

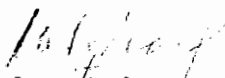
VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado, de la Universidad de Los Andes se reunieron para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis Doctoral presentada por **HERNAN MARINO CABRERA ARANA**, para optar al **Título de Doctor en Ecología Tropical** y que se titula:

"MECANISMOS DE ACLIMATACIÓN A LA LUZ EN ESPECIES DE LA SUCESIÓN DE BOSQUES TROPICALES MÓNTANOS".

hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que el 22-10-98 a las 9:00 a.m., nos constituimos como Jurado en el Salón de Reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado la Dra. Aura Azocar. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del jurado acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 1100 a.m. de este mismo día, el Jurado se reunió en el Salón de Postgrado en Ecología Tropical y se procedió al acto público de sustentación de la Tesis presentada a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, la Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** El jurado reunido, nuevamente concluyó que el trabajo presentado ameritaba de correcciones de forma y de fondo. **SÉPTIMO:** Una vez presentada la versión corregida, el Jurado decidió **APROBAR LA TESIS DE DOCTORADO PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACIÓN**, en fecha 13 de octubre de 1999.


Dra. Aura Azocar
Tutora




Dra. Ana Herrera


Dr. Fermín Rada R.

Nancy G.-
13-10-99.-

Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Postgrado de Ecología Tropical
Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales
(C.I.E.L.A.T.)

Mecanismos de Aclimatación a la luz en Especies de la
Sucesión de Bosques Tropicales Montanos

Trabajo presentado ante la Universidad de Los Andes como
requisito parcial para optar al grado de
Doctor en Ecología Tropical

M Sc Hernán Marino Cabrera Arana

Directora de Tesis

Dra. Aura Azócar I.

Co-director de Tesis

Dr. Fermín Rada R.

Mi Doctorado lo dedico especialmente a María Victoria, mi esposa, así como a Javiera Paz y Francisco Daniel, mis dos hijos. Ellos fueron en estos años en Venezuela, el principal motivo de apoyo, de estímulo, de perseverancia, de preocupación y de compromiso necesario en su realización.

La Mariposa fue para todos en este tiempo,
dosel que nos dio sombra para dormir,
sol que nos dio luz para crecer y
aire que nos dio aliento para sonreír.

Gracias a su valor, fuerza, amor y paz, mi ausencia se sintió menos en casa, en el corazón mío y por supuesto, en el corazón de ellos...sin su vida a **mi** lado, no habría escrito una sola de estas efímeras palabras y mucho menos, **todas** las permanentes que a continuación describen este trabajo.

INDICE GENERAL

	Página
Índice de Tablas	5
Índice de Figuras	5
Resumen	8
Introducción	10
Aclimatación fotosintética a la luz en plantas.	12
Eficiencia cuántica de la fotosíntesis (fotoinhibición) en plantas.	17
Fotoprotección en plantas: disipación de energía y el ciclo de las xantofilas.	23
Justificación.	29
Hipótesis general, hipótesis específicas, objetivo general y objetivos específicos.	31
Metodología	35
Area de trabajo y especies seleccionadas.	35
Caracterización del sotobosque y de claros.	37
Fotosíntesis y eficiencias cuánticas de la fotosíntesis diaria en las especies.	38
Aclimatación fotosintética, eficiencia cuántica de la fotosíntesis y fotoprotección en las plantas a plena luz solar.	40
Respuesta de inducción fotosintética en las especies frente a incrementos de luz.	43
Curvas de fotosíntesis (Λ) vs concentración interna (C_i) de CO_2 .	44
Resultados	46
Caracterización del ambiente físico en el sotobosque y en claros.	46
Fotosíntesis y eficiencia cuántica de la fotosíntesis en juveniles (sotobosque y claros).	48
Fotosíntesis y eficiencia cuántica de la fotosíntesis en adultos.	56
Fotosíntesis y eficiencia cuántica de la fotosíntesis en especies de distintos habitats del bosque.	59
Aclimatación fotosintética y eficiencia cuántica de la fotosíntesis en plantas expuestas a plena luz solar.	61
Fotosíntesis y eficiencia cuántica de la fotosíntesis en plantas a lo largo del proceso de aclimatación a la luz.	68
Fotoprotección: disipación térmica de energía y cambios en la eficiencia de los FSII	81
Respuesta de inducción fotosintética frente a incrementos en los niveles de luz	84
Discusión	90
Plantas en sotobosque y claros, condiciones de luz limitantes y excesivas.	90
Fotosíntesis y eficiencia cuántica de la fotosíntesis en juveniles en el sotobosque y en los claros.	92

Fotosíntesis y eficiencia cuántica de la fotosíntesis en adultos de las especies.	103
Fotosíntesis y eficiencia cuántica de la fotosíntesis en especies de diferentes ambientes del bosque.	105
Eficiencia cuántica de la fotosíntesis y aclimatación fotosintética en plantas expuestas a plena luz solar.	108
Eficiencia cuántica de la fotosíntesis, aclimatación a la luz y asimilación (ganancia) de carbono.	116
Respuesta de inducción fotosintética frente a incrementos en los niveles de luz.	132

Conclusiones	138
---------------------	-----

Bibliografía	141
---------------------	-----

Anexos	153
---------------	-----

Indice de Tablas

Tabla 1. Características fotosintéticas y metabólicas en juveniles de las tres especies.	54
-------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 2. Comparación entre especies de diferentes ambientes (sotobosque, claros pequeños y claros grandes) en la radiación fotosintéticamente activa, conductancia estomática, asimilación de CO ₂ y rendimiento cuántico máximo.	60
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 3. Parámetros fotosintéticos en las especies a lo largo del proceso de aclimatación a la luz, el día 0, 5, 18, 45 y 90 de permanecer bajo plena exposición solar.	70
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Indice de Figuras	5
--------------------------	---

Figura 1. Bosque Montano Tropical “La Mucuy” en el Parque Nacional Sierra Nevada.	36
------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 2. Curso diario de 24 hs. de la radiación total, fotosintética activa, temperaturas del suelo, del aire, humedad relativa y precipitación en sotobosque y en claro.	47
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 3. Cursos diurnos del rendimiento cuántico máximo o eficiencia fotoquímica de los FSII (F_v/F_m), radiación fotosintética activa (PAR), fotosíntesis neta (A) y conductancia estomática (g_s) en juveniles de <i>B. integrifolia</i> (B.i.), <i>A. grandiflora</i> (A.g.) y <i>M. quadrangularis</i> (M.q.).	50
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 4. a. Curso diario de radiación fotosintética activa (RFA) y b. Fotosíntesis (A) en juveniles de <i>B. integrifolia</i> (B.i.), <i>A. grandiflora</i> (A.g.) y <i>M. quadrangularis</i> (M.q.).	51
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Figura 5. a) Rendimiento cuántico máximo o eficiencia fotoquímica del FSII (F_v/F_M) en hojas de edades y posiciones relativas desde las más jóvenes o apicales (1) hacia las más maduras o basales (5) en *M. quadrangularis* (\blacktriangledown , *M.q.*), *A. grandiflora* (∇ , *A.g.*) y *B. integrifolia* (\bullet , *B.i.*). b. Rendimiento cuántico máximo o eficiencia fotoquímica de los FSII (F_v/F_M) en juveniles a las 7 a.m. (barras solidas) y a las 13 p.m. (vacías).

52

Figura 6. Curvas de asimilación (A) vs concentración interna de CO_2 (C_i).

55

Figura 7. Eficiencia fotoquímica de los FSII (F_v/F_M), de la radiación fotosintética activa (PAR), la fotosíntesis neta (A) y la conductancia estomática (gs) en de adultos de *B. integrifolia* (*B.i.*), *A. grandiflora* (*A.g.*) y *M. quadrangularis* (*M.q.*).

58

Figura 8. Fluorescencia mínima (F_o), rendimiento cuántico máximo del FSII (F_v/F_M), el angulo foliar (\blacktriangle) y la radiación total (\square) en las hojas de los juveniles de las especies a lo largo de 90 días de plena exposición solar. (\bullet) valores a las 7 a.m. y (\circ) la 1 p.m..

63

Figura 9. Relación de la fotosíntesis neta (A, \bullet) vs radiación fotosintética activa (PAR) a baja radiación (a) y del rendimiento cuántico máximo del FSII (F_v/F_M , Δ) hasta los valores máximos de radiación saturante (b) en juveniles de *M. quadrangularis* (*M.q.*)

65

Figura 10. Relación de la fotosíntesis neta (A, \bullet) vs radiación fotosintética activa (PAR) a baja radiación (a) y del rendimiento cuántico máximo de los FSII (F_v/F_M , Δ) hasta los valores máximos de radiación saturante (b) en juveniles de *A. grandiflora* (*A.g.*).

66

Figura 11. Relación de la fotosíntesis neta (A, \bullet) vs radiación fotosintética activa (PAR) a baja radiación (a) y del rendimiento cuántico máximo de los FSII (F_v/F_M , Δ) hasta valores máximos de radiación saturante (b) en juveniles de *B. integrifolia* (*B.i.*)

67

Figura 12. Tasas de fotosíntesis neta (A) en a. *M. quadrangularis*, b. *A. grandiflora* y c. *B. integrifolia* a 0, 2.5 y 5 hs. en diferentes niveles de radiación (barras de izq. a der., respectivamente) previamente a ser colocarlas a plena exposición solar (día 0).

72

Figura 13. Rendimiento cuántico máximo del FSII (F_v/F_M) en a. *M. quadrangularis*, b. *A. grandiflora* y c. *B. integrifolia* a 0, 2 y 12 h. en oscuridad (izq. a der.) después de someter las hojas 5 h. a distintos niveles permanentes de radiación fotosintética activa.

74

Figura 14. Fotosíntesis neta (Δ) en a. *M. quadrangularis*, b. *A. grandiflora* y c. *B. integrifolia* a las 0, 2.5 y 5 h. (barras de izq. a der.) bajo diferente nivel de radiación fotosintética activa y a 45 días de haber sido colocarlas a plena exposición solar.

76

Figura 15. Rendimiento cuántico máximo del FSII (F_v/F_M) en a. *M. quadrangularis*, b. *A. grandiflora* y c. *B. integrifolia* a 0, 2.5 y 12 h. en oscuridad (izq. a der.) después de someter las hojas por 5 h. a distintos niveles permanentes de radiación fotosintética activa.

78

Figura 16. Fotosíntesis neta (Δ) en a. *M. quadrangularis*, b. *A. grandiflora* y c. *B. integrifolia* a las 0, 2.5 y 5 h. (barras de izq. a der.) a diferente nivel de radiación fotosintética activa y a 90 días de colocarlas a plena exposición solar.

79

Figura 17. Rendimiento cuántico máximo del FSII (F_v/F_M) en a. *M. quadrangularis*, b. *A. grandiflora* y c. *B. integrifolia* a 0, 2.5 y 12 h. en oscuridad (izq. a der.) después de someter las hojas 5 h. a distintos niveles permanentes de radiación fotosintética activa.

80

Figura 18. a) Rendimiento cuántico máximo del FSII en hojas mantenidas en oscuridad (F_v/F_M), después de 30 min. de luz (F'_v/F'_M) y de 20 min. de recuperación en luz del rojo lejano (F_v/F_M). b) Cinética de los cambios en F'_v/F'_M en plantas de *B. integrifolia* (*B.i.*, \blacktriangledown), *A. grandiflora* (*A.g.*, ∇) y *M. quadrangularis* (*M.q.*, \bullet) aclimatadas 90 días a plena luz solar.

