolias estrictas no se encontraron mecanismos de disipación de energía en forma de calor (NPQ) más eficientes que los de las especies caducifolias facultativas.

De las cuatro especies consideradas en este estudio *C. odorata* y *C. thaisiana* podrían ser las más recomendadas para el establecimiento de sistemas agroforestales con especies maderables en la región, gracias a tasas de asimilación que conllevan a un crecimiento rápido y que se mantienen a pesar del bajo contenido de nutrientes en el suelo. Ambas especies difieren en su manejo, por lo cual, además de de sus respuestas fisiológicas, deben tomarse en cuenta las prácticas agronómicas requeridas por cada una de ellas.

## Referencias.

Adir N., H. Zer, S. Shochat, I. Ohad. 2003. Photoinhibition: a historical perspective. *Photosynth Res* 76: 343–370.

Agostini, G. 1973. A new venezuelan species of *Cordia* Sect. *Gerascanthus* (Boraginaceae). *Brittonia* 25: 174–176.

Alves, P.L., A.C. Magalhães, P. Roxo Barja. 2002. The phenomenon of Photoinhibition of Photosynthesis and Its importance in Reforestation. *The Botanical Review* 68 (2): 193–208.

Araque O., C. Azocar, R.E. Jaimez, W. Espinoza, W. Tezara. 2009. Anatomía foliar, intercambio de gases y crecimiento de cuatro especies forestales en fase de establecimiento. *Interciencia* (en prensa)

Bauer, G.P., J.K. Francis. 1998. *Swietenia macrophylla* King. Honduras mahogany, caoba. SO-ITF-SM-81. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 7 p.

Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75(5): 1437–1449.

Brown, N., S. Jennings, T. Clements. 2003. The ecology, silviculture and biogeography of mahogany (*Swietenia macrophylla*): a critical review of the evidence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6 (1,2): 37–49.

Cheng-Jun, Z., C.H. B. de A. Prado, Z. Yuang-Gang, G. Jia-Qiu, C.C. Ronquim, L. Lopes Ferreira. 2003. Effect of overnight temperatura on leaf photosynthesis in seedlings of *Swietenia macrophylla* King. *Journal of Foretry Research* 14(2): 130–134

Codeiro, Y.E.M., H.A. Pinheiro, B.G. dos Santos Filho, S.S. Corrêa, J.R.R. e Silva, M.B. Dias-Filho. 2009. Physiological and morphological responses of young mahogany (*Swietenia macrophylla*) plants to drought. *Forest Ecology and Management* 258: 1449–1455.

Cole, T.G., J.J. Ewel. 2006. Allometric equations for four valuable tropical tree species. *Forest Ecology and Management* 229: 351–360.

Delagrange, S., C. Potvin, C. Messier, L. Coll. 2007. Linking multiple-level tree traits with biomass accumulation in native tree species used for reforestation in Panama. *Trees* 22 (3): 337–349

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

Días, D.P., R.A. Marengo. 2006. Photoinhibition of photosynthesis in *Mimosa pudica* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. *Photosynthetica* 44 (2): 235-240.

Dunisch, O., J. Bauch, L. Gasparotto, E. Neves, C. Azevedo, R. Morais. 2000. Exogenous influences on the growth dynamics of high quality timber species from the Amazon. German-Brazilian workshop on Neotropical ecosystems-achievements and prospects of cooperative research. Session 5: recuperation of degraded areas. Hamburg.

Ewel, J.J., A. Madriz. 1968. Zonas de Vida de Venezuela. Memorias Explicativas sobre el Mapa Ecológico. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Ed. Caracas.

Fiel C., H. Mooney. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En: TJ Givnish (Ed) On the economy of plant form and function. Cambridge University Press. Pp: 25-56.

Fitter, A.H., R.K.M. Hay. 1981. Environmental Physiology of Plants. Academia Press Inc. New York. 355 p.

Fournier, L.A. 1981. Importancia de los sistemas agroforestales en Costa Rica. *Agronom. Costarr.* 5(1/2): 141-147.