82

Figura 19. a) Rendimiento cuántico máximo del FSII en hojas mantenidas en oscuridad (F_v/F_M), después de 30 min. de luz (F'_v/F'_M) y de 20 min. de recuperación en luz del rojo lejano (F_v/F_M). b) Cinética de los cambios en F'_v/F'_M en plantas de *B. integrifolia* (*B.i.*, \blacktriangledown), *A. grandiflora* (*A.g.*, ∇) y *M. quadrangularis* (*M.q.*, \bullet) no-aclimatadas a plena luz solar.

83

Figura 20. Respuesta de la inducción fotosintética (O) y en la conductancia estomática (Δ) en hojas de a. *B. integrifolia*, b. *A. grandiflora* y c. *M. quadrangularis* frente a 10 min. de incremento en la radiación fotosintéticamente activa de 50 hasta 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La flecha hacia arriba en el eje x, indica el incremento y hacia abajo, el retorno al nivel de luz inicial.

87

Figura 21. a. Períodos de inducción fotosintética para alcanzar 50% (T_{50}) y 90% (T_{90}) de la asimilación de estado estacionario y b. Estado de inducción fotosintética durante la respuesta de inducción en la fotosíntesis al cambio de 50 hasta 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en *B. integrifolia*, *A. grandiflora* y *M. quadrangularis*. (promedios \pm d.e. de 5 plantas/especie).

89

RESUMEN

Se postuló que las especies pioneras en la sucesión de bosques montanos tropicales (BMT) tendrían una mayor plasticidad fisiológica y deberían adaptarse más rápidamente a cambios en la intensidad de la luz respecto a las más tardías. Frente a cambios en los niveles de luz, si las especies presentan diferentes respuestas fotosintéticas y grados de fotoinhibición, esto podría explicar las diferencias en la capacidad de aclimatación y en el nivel de fotoinhibición de la fotosíntesis, así como en los mecanismos involucrados en ocupar ambientes de luz diferentes, ecológicamente contrastantes.

En claros y el sotobosque de un BMT se caracterizó el ambiente físico, relacionándolo con adaptaciones fisiológicas y metabólicas en juveniles de especies pioneras (*Montanoa quadrangularis*), tardías (*Brunellia integrifolia*) e intermedias (*Alchornea grandiflora*) de la sucesión. En el campo y en condiciones controladas, se estudiaron en estas plantas mecanismos y procesos fotosintéticos de aclimatación y de fotoinhibición de la fotosíntesis en respuesta a la luz, midiendo el intercambio de gases y la emisión de fluorescencia de la clorofila a.

Se encontró que los ambientes de sotobosque y claros difieren en la variabilidad ambiental, principalmente en la cantidad de luz. En los claros grandes, *M. quadrangularis* presentaría una mayor capacidad fotosintética en ambientes con altos niveles de luz, gracias a la mayor conductividad hidráulica del xilema, conductancia estomática y tasas fotosintéticas asociadas con un alto contenido de nitrógeno y un bajo peso específico foliar. En contraste, las tolerantes a sombra, *A. grandiflora* y *B. integrifolia*, son fotosintéticamente más eficientes en baja radiación. A mayores niveles

de luz, estas especies presentan menores tasas fotosintéticas máximas, una menor capacidad de mantenerlas en el tiempo (por una baja conductividad hidráulica y conductancia estomática) y una sensibilidad mayor a presentar fotoinhibición. Por otro lado, frente al incremento permanente en los niveles de luz, la respuesta de aclimatación fotosintética es más rápida y más bajo el grado de fotoinhibición en la especie pionera que en la intermedia o tardía de la sucesión. Sin embargo, en todas las especies y diferentes estrategias de regeneración, la fotoinhibición es transitoria, presentando las plantas, posteriormente, hojas aclimatadas a las nuevas condiciones de luz, tanto por medio de una capacidad fotosintética distinta como por cambios en el ángulo foliar.

Finalmente, la aclimatación a la luz involucraría procesos de daño, de reparación y de protección, en que el grado de la fotoinhibición reflejaría limitaciones o ventajas en la respuesta fotosintética de las especies frente a cambios en la luz y tendría un importante papel en la regeneración y en la sucesión de las especies en estos ecosistemas.

INTRODUCCIÓN

Entre los tipos de bosques tropicales, modulan y cambian la sucesión las diferencias en la composición y diversidad de especies, los tipos de suelo, así como la naturaleza y extensión de los “disturbios”. Estos últimos generalmente cambian la disponibilidad de los recursos para las plantas, así como la eficiencia de repoblación (Bazzaz y Pickett 1980) y la apertura del dosel del bosque o formación de claros presenta un importante papel en el establecimiento y en el crecimiento de los árboles, así como en la sucesión en los bosques tropicales (Denslow 1987). Al formarse un claro, se presenta un incremento de las temperaturas del aire y del suelo, del agua por lluvia, de la disponibilidad de nutrientes, así como una disminución en la humedad relativa (Bazzaz y Pickett 1980; Denslow 1987). Sin embargo, el efecto más importante e inmediato de la apertura del dosel es un incremento en la duración e intensidad de la luz solar directa hasta el estrato más bajo del bosque (Lee 1987, Endler 1993). Las consecuencias ecológicas de la formación de claros en los bosques tropicales son importantes: en Costa Rica, 75% de las especies de árboles dependen de la apertura del dosel para la germinación de las semillas o para el crecimiento de las plantas, de manera similar a lo descrito en la dinámica de bosques en Australia, Malasia y África (Denslow 1987; Lei y Lechowicz 1997; Kubiske y Pregitzer 1997; Watling et al. 1997). Además, las mayores tasas de crecimiento, sobrevivencia y reproducción en especies tolerantes o no a la sombra, del dosel, subdosel y del sotobosque, en claros del bosque o cerca de ellos, sugiere que en la regeneración en bosques tropicales, los árboles deben utilizar la luz disponible en el ambiente donde se hallan, optimizando su uso cuando se presentan incrementos en los niveles de luz por aperturas del dosel (Denslow 1987).

Las especies de árboles en bosques tropicales pueden clasificarse en relación a las condiciones requeridas para la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas. El grupo mayoritario incluye especies que germinan y pasan al estado de plántulas en el piso de bosques con un dosel cerrado, en ambientes continuos y estables. El otro, incluiría especies que producen semillas y germinan sólo en ambientes discontinuos e inestables creados por aperturas en el dosel del bosque (Whitmore 1975). En cuanto a los requerimientos de los claros para una regeneración exitosa y basándose en sus historias de vida, las especies se han clasificado en dos grupos sucesionales contrastantes, uno formado por especies que demandan luz, llamadas tempranas en la sucesión y otro grupo formado por plantas tolerantes a la sombra o tardías en la sucesión (Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1996). En relación a esto, se ha postulado que la variabilidad en el ambiente físico en hábitats tempranos de la sucesión es mayor que en los tardíos, especialmente en lo que se refiere a las temperaturas del aire y del suelo, en la humedad del suelo y en la intensidad de la luz (Bazzaz 1979; Bazzaz y Pickett 1980). Estas diferencias entre los hábitats podrían ser favorables para la regeneración de las especies con adaptaciones específicas para cada régimen ambiental, y la capacidad de aclimatación frente a cambios en el ambiente, estaría relacionada con el nivel de variabilidad característico del hábitat en el que comúnmente se encuentran las plantas. Es decir, especies pioneras tempranas en la sucesión deberían tener, ecológica y fisiológicamente, una mayor plasticidad y presentar una rápida aclimatación (e.g. a la luz) en comparación con las especies tardías, debido a que la variabilidad ambiental tiende a ser mayor en hábitats sucesionales tempranos, como los claros, en comparación con los hábitats sucesionales más tardíos, como es el sotobosque.

Aclimatación fotosintética a la luz en plantas

Las especies de bosques tropicales experimentan variaciones en la disponibilidad de luz que pueden ser sutiles, como son los cambios en la incidencia de los rayos de sol dentro del sotobosque, o pueden ser notables, tales como un incremento permanente en la disponibilidad de la luz después de la formación de un claro por un disturbio a gran escala en el dosel. Entre estos dos extremos se establece un continuo de respuestas fotosintéticas a cambios en la disponibilidad de la luz que involucran cambios inducidos por el ambiente en parámetros fotosintéticos que afectan la ganancia diaria de carbono: capacidad fotosintética, tasas de inducción, rendimiento cuántico y respiración (Anderson y Osmond 1987; Chazdon et al. 1996). La aclimatación a la luz es el proceso que permite la utilización fotosintética de la luz frente a cambios en los niveles de este recurso en el ambiente. Para especies adaptadas al extremo inferior de disponibilidad de luz, la aclimatación involucra un grupo de respuestas fisiológicas, bioquímicas y estructurales que incrementan la capacidad para la utilización de mayores niveles de luz de los encontrados más frecuentemente bajo las condiciones naturales de crecimiento en el sotobosque (Björkman 1981). Para especies adaptadas a ambientes con altos niveles, la respuesta frente a una disminución en la disponibilidad de la luz está relacionada con las condiciones óptimas de crecimiento, resultando difícil determinar en qué grado la aclimatación es un proceso fisiológico activo o simplemente una respuesta pasiva por la disminución del recurso luz (Chazdon et al. 1996). Sin embargo, muchas especies de plantas ocupan ambientes de luz intermedios y naturalmente experimentan diferentes grados de variación temporal y espacial en las condiciones de crecimiento, siendo la aclimatación a la luz de una importancia ecológica crítica, principalmente para este último grupo de especies.

Una aclimatación rápida a cambios en la apertura del dosel aumentaría la probabilidad de que una planta sobreviva al incremento en los niveles de luz. En plantas, son componentes de la respuesta de aclimatación cambios en las hojas preexistentes y la producción de hojas nuevas con una fisiología y morfología apropiada para los mayores niveles de luz característicos de los claros del bosque (Bazzaz 1984; Fetcher et al. 1987). Una exitosa aclimatación a la luz al parecer está relacionada con un incremento coordinado entre la actividad de carboxilación y el transporte de electrones, y los cambios en la ultraestructura del cloroplasto y en la relación clorofila a:b (Chazdon et al. 1996). Respecto a esto, ha sido propuesto que las plantas de hábitats abiertos podrían responder plásticamente y aclimatarse mucho más rápido a cambios en condiciones ambientales, tales como temperatura y radiación (Chabot y Chabot 1977; Paterson y Bazzaz 1978; Oberbauer y Strain 1984; Newell 1993). Las mayores tasas de fotosíntesis, respiración y transpiración, mayor conductancia estomática y del mesófilo, así como mayor contenido de nitrógeno en especies tempranas de la sucesión, en comparación con especies tardías, tolerantes a la sombra, sugieren que en las especies pioneras que colonizan claros se presentarían adaptaciones fisiológicas y metabólicas que permiten a estas plantas ocupar estos ambientes con mayores niveles de luz (Boardman 1977; Bazzaz 1979; Fetcher et al. 1987). A pesar de que muchas especies del sotobosque muestran poco o ningún potencial para incrementar la A_{max} en respuesta a incrementos en la disponibilidad de luz (Chazdon 1986, Fetcher et al. 1987) otras especies adaptadas a sombra o sucesionales tardías, presentan una importante plasticidad fotosintética (gama de fenotipos potenciales que puede expresar un genotipo en respuesta a cambios en las condiciones ambientales) a través de toda una gama de niveles de luz (Chazdon et al. 1996; Niinemets y Tenhunen 1997).

Respecto a la aclimatación fotosintética frente a variabilidad en la luz ambiental, se ha descrito en plantas en zonas templadas que las especies anuales, tempranas de la sucesión, presentan una mayor flexibilidad fotosintética en comparación con especies sucesionales intermedias o tardías (Bazzaz y Carlson 1982). Para los diferentes parámetros fotosintéticos evaluados en distintas especies con plantas aclimatadas a sol o a sombra (respiración, rendimiento cuántico, punto de compensación lumínico, radiación para alcanzar la mitad de la fotosíntesis máxima y la tasa de fotosíntesis máxima a saturación por luz) las mayores diferencias se encuentran entre las especies tempranas de la sucesión y las menores entre las plantas aclimatadas a ambas condiciones de luz en las especies tardías (Bazzaz y Carlson 1982).

Las especies pioneras sucesionales tempranas, generalmente, exhiben un alto grado de plasticidad en la capacidad fotosintética comparado con especies características de estados posteriores en la sucesión del bosque (Strauss-DeBenedetti y Bazzaz 1996). Esto último a pesar de que los juveniles de especies de árboles de un bosque templado difieren en su tolerancia a la sombra y muestran un similar potencial de aclimatación a mayores niveles de luz (Wallace y Dunn 1980). Esto apoya lo sugerido respecto a las diferencias fotosintéticas que se presentarían entre las especies pioneras y tardías, las primeras adaptadas a los mayores niveles de radiación en hábitats sucesionales tempranos y con una mayor capacidad de aclimatarse a extremos y altos niveles de luz en el ambiente (Bazzaz 1979).

Por otro lado, en general los árboles de bosques tropicales requieren de los claros para su regeneración y, sin embargo, en algunas especies se podría presentar una reducción en la asimilación de CO₂ si presentan un potencial fotosintético limitado de aclimatación a

niveles altos de luz (Langenheim et al. 1984). Una alta capacidad fotosintética propia de las *especies pioneras con altos requerimientos de luz para su regeneración, con una capacidad intrínseca* en las plantas que permite una mayor plasticidad fotosintética que la de especies tolerantes a sombra, depende de la capacidad para responder a los incrementos en la disponibilidad de la luz por medio de un aumento en el transporte de electrones, en la capacidad de carboxilación y en la conductancia estomática, todas respuestas significativamente limitadas en hojas maduras, fuertemente dependientes de un incremento en la concentración de nutrientes en las hojas y de las tasas de suministro de agua (Chazdon et al. 1996). Estas limitaciones han permitido sugerir que la sobrevivencia de plántulas de los árboles después de la formación de claros podría depender más de la competencia entre las especies de la sucesión con altas tasas fotosintéticas que de la aclimatación de la fotosíntesis en plantas que crecieron y se han desarrollado previamente en la sombra, en condiciones limitantes de luz.

En general, las plantas de diferentes especies, a pesar de presentar diferencias en los requerimientos lumínicos (tolerante o no a la sombra), en la forma de crecimiento (arbórea o arbustiva), en la distribución local de las plantas (sotobosque o claros), en la estrategia de regeneración que presentan (colonizadoras o no de claros) y en la posición que ocupa en la sucesión (pioneras o tardías), se aclimatan a incrementos en los niveles de luz respondiendo cualitativamente en la misma forma, es decir, se incrementa la capacidad fotosintética (Wallace y Dunn 1980; Bazzaz y Carlson 1982; Newell et al. 1993; García-Núñez et al. 1995; Chazdon et al. 1996; Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1996). En árboles de bosques tropicales, la capacidad de aclimatación del aparato fotosintético en especies que generalmente se establecen con niveles extremadamente bajos de luz pero que llegan a estar

bajo plena luz solar como adultos dominantes o emergentes del dosel, estaría relacionada con atributos fisiológicos y metabólicos en las plantas que les permiten presentar respuestas especie-específicas frente a diferentes niveles de luz en el ambiente. Estas respuestas estarían modulando el comportamiento característico del crecimiento de los árboles en sus estados juveniles, así como también ayudando a explicar el tipo de regeneración de una especie, como pionera o tardía en la sucesión del bosque. Por lo tanto y debido a que la variabilidad ambiental tiende a ser mayor en hábitats sucesionales tempranos, se postuló en este trabajo como hipótesis general que en comparación con las especies tardías, las especies pioneras en la sucesión de bosques tropicales montanos presentarían adaptaciones específicas (e.g. una mayor capacidad fotosintética, altas tasas transpiratorias, alta conductividad hidráulica del xilema, entre otras) y además, responderían con una rápida aclimatación fotosintética frente a cambios en los niveles de luz en el ambiente, adaptaciones y mecanismos que favorecerían la ocupación de los claros por estas plantas. Estas diferencias en la respuesta fotosintética a la luz estarían relacionadas estrechamente con la estrategia de regeneración que presentan cada una de las especies arbóreas en la sucesión en bosques tropicales montanos, así como explicar los requerimientos de luz para su crecimiento y el comportamiento que presentan frente a cambios repentinos o permanentes en los niveles de luz en el ambiente.

Eficiencia cuántica de la fotosíntesis (fotoinhibición) en plantas

Debido a que las especies de árboles del dosel de los bosques tropicales generalmente pasan el estado de plántulas y juveniles en ambientes muy sombríos (Clark y Clark 1992), la formación de claros se asocia frecuentemente con una exposición repentina y un incremento de los niveles de radiación solar en las plantas del sotobosque. En plantas que crecen en la sombra, la exposición de las hojas a niveles altos de radiación solar podría causar fotoinhibición de la fotosíntesis, proceso que se caracteriza por una reducción en la eficiencia de la utilización de la luz en la planta (Krause y Weis 1991). La fotoinhibición, resultado de un exceso en la densidad del flujo de fotones fotosintéticos a nivel de la hoja, es la pérdida dependiente de luz en el funcionamiento fotosintético del fotosistema II (FSII) en los cloroplastos, lo que se manifiesta a nivel de toda la hoja con una disminución, transitoria o permanente, en la eficiencia cuántica de la fotosíntesis (mol de CO₂ fijado o mol de O₂ liberado por mol de fotones absorbido) en niveles de luz de bajas intensidades (Osmond 1994). Esta disminución en la eficiencia cuántica de la fotosíntesis y en el funcionamiento fotosintético de los FSII podría estar o no, bajo luz saturante, acompañada por una disminución en la máxima capacidad fotosintética (A_{max}).

La fotoinhibición ocurre cuando, por causa de estrés o limitaciones en la capacidad de utilizar altos niveles de radiación, las hojas absorben más energía lumínica de la que ellas pueden utilizar en la fotosíntesis (Osmond 1981). Kok (1956) inicialmente propuso que el centro de reacción fotosintético en los cloroplastos sería el sitio primario donde esta energía absorbida en exceso causaría daño. Sin embargo, la frecuente correlación entre la fotoinhibición y la disminución "in vivo" de la fluorescencia variable del FSII (lo que se explicará en detalle más adelante) implicaría una disminución en la eficiencia de conversión

fotoquímica que realiza el FSII (Krause 1988). Las observaciones de que el espectro de acción para la fotoinhibición es similar al de la fotosíntesis y que el síntoma inicial de la fotoinhibición es la menor eficiencia fotoquímica de los FSII, apoyan el supuesto de que la fotoinhibición es el resultado de un exceso de energía absorbida por los pigmentos fotosintéticos y que es canalizada a los FSII.

La disminución fotoinhibitoria de la eficiencia fotoquímica de los FSII puede ser resultado de dos procesos: a) Un “fotodaño” directo, en el que está involucrado un ciclo de inactivación y reparación de los centros de reacción de los FSII, y b) Una “fotoprotección” o evasión de la sobre-excitación de los centros de reacción de los FSII, por disminución de la absorción de luz por las hojas o internamente, por incremento de la disipación térmica de la energía de excitación, reorientada lejos de los FSII, y disipada sin provocar daño, principalmente como calor (Osmond 1994). Esta disipación o protección ocurre mayoritariamente por medio de un mecanismo donde interviene un gradiente de pH transtilacoidal y pigmentos del ciclo de las xantofilas (Demmig-Adams 1990, Pfündel y Bilger 1994). Estos procesos permiten una regulación hacia abajo para lograr un balance entre la energía de la luz recibida por los FSII y la capacidad de éstos para utilizarla, resultando una dualidad en la fotoinhibición, producto tanto del fotodaño como de procesos regulatorios en los FSII (Baker 1991; Demmig-Adams y Adams 1992; Aro et al. 1993; Long et al. 1994; Osmond 1994; Eskling et al. 1997).

La susceptibilidad a la fotoinhibición en las especies y en las hojas a una determinada intensidad de luz varía ampliamente con la adaptación genética, el estado fisiológico y la historia de vida de las plantas. Como un proceso o fenómeno fisiológico, la fotoinhibición es marcadamente dependiente de otro tipo de condiciones ambientales

además de la luz. En particular, la fotoinhibición es más importante o dañina si la luz de alta intensidad es combinada con otros factores de estrés en el ambiente tales como temperaturas bajas o altas, sequía o deficiencia de CO₂; en este caso posible, que ocurra incluso a intensidades de luz moderadas (Aro et al. 1993). Por ejemplo, en las hojas de un arbusto esclerófilo bajo sequía en el verano ha sido descrita una disminución reversible en la eficiencia fotoquímica de los FSII y relacionada con una disminución en las tasas de asimilación de CO₂ al mediodía (Demmig-Adams et al. 1989). Una limitación de la fotosíntesis por un cierre estomático durante el mediodía podría provocar un daño irreversible en el aparato fotosintético por alta radiación, pero esto se evita por una disipación controlada del exceso de la energía de excitación, proceso en que intervienen las xantofilas (Demmig-Adams 1989). Estos mecanismos son similares a lo encontrado en mangles bajo estrés salino (Björkman et al. 1988) en los que estos procesos de protección podrían ser de una mayor importancia para la sobrevivencia en ambientes donde las plantas podrían estar sometidas a períodos prolongados de estrés ambiental (Ball et al. 1994). Sin embargo, una fotoinhibición crónica en que la eficiencia fotosintética no se recupera en la planta después de varios días en la sombra, provoca una disminución a largo plazo de la fotosíntesis, una reducción en el crecimiento en la planta y podría estar relacionada con una fotoinhibición dependiente de otro tipo de estrés ambiental, e.g. por temperaturas ó sequía (Long et al. 1994).