Forestry Compendium. 1998. *Cedrela odorata* L. [Consultado el: 9-11-2007]. Disponible en: <http://www.cabicompendium.org>

Forestry Compendium. 2000a. *Swietenia macrophylla* King. [Consultado el: 9-11-2007]. Disponible en: <http://www.cabicompendium.org>

Forestry Compendium. 2000b. *Tabebuia rosea* (Bertol.) DC. [Consultado el: 9-11-2007]. Disponible en: <http://www.cabicompendium.org>

Fournier, L.A. 1981. Importancia de los Sistemas agroforestales en Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 5 (1/2): 141-147.

Franco, W. 1978. Fenología de especies forestales en Caparo. Trabajo de ascenso. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 45 p.

García-Núñez, C. 2003. Aspectos ecofisiológicos del establecimiento de dos especies de árboles siempreverdes de las Sabanas Estacionales. Tesis doctoral. Universidad de los Andes. Mérida. 201 p.

Gyimah, R., T. Nakao, M. Zaw oo. 2003. Effects of light intensity and nutrient on growth and electron transport rate of tropical tree seedlings (*Bombax buonopozense*, *Khaya ivorensis* and *Cedrela odorata*) found in Ghana. Bulletin of the Faculty of Agriculture, Miyazaki University 49 (1-2): 69-78.

Hiremath, A.J. 2000. Photosynthetic nutrient-use efficiency in three fast-growing tropical trees with differing leaf longevities. *Tree Physiology* (20): 937-944.

Hiremath, A.J., J.J. Ewel y T.G. Cole. 2002. Nutrient Use Efficiency in three Fast-Growing Tropical Trees. *Forest Science* 48(4): 662-672.

Hogan, K.P., A.P. Smith, M. Samaniego. 1995. Gas Exchange in Six Tropical Semi Deciduous Forest Canopy Tree Species during the Wet and Dry Seasons. *Biotropica* 27 (3): 324-333.

Instituto Geográfico de Venezuela Simón Bolívar. 2007. Mapa Físico por estado (Mérida). [Consultado el: 7-01-2009]. Disponible en: <http://www.igvsb.gov.ve/site2007/images/MERIDA.jpg>

Jaimez R., F. Rada C. García-Núñez, A. Azócar. 2005. Leaf gas exchange of plantain cv. Hartón (*Musa AAB*) under different soil water deficit conditions in a humid tropical region. *Scientia Horticulturae* 104(1): 79-89

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

Kijewski J., J. Colina, P. Steegmayer, A. Madero, Z. Bojanowski. 1981. Estudio de suelos semidetallado. Sector río Mucujepe- río Escalante. Zona Sur del Lago de Maracaibo. Serie Informes técnicos. Ministerio del Ambiente y de Los Recursos Naturales Renovables. División de Información e Investigación del Ambiente. Maracaibo. Estado Zulia Venezuela 373 p.

Lambers, H., F.S. Chapin III, T.L. Pons. 2000. Plant Physiological Ecology. Springer. New York. 540 p.

Lawlor, D.W. 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of Experimental Botany* 53(370): 773-787.

Lawlor, D., W. Tezara . 2009 Cause of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany* 103: 561-579.

León, W. 2004. Anatomía de la madera de ocho especies útiles en la carpintería y ebanistería. *Revista Forestal Venezolana* 48(1): 51-61.

López, J.C., N.M. Riaño, Y. López. 2001. Características fotosintéticas de cinco especies forestales. Simposio Internacional Medición y monitoreo de la captura de carbono en ecosistemas forestales. Valdivia, Chile.

Lüttge, U. 2008. Physiological ecology of Tropical Plants. Second Edition. Springer. Darmstadt. 458 p.

Maxwell, K., G.N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51:659-668.

Ministerio de Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, SEFORVEN. 1991. Cartilla nº 2 Autoecología de la Especie Apamate. Caracas

Ministerio de Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, SEFORVEN. 1991. Cartilla nº 2 Autoecología de la Especie Caoba. Caracas

Ministerio de Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, SEFORVEN. 1991. Cartilla nº 2 Autoecología de la Especie Cedro. Caracas

Mohotti, A.J., D.W. Lawlor. 2002. Diurnal Variation of photosynthesis and photoinhibition in tea: effects of irradiance and nitrogen supply during growth in the field. *Journal of Experimental Botany* 53 (367): 313-322.