Estudios de fotoinhibición en especies de bosques tropicales (Langenheim et al. 1984; Le Gouallec et al. 1991) y de su importancia en la fotosíntesis de plantas que crecen en condiciones naturales (Ögren y Rosenqvist 1992) sugieren diferencias entre especies tolerantes e intolerantes a la sombra en la sensibilidad a presentar fotoinhibición (Öquist et

al. 1992). Estas diferencias interespecíficas en la tolerancia a la sombra y en los requerimientos lumínicos para el crecimiento entre las especies tardías en el sotobosque y las pioneras en los claros de la sucesión jugarían un papel determinante en la dinámica de los bosques. Asimismo, diferencias interespecíficas en la capacidad de aclimatarse frente a un rápido incremento en la luz en el ambiente y sus efectos fotoinhbitorios en la fotosíntesis podrían estar relacionadas con diferencias en las estrategias de regeneración de las especies (Whitmore 1992). En plantas no aclimatadas, las diferencias en la vulnerabilidad a la fotoinhibición en ambientes con altos niveles de luz podrían estar reflejando diferencias en la ecología entre las especies (Lovelock et al. 1994; Scholes et al. 1997). En base a esto podría esperarse que especies de plantas que comúnmente se encuentran en ambientes sombreados, al encontrarse en claros del bosque presentarían un mayor grado de fotoinhibición que aquellas especies especializadas a vivir en ellos. Asimismo, las especies en la sucesión de bosques tropicales presentarían diferencias en la capacidad de recuperarse de la exposición repentina a mayor radiación (Lovelock et al. 1994). Estas diferencias en la capacidad de recuperación frente a niveles altos de luz corresponderían al tipo de regeneración que poseen las especies en la sucesión. Es decir, especies pioneras encontradas en claros y hábitats abiertos se recuperarían mejor a los niveles de luz fotoinhbitorios de la fotosíntesis que aquellas especies encontradas en el sotobosque, tolerantes a la sombra o que son tardías en la sucesión. Por tanto, y suponiendo que en las especies el potencial de aclimatación a cambios en la intensidad de la luz está relacionado a la probabilidad que las plantas experimenten diversos ambientes de luz a lo largo de su desarrollo y debido a que, al parecer, es posible que existan diferentes niveles de sensibilidad a sufrir fotoinhibición entre las especies de la sucesión, se postula que en

respuesta al régimen e intensidad de la luz propio de la formación de un claro -con un incremento repentino en los niveles de radiación- habría diferencias en el efecto fotoinhibitorio de la formación de los claros en las plantas y en la rapidez de la recuperación a la fotoinhibición de la fotosíntesis entre las especies pioneras y tardías de la sucesión en bosques tropicales montanos.

Por otro lado, en bosques tropicales la luz disponible para las plantas a nivel del sotobosque proviene principalmente de los rayos de sol, los que representan entre 50 y 80% de la densidad del flujo fotónico (DFF) en el sotobosque y para que estas plantas presenten un balance positivo de carbono, una parte importante de la asimilación de CO_2 es el resultado del uso de los rayos de sol. Al sotobosque sólo llega entre 2 y 3% de la luz a nivel del dosel, con máximos inferiores a $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (comúnmente bajo 100) y para más del 60% de los rayos de sol, una duración entre 0.5 min. hasta 15 min. o más (Pearcy 1983; Oberbauer et al. 1988; García-Núñez et al. 1995). A pesar de esto, la fotosíntesis durante los rayos de sol podría estar contribuyendo con un 30 a un 60% de la ganancia diaria de carbono en plantas del sotobosque (Chazdon 1988; Pearcy 1987). Los mecanismos fisiológicos involucrados en la utilización de los rayos de sol, así como de regular la capacidad fotosintética en respuesta a niveles de luz transitorios, están relacionados con dos componentes principales basados en las escalas de tiempo de los procesos involucrados: a) el llamado componente rápido de inducción, importante en las fases iniciales, relacionado principalmente con un incremento en la regeneración de ribulosa 1,5-bifosfato, el primer sustrato donde se fija el CO_2 y los niveles de todos los metabolitos del ciclo de Calvin y posteriormente, b) un incremento lento de la asimilación ocurre debido a la modulación por luz tanto de la actividad de la enzima que lo hace, la Ribulosa-1,5-bifosfato

carboxilasa/oxigenasa (Rubisco) como de la apertura estomática para la absorción de CO₂ (Pearcy 1990). El proceso de apertura estomática dependiente de luz es relativamente lento, mientras que la activación dependiente de luz de las enzimas fotosintéticas y la construcción del reservorio de metabolitos del ciclo de Clavin puede ocurrir dentro de pocos minutos (Pearcy 1990). Hasta ahora un aspecto que no está definido claramente es el papel de la apertura estomática versus la activación de la Rubisco como limitantes durante la inducción, esto porque algunos estudios muestran evidencias del principal papel de los estomas, mientras otros indican que la mayoría de las limitaciones son bioquímicas. Se han tomado en cuenta pequeños cambios en la concentración intermesofilar del CO₂ (C_i) calculados durante la inducción fotosintética para sugerir la una menor limitación estomática relativa y por tanto, una mayor limitación mesofilar en esta respuesta. Debido a que en el sotobosque los flecos de luz son un recurso limitado, la utilización efectiva de ellos podría tener gran significado adaptativo para plantas que crecen en ambientes sombríos bajo el dosel del bosque. Además, es probable encontrar diferencias en los tiempos de inducción en respuesta a las condiciones de luz en que crecen las plantas, es decir, que plantas con diferentes estrategias de regeneración en la sucesión, tales como especies de claros o pioneras, podrían presentar diferencias en la respuesta de inducción fotosintética frente a un incremento repentino y transitorio en los niveles de luz, en comparación con especies del sotobosque o tardías. Como hipótesis específica se propuso que plantas que son tolerantes a la sombra -tardías en la sucesión- deberían aprovechar más eficientemente los niveles de luz característicos de los flecos de luz en el sotobosque que plantas de sol, especies pioneras o heliófilas. Además, se espera encontrar diferencias en la inducción de la fotosíntesis característica de ambos grupos de plantas.

Fotoprotección en plantas: disipación de energía y el ciclo de las xantofilas

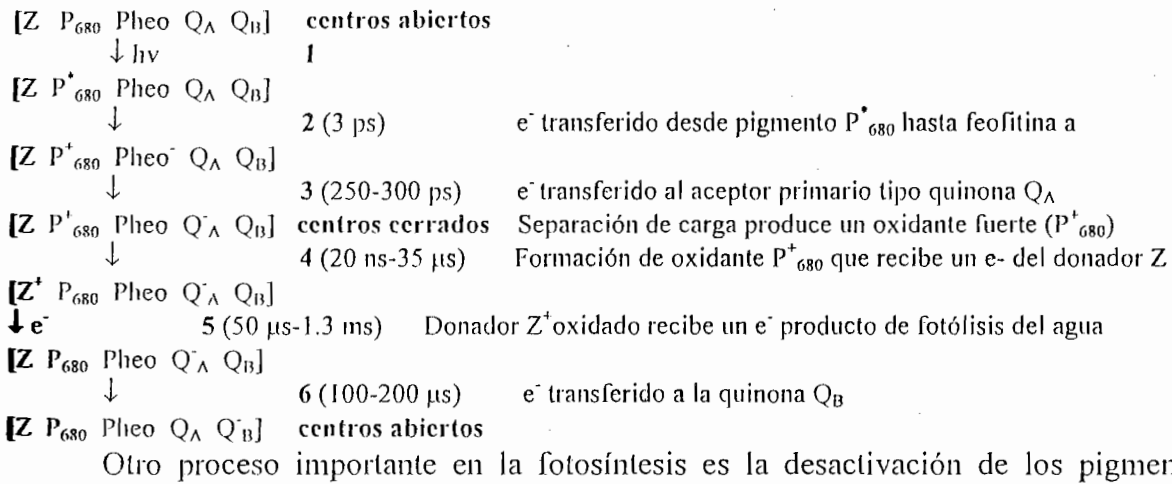
Como ha sido señalado, la aclimatación en plantas a diferentes ambientes de luz involucra una variedad de ajustes en las hojas que pueden ser fisiológicos, bioquímicos, fotoquímicos, morfológicos y anatómicos (Björkman 1981). Algunos de estos tienen un papel en la fotoprotección, en que diferentes mecanismos evitan el daño fotooxidativo de los cloroplastos, como son los cambios en el ángulo foliar y en las propiedades ópticas de las hojas, los que pueden prevenir la absorción del exceso de luz. ¿Que ocurre cuando la luz absorbida excede la capacidad de asimilación de carbono por fotosíntesis? A nivel bioquímico, la acumulación de la luz absorbida en exceso es mitigado, primaria y principalmente, por medio de un proceso que sin provocar daño, disipa directamente el exceso de energía de excitación dentro de los complejos antena colectores de luz de carotenoides-clorofilas de los fotosistemas I y II (FSII). Este proceso requiere de una alta concentración de protones dentro de la membrana del tilacoide y de la presencia de componentes desepoxidados del ciclo de las xantofilas (Demmig-Adams et al. 1995). Se ha propuesto que los pigmentos de este ciclo de las xantofilas (violaxantina, anteraxantina y zeaxantina) tendrían un papel clave en la fotoprotección en plantas (Demmig-Adams 1990) debido a que en las hojas bajo condiciones de exceso de luz, la zeaxantina se acumula a partir de violaxantina, formándose dentro de pocos minutos en respuesta a las condiciones de estrés, lo que ha sido correlacionado con un incremento en la tasa constante de disipación de calor (K_D) una vía para “descargar” al cloroplasto de la energía en exceso (Björkman y Demmig-Adams 1994). Además, se ha sugerido que la concentración de los pigmentos del ciclo de la xantofila determinaría la máxima cantidad de zeaxantina que podría acumularse y así mismo, la máxima protección disponible a través de este proceso

disipativo (Demmig-Adams y Adams 1992). Estos pigmentos actuarían sinérgicamente con **un** gradiente de pH transláncoidal en la disipación del exceso de energía; a pesar de que el **mecanismo** preciso de fotoprotección no se conoce (Bilger y Björkman 1994; Osmond 1994), este mecanismo de fotoprotección en plantas asociado a pigmentos del ciclo de las **xantofilas** evitaría el daño fotoinhibitorio por exceso de luz, protegiendo al FSII (Eickmeier et al. 1993; Horton et al. 1994; Pfündel y Bilger 1994; Eskling et al. 1997).

La mayor parte de la información del papel del ciclo de las xantofilas en la **fotoprotección** se ha obtenido del análisis de la fluorescencia de la clorofila a, la que **corresponde** a una pequeña parte de la energía de la luz capturada por los pigmentos **fotosintéticos** y es predominantemente emitida por los FSII (Krause y Weis 1991). Esta **fluorescencia** es baja cuando la energía de excitación absorbida es efectivamente convertida **en** fotoquímica, es decir alta extinción o “quenching” fotoquímico (qP) y por otros procesos **diferentes** al quenching-qP, los llamados en conjunto extinción o “quenching” **nofotoquímico** (quenching-qN). La presencia de un mecanismo que pudiera proteger al **aparato** fotosintético del daño por exceso de luz fue sugerido por el pronunciado **incremento**, bajo condiciones de alta radiación, en qN, correlacionándose este parámetro de **fluorescencia** con la formación de zeaxantina en las hojas, lo que frecuentemente se ha **sugerido** que ocurriría de manera lineal (Demmig-Adams 1990). Sin embargo, la zeaxantina **por** sí sola no es suficiente para inducir y dar cuenta del total de qN y al menos un factor **adicional** debería estar participando, el más probable, la acidificación intraláncoidal de los **cloroplastos** (Pfündel y Bilger 1994).

Para comprender mejor lo relacionado con la fluorescencia de la clorofila a, **revisamos** previamente los siguientes aspectos. En la fotosíntesis, procesos claves son la

absorción de energía solar por los pigmentos antena y la transferencia eficiente de la energía de excitación hacia los centros de reacción fotoquímicos, donde la energía es atrapada en la forma de una separación de cargas estable (Van Grondelle et al. 1994). En óptimas condiciones, con baja iluminación, estos procesos son eficientes y más del 90% de los cuantos de luz absorbidos son utilizados por otros procesos de la fotosíntesis (Björkman y Demmig 1987). Un esquema de los eventos en el transporte de electrones fotosintéticos en los centros de reacción en los FS II es el siguiente:



excitados, conocido como emisión de fluorescencia de la clorofila (Chl), que a temperatura ambiente es emitida por la Chl a de los FS II. La tasa de emisión de fluorescencia (F) de la Chl a es proporcional a la luz absorbida (I_a) y al cociente entre la tasa constante de fluorescencia (K_F) y la suma de las tasas constantes (ΣK_i) de diferentes reacciones que compiten para regresar la molécula de Chl a al estado original, no excitado. Las más importantes son la reacción fotoquímica (K_p), la desactivación térmica (K_D) y la transferencia de energía de excitación a pigmentos nofluorescentes (K_T) del sistema antena de los fotosistemas I (FS I). Tenemos que la ecuación general de emisión de fluorescencia:

$$F = I_a \cdot K_F / \Sigma K_i$$

$$\Phi F = F / I_a = K_F / (K_F + K_D + K_T + K_p)$$

En que la producción de fluorescencia es mínima (ΦF_0), cuando todos los centros de reacción están activos (estado abierto), la fotosíntesis presenta una alta eficiencia de conversión de los fotones absorbidos y por tanto $K_p \gg K_f + K_D + K_T$. Sin embargo, cuando en los centros de reacción de los FS II, la quinona A (Q_A) esta totalmente reducida, con los centros de reacción cerrados (Z P₆₈₀ Pheo Q_A Q_B) la excitación de P₆₈₀ no produce una separación estable de carga ($K_p=0$), obteniéndose la producción máxima de fluorescencia, ΦF_M (Krause y Weis 1991). Por una aproximación similar, el potencial de producción de la reacción fotoquímica del FS II es obtenido como:

$$\Phi P_0 = K_p / (K_f + K_D + K_T + K_p) = (\Phi F_M - \Phi F_0) / \Phi F_M = F_v / F_M$$

donde F_M es la emisión máxima total de fluorescencia y F_v la emisión máxima de fluorescencia variable ($F_v = F_M - F_0$). Por tanto, F_v no representa un componente independiente de la fluorescencia y describe el cambio en la emisión de fluorescencia entre dos estados definidos, F_M y F_0 . La razón F_v/F_M es un parámetro importante, que reflejaría el estado fisiológico del aparato fotosintético en las hojas y permite estimar el grado de fotoinhibición en las plantas. Diferentes tipos de estrés ambiental que afectan la eficiencia del FS II producen una disminución característica de la razón F_v/F_M , usada como una manera de medir la eficiencia fotoquímica de los FS II (Krause y Weis 1991; Baker 1991). La emisión de fluorescencia por la clorofila a se ha convertido en experimentos sobre la fisiología de plantas, en un método importante para evaluar el comportamiento fotosintético (Seaton y Walker 1990; Agati et al. 1995; Osmond y Grace 1995).

La razón F_v/F_M (obtenida en hojas mantenidas en oscuridad durante la transición a una condición de luz) es uno de los parámetros de fluorescencia más utilizados. La fluorescencia mínima, F_0 , es determinada cuando todos los centros de reacción están

abiertos (Q_A totalmente oxidados) y la fluorescencia máxima, F_M , cuando todos los centros están cerrados (Q_A totalmente reducidos). La diferencia entre F_0 y F_M es llamada fluorescencia variable, F_V . La razón F_V/F_M en promedio es de 0.8-0.83 en hojas mantenidas en oscuridad no fotoinhibidas, siendo una medida de la máxima eficiencia cuántica potencial de los FSII (Krause y Weis 1991). La razón F_V/F_M es la eficiencia intrínseca de los FSII en hojas en oscuridad cuando todos los centros de los FSII están abiertos y F_V'/F_M' es la eficiencia de los FSII durante la iluminación bajo radiación fotosintéticamente activa en los centros de los FSII abiertos. Una disminución en la razón de la fluorescencia variable y máxima de la Chl a (F_V/F_V' o F_M/F_M') se utiliza frecuentemente para estudiar cambios en la eficiencia fotoquímica de los FSII. Esta última también refleja la eficiencia con la cual la energía de excitación capturada por la antena colectora de luz es transferida hacia los centros de los FSII (Demmig-Adams et al. 1995).

Similar a lo que ocurre por la fotoinhibición en hojas bajo exceso de luz (disminución en F_V/F_M) la fotoprotección también disminuye la eficiencia cuántica de la fotosíntesis. Procesos fotoprotectores y de disipación de energía preventivos en las antenas colectoras de luz también causan una disminución en F_V/F_M y en F_V'/F_M' por períodos variables de tiempo. Esto ocurre porque el proceso de disipación de la energía de excitación antes de que ésta alcance los centros de reacción de los FSII, compite con el fotoquímico por la energía de excitación y por esto la fotoprotección es asociada con una disminución en la eficiencia intrínseca de los FSII. Es probable que la “fotoinhibición” e.g. una disminución sostenida en F_V/F_M , involucre niveles altos y sostenidos de disipación de la energía dependiente del ciclo de las xantofilas (Adams et al 1995). En relación a esto, se espera que plantas de especies pioneras y otras más tardías en la sucesión, adaptadas a los niveles de

luz en los claros, presenten un mayor y más rápido incremento en el nivel de disipación de energía en la antena colectora de luz, mostrando una rápida disminución en F_v'/F_M' , indicando esto un mayor potencial fotoprotector por disipación de la energía en exceso.

Königer et al. (1995) en un bosque tropical en Panamá, determinaron que el mayor contenido de pigmentos del ciclo de las xantofilas corresponde a las hojas expuestas al sol de las especies de árboles del dosel y los valores más bajos a las plantas de sotobosque. Hojas de plantas en claros presentan valores intermedios en la fotosíntesis máxima y un contenido de pigmentos menor que los de hojas del dosel. Esto podría explicar las diferencias postuladas en el nivel de la fotoinhibición de la fotosíntesis y en la capacidad de recuperación que presentarían las especies que crecen en ambientes con diferentes niveles de luz (Oquist et al. 1992; Lovelock et al. 1994). Es decir, debido a que la fotoprotección es un proceso de disipación de energía mediado por el ciclo de las xantofilas, la aclimatación a mayores niveles de luz estaría asociado con una mayor concentración de estos pigmentos en las hojas. Diferentes publicaciones en macroalgas, cactus y en juveniles de especies de árboles confirman la importancia de la disipación térmica de la energía y su directa relación con estos pigmentos (Franklin et al. 1996; Barker y Adams 1997; Scholes et al. 1997).

En esta tesis se postuló como hipótesis que en las especies tolerantes a la sombra y tardías de la sucesión, la exposición a niveles superiores de luz por rayos de sol o en claros del dosel provocaría una mayor fotoinhibición de la fotosíntesis que en plantas heliófilas, especies pioneras especialistas en colonizar estos ambientes. Esta mayor sensibilidad a la fotoinhibición en las primeras y la mayor tolerancia a altos niveles de luz en las segundas estarían relacionadas tanto con diferencias entre las especies en la capacidad de utilización de la energía de la luz por la actividad fotosintética como con la disipación térmica por

medio del ciclo de las xantofilas, con mayores tasas de fotosíntesis, respuesta de fotoprotección y niveles de pigmentos en las especies y en las hojas de plantas expuestas a mayores niveles de luz.

Justificación

Las investigaciones sobre la respuesta en plantas de bosques tropicales a cambios en el régimen, calidad y cantidad de luz han sido realizadas principalmente en bosques de tierras bajas (Chazdon y Fetcher 1984; Langenheim et al. 1984; Chazdon 1986; Pearcy 1987; Oberbauer et al. 1988; Popma y Bongers 1988; Newell et al. 1993) y está descrito que diversos factores ambientales -temperaturas del aire y del suelo, calidad y cantidad de luz, tasas de descomposición y disponibilidad de nutrientes- cambian de un tipo de bosque a otro a lo largo del gradiente altitudinal en las montañas tropicales (Cavelier 1996). En relación a la fotosíntesis en especies de árboles en bosques tropicales montanos, se ha estudiado el control estomático de intercambio gaseoso en coníferas (Meinzer et al. 1984), encontrándose que las máximas tasas fotosintéticas, entre $5-7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, están por debajo del rango de valores reportados para especies de árboles de bosques secundarios ($13-16 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y de bosques primarios de tierras bajas (4-15, Aylett 1985; 15-20, Zott y Winter 1993; 14-43, Koniger et al. 1995; 6-33, Kitajima et al. 1997). Las bajas tasas fotosintéticas han sido relacionadas con un bajo contenido de nitrógeno foliar en los árboles de bosques montanos y condiciones de crecimiento generalmente menos favorables (Cavelier 1996). García-Núñez et al. (1995), al estudiar la aclimatación fotosintética a la luz en juveniles en un bosque tropical montano, señalan diferencias en los mecanismos de regulación estomática y en las respuestas fotosintéticas entre dos especies de distintos

estados sucesionales, sugiriendo que ambas responden a las variaciones en la luz manteniendo un balance positivo de carbono.

Los bosques tropicales son heterogéneos (predación, microclima, nutrientes, etc.) y al comparar los ambientes desde el sotobosque hasta los claros, la luz es un recurso que presenta un gradiente de disponibilidad para la regeneración de los árboles. Es interesante determinar en las especies de la sucesión en bosques tropicales montanos, adaptaciones para estos ambientes, entre otras, una mayor eficiencia cuántica y mejor utilización de los flecos de luz en plantas del sotobosque, así como mayores tasas fotosintéticas, conductancias estomáticas, conductividad hidráulica del xilema y puntos de saturación lumínicos en plantas de claros, en mayores niveles de luz. En especies de árboles de los bosques tropicales montanos, era necesario estudiar la respuesta en la fotosíntesis a la exposición a luz por períodos transitorios (flecos) o permanentes (claros) y las diferencias en las respuestas en plantas con características de especies tolerantes (tardías) o no (pioneras) a la sombra, para comprender cómo la variación espacial y temporal en la distribución de la luz y la gama de condiciones que esta variación genera, es utilizada entre las especies de la sucesión con diferentes requerimientos lumínicos. Así mismo, era importante conocer si las especies en su regeneración natural en los claros o al permanecer en ambientes sombreados del sotobosque, son más susceptibles a sufrir fotoinhibición y las consecuencias de ésta para las tasas fotosintéticas tanto en niveles de luz limitante como saturante, así como el papel de la fotoinhibición de la fotosíntesis y de los mecanismos de fotoprotección en el balance de carbono en las plantas. Además, es interesante determinar en las especies de la sucesión en bosques tropicales montanos, adaptaciones en las plantas para diferentes ambientes, como podrían ser entre otros una mayor eficiencia cuántica y utilización de los flecos de luz

en el sotobosque, así como la mayor capacidad fotosintética, conductancia estomática, conductividad hidráulica, puntos de saturación lumínicos y fotoprotección en plantas de claros, así como caracterizar las respuestas de aclimatación (*e.g.* cambios en la capacidad fotosintética) y frente a exceso de luz, los mecanismos involucrados en protección al daño (*e.g.* disipación de exceso de energía en la hoja por las xantofilas) en ambientes ecológicamente contrastantes, como sotobosque y claros. Finalmente, en bosques tropicales, debido a su importancia en el ambiente global y a la pérdida potencial de biodiversidad que puede ocurrir como resultado del incremento en la deforestación (Medina 1991) es de interés práctico estudiar y comprender estas respuestas, sus mecanismos y los efectos de la apertura del dosel en las comunidades de plantas, por las consecuencias ecológicas de la formación de claros sobre las especies, sobre la dinámica de la regeneración y la sucesión en estos ecosistemas.

Hipótesis General

Frente a incremento en los niveles o bajo condiciones de luz contrastantes, las especies tardías en la sucesión presentarían respuestas fotosintéticas de aclimatación, de fotoinhibición y tolerancia a exceso de luz, en comparación a las de especies pioneras. Estas diferencias deben reflejar limitaciones o ventajas para cada estrategia de regeneración de las plantas en el ambiente donde se encuentran y el efecto que sobre la actividad fotosintética del régimen y calidad de la luz. Estas diferencias interespecíficas en tolerancia a sombra y en los requerimientos lumínicos tendrían un papel determinante en la dinámica de las especies posterior a la formación de los claros y deberán modular la sucesión en los bosques tropicales montanos.