Nilsen E., D. Orcutt. 1996. Physiology of plant under stress: Abiotic factors. Jon Wiley and Sons, INC. 689 p.

Osmond, C.B. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. En: N.R. Baker y J.R. Bowyer (Eds). Photoinhibition of Photosynthesis. From molecular mechanism to the field. Bios Scientific Publishers Limited. Oxford. Pp 1-24.

Pearcy, R.W., J.R. Ehleringer, H.A. Money, P.W. Rundell. 1989. Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation. Chapman and Hall. New York. 457 p.

Plonczak M. 1985. La alternativa agroforestal en el sector noreste de la zona Sur del Lago de Maracaibo. Venezuela. Instituto Forestal Latinoamericano Mérida Venezuela 83 p mas anexos



Plonczack M. 1998 Tipos de Bosques y su presión de uso en Venezuela. *Quebracho* 6: 69-74.

Poorter, H., J.R. Evans. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecología* 116: 26-37.

Rada, F., C. García-Núñez y M. Ataroff. 2009. Leaf gas Exchange in canopy species of a Venezuelan Cloud Forest. *Biotropica* (en prensa).

Reich, P.B., D.S. Ellsworth, M.B. Walters. 1998. Leaf structure (Specific Leaf Area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 12 (6): 948-958.

Rice, R. A. 2008. Agricultural intensification within agroforestry: The case of coffee and wood products. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 128: 212-218.

Schargel, I., G. Hernando. 2005. Sistemas agroforestales como alternativas en las exploraciones pecuarias. IX Simposio de Pastos y Forrajes. Pp. 130-137.

Schreiber, U., U. Schilwa, W. Bilger. 1986. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis research* 10: 51-62.

Taiz, L., E. Zeiger. 2006. Plant physiology. Fourth Edition. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Massachusetts. 344p.

Urbano, D., C. Dávila, P. Moreno. 2006. Efecto de las leguminosas arbóreas y la suplementación con concentrado sobre la producción de leche y cambio de peso en vacas doble propósito. *Zootecnia Tropical* 24(1): 69-83.

Vázquez, I. 1992. Ficha técnica n 27 Pardillo Negro, Serie maderas comerciales de Venezuela. Instituto Forestal Latinoamericano. Mérida, Venezuela.

Vera, M., H. Rosales, N. Ureña. 2000. Caracterización físico-química de algunos suelos cacaoteros de la zona sur del Lago de Maracaibo, Venezuela. *Rev. Geog. Venez.* 41(2): 257-270.

Wingler, A., P.J. Lea, W.P. Quick, R.C. Leegood. 2000. Photorespiration: Metabolic pathways and their role in stress protection. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 355: 1517-1529.

Wright, I.J., P.K. Groom, B.B. Lamont, P. Poot, L.D. Prior, P.B. Reich, E.D. Schulze, E.J. Veneklaas y M. Westoby. 2004. Leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology* 31: 551-558.

Young, A.1988. Agroforestry and its potential to contribute to land development in the Tropics. *Journal of Biogeography* 15: 19-30.

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

## Anexos

### Anexo 1. Altura y diámetro basal ( $\pm$ error estándar) de las cuatro especies forestales a los 18 meses.

Especie	Altura (cm)	Diámetro basal (cm)
<i>C. odorata</i>	290,1 $\pm$ 31,4	8,3 $\pm$ 0,7
<i>S. macrophylla</i>	151.6 $\pm$ 32,9	3,7 $\pm$ 0,9
<i>T. rosea</i>	179 $\pm$ 23,5	4,7 $\pm$ 0,7
<i>C. thaisiana</i>	299,6 $\pm$ 28,4	8,8 $\pm$ 0,7

Tomado de Araque et al. (2009)

www.bdigital.ula.ve