Hipótesis Específicas

1.- El potencial de aclimatación a cambios en la intensidad de la luz estaría **relacionado** con el hecho de que las plantas experimentan diversos ambientes de luz a lo **largo** de su desarrollo y con diferentes niveles de sensibilidad a la fotoinhibición entre las **especies**. Se postula que en respuesta al régimen e intensidad de la luz propio de la **formación** de un claro –incremento repentino en los niveles de radiación- las especies **pioneras** deben presentar una menor fotoinhibición, así como una recuperación de la **fotoinhibición** y aclimatación fotosintética más rápidas que las tardías en la sucesión.

2.- Debido a que los rayos de sol son un recurso limitado, la utilización efectiva de **ellos** podría tener un significado adaptativo para plantas que crecen en ambientes sombríos. **Se** postula que plantas tolerantes a sombra –tardías- deberían ser más eficientes en los **niveles** de luz característicos del sotobosque y presentar una más rápida inducción de la **fotosíntesis** frente a un incremento repentino en los niveles de luz.

3.- En las especies tolerantes a sombra y más tardías en la sucesión, la exposición a **niveles** superiores de luz por rayos de sol o claros del dosel, produciría una mayor **fotoinhibición** de la fotosíntesis que en plantas heliófilas, especies pioneras especializadas **en** colonizar estos ambientes. Esta mayor sensibilidad a la fotoinhibición en las primeras y **la** tolerancia a altos niveles de luz en las segundas, estarían relacionadas tanto con **diferencias** entre las especies en la capacidad de utilización de la energía de la luz por la **actividad** fotosintética como con la disipación térmica por medio del ciclo de las xantofilas, **con** mayores tasas de fotosíntesis y respuesta de fotoprotección en las especies y en las **hojas** de plantas expuestas a mayores niveles de luz.

Objetivo General

Caracterizar el ambiente físico de un bosque montano tropical y relacionarlo -al evaluar parámetros fisiológicos y metabólicos en plantas de sotobosque y de claros- con adaptaciones para hábitats ocupados por especies pioneras y tardías en la sucesión. Además, estudiar los mecanismos de aclimatación, de fotoinhibición y de fotoprotección que expliquen las diferencias fotosintéticas y en la capacidad de aclimatación a la luz en plantas con ambos tipos de regeneración.

Objetivos Específicos

I.- Caracterizar el ambiente físico del sotobosque y claros en un bosque montano tropical, midiendo el patrón de radiación global, de radiación fotosintéticamente activa, las temperaturas del suelo, del aire, la precipitación y la humedad relativa.

II.- Comparar en plantas de claros y de sotobosque, algunos parámetros fisiológicos y metabólicos (eficiencia cuántica, puntos de compensación y saturación por luz de la fotosíntesis, fotoinhibición, conductancia estomática, conductividad hidráulica del xilema, contenido de nitrógeno foliar) para evaluar entre las especies pioneras y tardías adaptaciones para cada ambiente y su relación con la estrategia de regeneración en árboles.

III.- Determinar en juveniles y adultos en el sotobosque y en los claros, el efecto del régimen e intensidad de la luz en estos ambientes en provocar fotoinhibición de la fotosíntesis y comparar entre ambos estados del desarrollo, la capacidad fotosintética de aclimatación a la luz entre especies pioneras y tardías. Así mismo, como mecanismo asociado a la fotoprotección, determinar en plantas adaptadas a diferentes ambientes de luz, la capacidad de disipación de energía por medio del ciclo de las xantofilas.

IV.- Estudiar la capacidad de aclimatación en especies pioneras y tardías de la sucesión bajo condiciones controladas, evaluando la respuesta fotosintética y la fotoinhibición en plantas repentinamente sometidas a niveles de luz altos y permanentes. Asimismo, frente a un incremento transitorio en los niveles de luz, caracterizar la inducción fotosintética entre especies pioneras y tardías de la sucesión.

V.- Estimar el efecto de la fotoinhibición en el balance de carbono de las plantas a lo largo del proceso de aclimatación fotosintética frente a niveles de luz mayores, entre especies de la sucesión con diferentes niveles de tolerancia a la sombra.

METODOLOGÍA

Área de Trabajo y Especies Seleccionadas

Se realizó la caracterización del ambiente físico del sotobosque y claros, además de los experimentos en condiciones de campo en La Mucuy, un bosque húmedo montano tropical o bosque nublado ($08^{\circ} 38' N; 70^{\circ} 56' O$, *ca.* 2450 msnm) del Parque Nacional Sierra Nevada, Edo. Mérida, Venezuela (Figura 1). La Mucuy presenta una vegetación siempreverde, separándose por la composición florística en una selva “mixta” entre los 2.300-2.600 msnm y una selva de “pino achaparrado” entre los 2.800-3.200 msnm. Las especies de árboles seleccionadas para este estudio son parte del tipo mixto, que con más de 50 especies arbóreas presenta dos y a veces hasta tres estratos de arboles: Un dosel formado por copas anchas densamente cerradas de entre 30 a 35 m, y los pisos mediano e inferior que alcanzan los 20-25 m y 6-15 m, respectivamente (Lamprecht 1954). La precipitación anual alcanza un promedio de 1.670 mm y a pesar de mínimos mensuales en diciembre, enero y febrero, no existe una estación seca prolongada. La temperatura promedio es de *ca.* $11.8^{\circ}C$, con máximas y mínimas de *ca.* 25° y $5^{\circ}C$, respectivamente.

Se seleccionaron especies con las siguientes características: 1) plantas que requieren plena insolación o que se regeneran tolerando la sombra en sus estados juveniles, 2) con regeneración como pionera o tardía en la ocupación de claros, y 3) de acuerdo a su importancia en la flora de bosques primarios y secundarios (Lamprecht 1954; Sarmiento et al. 1971; Villaquirán y Calderón 1987; García-Núñez et al. 1995):

SITUACION RELATIVA NACIONAL



SITUACION RELATIVA REGIONAL

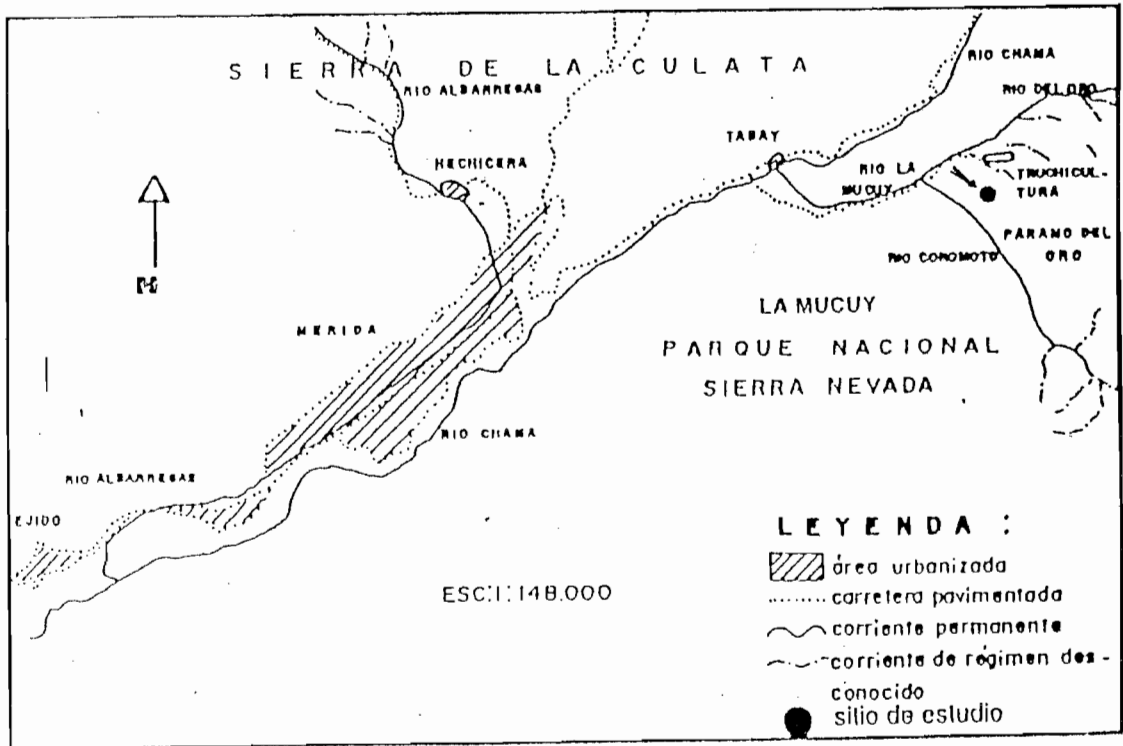
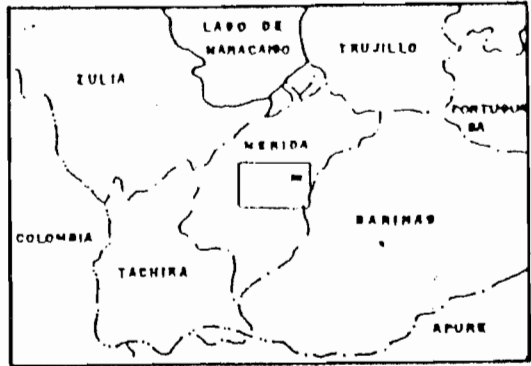


Figura 1. Área de trabajo en el bosque montano tropical "La Mucuy" (Chacón 1995).

<u>Especie</u>	<u>Familia</u>	<u>Requerimiento de Luz</u>	<u>Regeneración</u>
<i>Montanoa quadrangularis</i>	Compositae	Heliófito	Pionera
<i>Alchornea grandiflora</i>	Euphorbiaceae	Semi-heliófito	Pionera
<i>Brunellia integrifolia</i>	Brunelliaceae	Esciófito	Tardía

Estas especies presentan diferencias en cuanto a la tolerancia o no a sombra y a los ambientes que frecuentemente ocupan. *Montanoa quadrangularis* (anime) es una especie pionera de claros grandes que no se encuentra en ambientes de sombra en el sotobosque o en hábitats parcialmente sombreados con intensidades de luz bajas. *Alchornea grandiflora* (algodón) es una especie de estadios sucesionales tempranos (García-Núñez et al. 1995), cuyas plántulas se encuentran en claros más pequeños que los ocupados por *M. quadrangularis*, pero presentándose en ambientes de menor radiación. Esto sugiere que los juveniles de esta especie toleran parcialmente la sombra como lo corrobora el hecho de encontrarla en lugares parcialmente sombreados bajo el dosel y en los bordes de los claros. En comparación a las especies descritas, *Brunellia integrifolia* (guamo) se encuentra en sus estadios juveniles en el sotobosque -sin encontrarla frecuente en los ambientes abiertos formados por claros- y los adultos alcanzando a formar parte de las especies del dosel. En base a la caracterización inicial de este grupo de especies en la sucesión del bosque montano tropical, se realizaron los experimentos que a continuación se describen.

Caracterización del Sotobosque y de Claros

Para caracterizar el ambiente en el cual se encuentran las plantas en el bosque montano tropical, se realizaron 4 cursos diarios en el sotobosque y en claros de dosel, evaluando, en los claros, las temperaturas del suelo, del aire, la radiación global y la

radiación fotosintética activa, la humedad relativa del aire y la precipitación por medio de una estación microclimática Li-COR 1000 (Li-COR, Lincoln, EUA). Para el sotobosque se utilizó un grupo de termopares de cobre-constantan colocadas a 5, 1.5 y 0 m. de altura, conectados a un microvoltímetro digital (Data Precision, Mod. 258, EUA). La humedad relativa se midió por medio de un psicrómetro ventilado Assmann colocado a 1 m de altura y la radiación total y fotosintética activa fueron determinadas respectivamente con un piranómetro y un sensor cuántico (Li-COR 190B, Lincoln, EUA).

Fotosíntesis y Eficiencia Cuántica (Fotoinhibición) Diarias en las Especies

Para caracterizar adaptaciones metabólicas y fisiológicas en las plantas a cada ambiente de luz, así como diferencias entre especies pioneras y tardías, se estudiaron en juveniles de plantas de las tres especies, en el ambiente donde se encuentran, cursos diurnos de fotosíntesis, el grado y el nivel de la disminución en el rendimiento cuántico máximo de los FSII en condiciones naturales en las hojas y se tomaron muestras ó se determinaron en condiciones de laboratorio los siguientes parámetros en las plantas:

Fotosíntesis: -Curvas de Fotosíntesis (A) vs Radiación Fotosintética Activa (PAR) - Rendimiento Cuántico (ϕ) y Fotosíntesis Máxima (A_{max}) -Puntos de Compensación y Saturación Lumínica de la Fotosíntesis -Respiración en Oscuridad -Transpiración y Conductancia Estomática -Conductividad Hidráulica del Xilema -Nitrógeno y Peso Específico Foliar (masa/área foliar) -Eficiencia Cuántica de la Fotosíntesis o Rendimiento Cuántico Máximo de los FSII (Fluorescencia de Clorofila a).

El contenido total de nitrógeno foliar se determinó por el método microkjeldahl a partir de tejido fresco de hojas, realizando una titulación con ácido sulfúrico (H_2SO_4) 0.014 N. El peso específico foliar se midió secando superficies de hojas de áreas conocidas en una estufa a $80^\circ C$ hasta peso constante, entre 3 y 5 días. La conductividad hidráulica del xilema en las plantas se determinó cortando segmentos de tallos sumergidos en un recipiente con agua corriente, eliminando con una cuchilla la corteza y el tejido no xilemático, conectando los dos extremos del tallo (entre 3 y 7 cm) a lo largo de un sistema continuo de agua. En éste, se colocó un recipiente con un litro de agua a 1 m de altura sobre la mesa donde se realizaron las mediciones, conectando por una tubería de plástico de 3-4 mm de diámetro a uno de los extremos del tallo y en el otro extremo del tallo, una tubería de un diámetro inferior, conectada a su vez a una pipeta en la que se midió el flujo de agua que pasa a través del tallo. Para estimar la conductividad hidráulica se tomó en cuenta el tiempo en minutos que se demora el agua en la pipeta en recorrer una determinada distancia en mm. El cálculo de la conductividad hidráulica se realizó en base a las ecuaciones descritas por Tyree y Ewers (1996).

Se realizaron mediciones de radiación fotosintética activa (PAR), conductancia estomática (gs), asimilación de CO_2 (A) y eficiencia cuántica en los FSII (F_v/F_m) a las 9 y a las 13 h para investigar diferencias en estos parámetros entre plantas tolerantes o no a sombra y que generalmente son consideradas especialistas de claros (*Montanoa quadrangularis*, *Piper sp.* (Piperaceae) y una especie arbustiva de la familia Moraceae) respecto a otras especies consideradas tolerantes a sombra y que son sólo frecuentes en el sotobosque (*Bumelia integrifolia* junto a una especie de la familia Rubiaceae) o que siendo parcialmente tolerantes a sombra, se benefician por la formación de claros en el dosel

presentando un mayor crecimiento en intensidades de luz intermedias a altas (*A. grandiflora* y una especie de la familia Melastomataceae). Además, es importante señalar que para los juveniles muestreados en los claros, por su tamaño y las condiciones de establecimiento que presentaban, se supuso que las hojas habrían crecido y permanecido en plena exposición solar y/o se hallaban por lo tanto aclimatadas a los altos niveles de radiación solar en estos ambientes.

Aclimatación Fotosintética, Eficiencia Cuántica de la Fotosíntesis y Fotoprotección en las Plantas a Plena Luz Solar

Para caracterizar diferencias en la respuesta de aclimatación fotosintética entre las especies a niveles de luz característicos del sotobosque y de los claros, así como la rapidez y el grado de fotoinhibición después de la exposición a plena luz solar de plantas mantenidas a niveles relativamente bajos de luz, se realizaron experimentos colocando juveniles (5 plantas de cada especie) en condiciones lumínicas similares a las encontradas en el ambiente donde frecuentemente se encuentran en el campo, con máximos de luz natural de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (sotobosque) o $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de luz (claros). Previamente a los experimentos, plantas de las tres especies fueron transplantadas a maceteros con el suelo del sitio donde se encontraban en el campo, permaneciendo en un invernadero por 60 días como período de recuperación y estandarización con máximos de luz natural entre 300 y $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y en las mismas condiciones de temperatura, humedad y riego. Al inicio del experimento, a los días 0, 5, 18, 45 y 90 después de colocar las plantas a cada nivel de luz, se procedió a:

A.- En plantas bajo ambos tratamientos, evaluar en el laboratorio la actividad fotosintética bajo diferentes niveles de luz, incrementándola progresivamente desde oscuridad hasta luz saturante ($\geq 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Para realizar estas curvas de fotosíntesis-radiación, se utilizó una fuente de luz de 1000 W, sombreando las plantas por medio de filtros neutros para disminuir la intensidad lumínica. Se determinó la respiración en oscuridad, la tasa de fotosíntesis máxima (A_{max}) y los puntos de compensación (PCL) y de saturación (PSL) lumínica de la fotosíntesis. Así mismo, con los niveles de luz en el rango más bajo, entre 0 y $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ se estimó la eficiencia o rendimiento cuántico de la fotosíntesis. La respuesta y el proceso de aclimatación fotosintética de las plantas en el tiempo a los niveles de luz de ambos tratamientos, se evaluó comparando los parámetros fotosintéticos descritos y otros de intercambio gaseoso en las plantas, como transpiración y conductancia estomática, determinados en condiciones controladas de luz y temperatura con un analizador infrarrojo de intercambio gaseoso (IRGA, LCA4, Analytical Development Company Ltd., Hoddesdon, Reino Unido).

B.- Para comparar entre las especies las diferencias en la susceptibilidad y el nivel de fotoinhibición de la fotosíntesis frente al incremento en los niveles de luz, por ejemplo, por la exposición repentina y permanente de las plantas a luz solar directa, se evaluó la emisión de fluorescencia de la clorofila a en plantas que han permanecido 3 meses bajo ambos niveles de luz, $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (sotobosque) o $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de luz (claros). Se midió en tres plantas de cada especie y en cuatro hojas por planta (a las 7 y 14 h los días 1, 3, 6, 10, 15, 20, 45 y 90) diferentes parámetros, entre ellos, la fluorescencia mínima (F_0), la máxima (F_M) y la diferencia entre ambos, la fluorescencia variable (F_V). Además, se estimó en ambos tratamientos lumínicos a lo largo de diferentes tiempos de duración del

experimento (0, 5, 18, 45 y 90 días) el efecto de la fotoinhibición en la asimilación de CO₂ (balance de carbono) tomando en cuenta los cambios en la eficiencia cuántica y en las tasas máximas de fotosíntesis en las plantas. Los diferentes parámetros de la emisión de fluorescencia de la clorofila se determinaron con un sistema de medición de fluorescencia modulada MFMS/2S (Fluoroprobe 1, Hansatech Instrument Ltd., Kings Lynn, Norfolk, Reino Unido).

Además, se realizaron mediciones adicionales bajo condiciones controladas, los días 0, 45 y 90 después de colocar las plantas a plena exposición solar. Para los días señalados, se sometieron hojas de plantas de cada una de las especies a diferentes niveles de luz entre un nivel mínimo de 350 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y un máximo de 1750 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (promedio \pm 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) cada tratamiento de luz separado del siguiente por 350 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, manteniendo constante este nivel de luz por 5 h. Se estudió el efecto del nivel y tiempo de exposición a las diferentes intensidades de luz, evaluando las tasas fotosintéticas y parámetros tales como transpiración, conductancia y resistencia estomática al inicio, a 2.5 h y a las 5 h de mantener iluminadas las hojas en cada nivel de luz. La fotoinhibición de la fotosíntesis (rendimiento cuántico máximo) se midió al final del período de iluminación por 5 h, colocando las plantas al menos 15 min. en oscuridad previo a las mediciones de fluorescencia. La recuperación de la fotoinhibición se estimó evaluando nuevamente todos estos parámetros después de mantener las plantas por 2 y 12 h en oscuridad.

C.- Para estimar el papel de los pigmentos del ciclo de las xantofilas en la disipación térmica de la energía de excitación en las hojas, principalmente en plantas aclimatadas a altos niveles de luz, a los 90 días de plena exposición solar se determinó el "quenching" de fluorescencia fotoquímico y no fotoquímico. Para esto, plantas de las tres especies

mantenidas en oscuridad, se iluminaron repentinamente por 30 min. con *ca.* $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y posteriormente se colocaron por un período de recuperación de 20 min. con luz del rojo lejano (730 nm) de baja intensidad. Se estimó la eficiencia intrínseca de los FSII en oscuridad (F_V/F_M) a diferentes tiempos de 5, 10, 20 y 30 min. a lo largo del período de iluminación por 30 min. (F_V'/F_M') para realizar una cinética de los cambios en la eficiencia de los FSII y después, en el período de recuperación (F_V/F_M). Se estimó la proporción de la luz absorbida que se utilizó en la vía fotoquímica y la disipada por las xantofilas, cuantificando los cambios en la eficiencia de los FSII. La fracción de luz absorbida utilizada en el transporte de electrones fotosintéticos esta dada por la eficiencia de los FSII bajo las condiciones de iluminación $(F_M' - F)/F_M'$ y la fracción de luz absorbida disipada por la vía de disipación térmica de la energía de excitación, se estimó de la disminución en la eficiencia intrínseca de los centros abiertos en los FSII, que ocurre como resultado de la disipación de energía. Esta disminución se expresa como F_V/F_M en oscuridad menos F_V'/F_M' después de 30 min. de que las hojas son iluminadas bajo *ca.* $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Además, estos resultados fueron comparados en el mismo grupo de especies aclimatadas a niveles bajos de radiación, similares a aquellos en los que permanecieron antes de ser colocadas a plena exposición solar.

Respuesta de Inducción Fotosintética en las Especies Frente a Incrementos de Luz

Para evaluar limitaciones en la respuesta de inducción fotosintética de las especies a los rayos de sol por la conductancia estomática o por la modulación por luz de la actividad de la Rubisco, se realizó un experimento simulando lo que ocurre con las plantas del sotobosque, colocándolas bajo $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y repentinamente a un nivel mayor de 500

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 10 min., regresando luego al nivel de luz inicial. Las plantas utilizadas para este experimento se transplantaron y fueron mantenidas en condiciones de recuperación en un sitio parcialmente sombreado del campo por 15 días, previo a la realización del experimento descrito. Las plantas al momento de realizar las mediciones permanecieron al menos 1 h en el nivel bajo de luz y las mediciones de intercambio gaseoso se realizaron registrando cada 20 seg. la tasa fotosintética, la transpiración, conductancia y resistencia estomática. El estado de inducción fotosintética se estimó en base a la ecuación (Chazdon y Percy 1986):

$$\text{Estado de Inducción Fotosintética} = \frac{A_T - A_B}{A_A - A_B}$$

Donde A_T , es la tasa de asimilación a cualquier tiempo T (un promedio de 3 registros) y A_B y A_A las tasas de asimilación en estado estacionario en baja (50) y alta radiación ($500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), respectivamente. En cada una de las especies se calculó el período de inducción requerido para alcanzar 50% (T_{50}) y 90% (T_{90}) de la tasa de asimilación de estado estacionario durante la respuesta de inducción fotosintética, así como también el estado de inducción fotosintética a los 100, 300 y 500 segundos para el cambio de luz desde baja a alta radiación, de 50 hasta $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente.

Curvas de fotosíntesis (A) vs Concentración interna de CO_2 (Ci)

Para caracterizar las limitaciones estomáticas y de carácter bioquímico –por las enzimas encargadas de la fijación de carbono en la hoja- en las tasas de fotosíntesis, se realizaron tanto en condiciones de campo y de laboratorio mediciones de las tasas

fotosintéticas bajo diferentes concentraciones de CO₂, entre 150 y 1200 ppm. En el campo, las mediciones se realizaron entre las 10 y las 15 h dentro del periodo del día con radiación saturante para la fotosíntesis, sobre 1200-1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En el laboratorio, el nivel de luz fue siempre entre 800 y 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y se utilizó en ambos casos una bombona con gas de 1500 ppm de CO₂ como fuente para cambiar el Ci. Con esta fuente de alta concentración de CO₂ en el LCA4 fue posible obtener valores de hasta 1400 ppm de CO₂ en el aire que ingresa a la cámara del analizador infrarrojo de gases donde se encuentra la hoja. Se calculó la limitación estomática relativa para la fotosíntesis como la diferencia entre la tasa de asimilación (A) medida a la concentración de CO₂ atmosférico normal en el campo y la tasa de asimilación (A_o) de la curva de respuesta A/Ci -que es la tasa a la cual no hay limitación estomática- cuando el valor de Ci es igual a la concentración de CO₂ ambiental (320-350 ppm). La limitación relativa (L) por los estomas, se estimó como $L = (A_o - A) / A_o$ según está descrito por Farquhar y Sharkey (1982).

RESULTADOS

Caracterización del ambiente físico en el sotobosque y en claros

Un curso diario de 24 h representativo del sotobosque y de un claro de 200 m² del bosque montano tropical La Mucuy muestra las diferencias para ambos ambientes en la temperatura del suelo y del aire, la humedad relativa del aire y principalmente la radiación total y fotosintética activa (Figura 2). En el claro, las temperaturas tanto del suelo como del aire son más altas a lo largo de las horas de luz que las registradas en el sotobosque, presentándose las mayores diferencias (5-7°C) entre las temperaturas del suelo de ambos ambientes en las horas próximas al mediodía. Asimismo, entre las 12 y las 14 h se presentó la mayor diferencia en la humedad relativa en ambos ambientes, como también los valores mínimos a lo largo del día, de 85% y 58% para el sotobosque y el claro, respectivamente. En las horas nocturnas, tanto las temperaturas como la humedad relativa se hacen similares, alcanzando para este último parámetro ca. 100% rápidamente después del atardecer.

Respecto a los niveles de radiación total y fotosintética activa, estos son a lo largo del día dos órdenes de magnitud mayores en los claros respecto a los de sotobosque. A pesar de que permanecen altos desde las 8 hasta las 16 h, es hacia las horas del mediodía en que se alcanzan los valores máximos llegando a 1000 W m⁻² y 1800 μmol m⁻² s⁻¹, respectivamente. En el sotobosque, sin embargo, sólo se alcanzan máximos de 20 W m⁻² y de 15 μmol m⁻² s⁻¹ de radiación total y fotosintética activa, respectivamente (Figura 2).

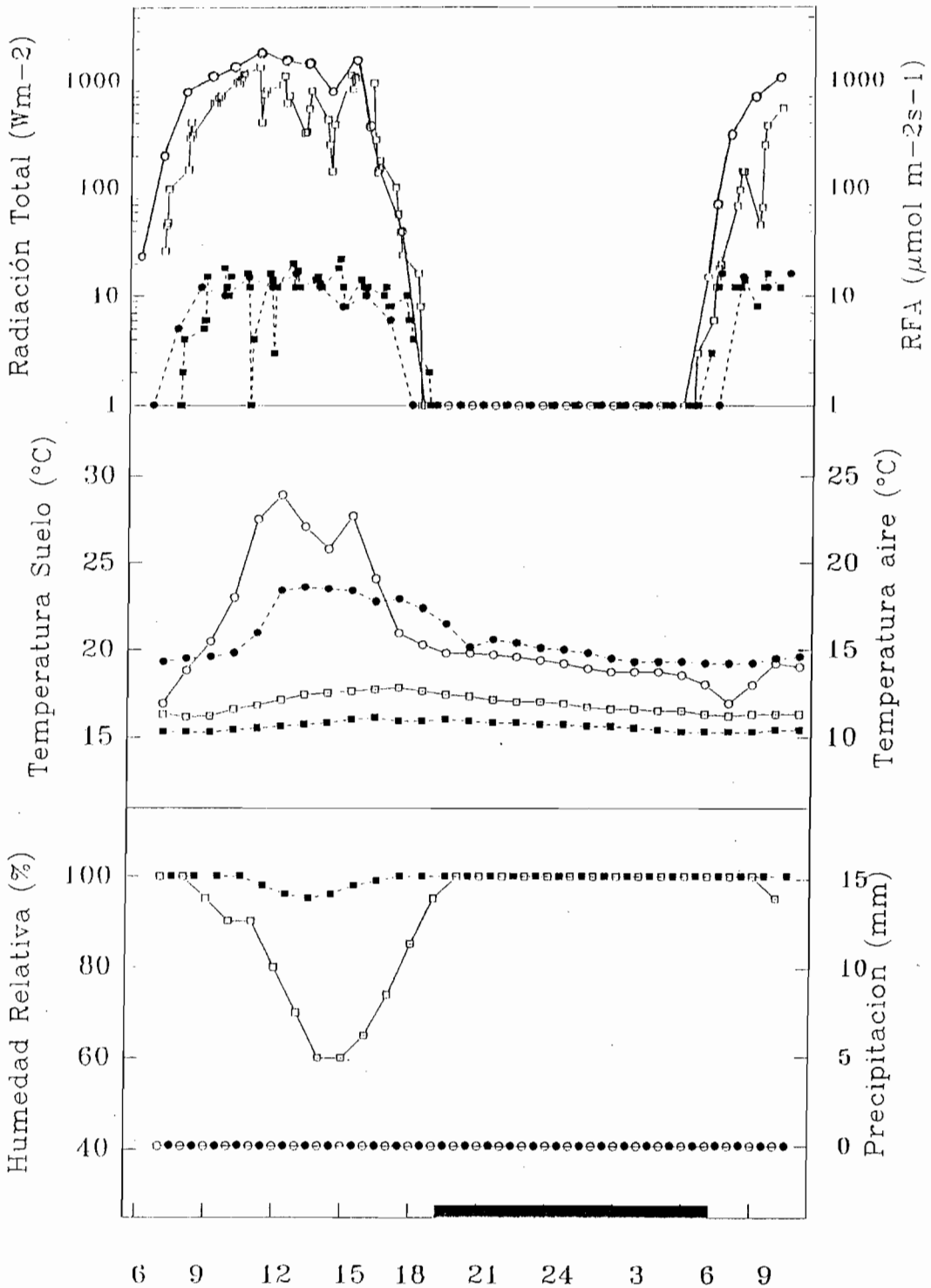


Figura 2. Curso diario (23 al 24.05.1996) de la radiación total (\square), fotosintética activa (\circ), temperaturas del suelo (\square), del aire (\circ), la humedad relativa del aire (\square) y la precipitación total (\circ) en el sotobosque (símbolos llenos, $\blacksquare \bullet$) y en el claro (símbolos vacíos, $\square \circ$).

Cursos diarios de fotosíntesis y del rendimiento cuántico máximo en juveniles en el sotobosque y en los claros

Cursos diarios (n=6) realizados en juveniles de las tres especies en su ambiente original (sotobosque, claros pequeños y claros grandes) muestran importantes diferencias en los niveles de luz y por tanto, en las tasas fotosintéticas que alcanzan, así como el nivel y grado de disminución en el rendimiento cuántico máximo que presentan (Figura 3). En la época húmeda (Fig. 3a) en la especie del sotobosque, *B. integrifolia*, los niveles de radiación fotosintética activa permanecen entre 5 y 18 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante todo el día, presentando esta especie bajas tasas fotosintéticas, cercanas al punto de compensación lumínico. En plantas del sotobosque no se presentó una disminución en el rendimiento cuántico máximo (observado como un descenso de F_V/F_M en las hojas) permaneciendo la razón F_V/F_M en valores superiores a 0.75 a lo largo del día, recuperándose a cerca de 0.8 en las últimas horas de la tarde. En contraste, plantas en los claros de las especies *A. grandiflora* y *M. quadrangularis* recibieron niveles de luz superiores, alcanzando mayores tasas de fotosíntesis y para ambas especies, una disminución importante después del medio día en la razón F_V/F_M , disminución característica de una menor eficiencia en los FSII. En la época seca (Fig 3b) las tasas fotosintéticas máximas ($5.84 \pm 1.2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y la baja en la eficiencia fotosintética más importante a lo largo del día para esta especie, con una F_V/F_M de 0.61 ± 0.04 y 0.56 ± 0.03 entre las 13 y las 16 h, respectivamente, coincidieron con los máximos niveles de luz en *A. grandiflora* ($>1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Asimismo, en la especie que se halla en claros más grandes, *M. quadrangularis*, las máximas tasas fotosintéticas alcanzadas duplican las máximas en *A. grandiflora* ($12.5 \pm 1.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) se encontraron con los máximos niveles de luz ($>1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Además, es en este

período en que F_V/F_M disminuye a mínimos entre 0.68 ± 0.02 y 0.71 ± 0.01 a las 13 y a las 16 h, respectivamente. Este comportamiento es similar a los observados en diferentes cursos diurnos (ver anexos). La recuperación a valores más altos, incluso con altos niveles de luz en la tarde, es más rápida en esta especie que en *A. grandiflora*, aunque ambas se recuperan completamente en el período nocturno y para las 7 a.m. del día siguiente, se encuentra el valor máximo de F_V/F_M sobre 0.8 registrado a las 7 a.m. el día anterior. Finalmente, para las dos especies de claros y en la época seca, se encontró una disminución importante de la conductancia estomática a lo largo del día, llegando a un mínimo de ca. $5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 16 h en *M. quadrangularis* (Fig 3b).

Se encontró una relación entre el nivel de luz al que están expuestas cada una de las especies en condiciones naturales y las tasas fotosintéticas máximas (Figura 4). Si suponemos que los máximos niveles de luz fuese el factor determinante del grado de disminución en el rendimiento cuántico máximo que presentarían, los resultados sugieren que entre *M. quadrangularis* y *A. grandiflora* -especies que ocupan los claros grandes y pequeños, respectivamente- habría diferencia en la sensibilidad a exceso de luz y por lo tanto, en la menor eficiencia del FSII que presentan hacia el mediodía (Figura 5). Una razón F_V/F_M más alta en *M. quadrangularis* (Fig 5b), a pesar de estar sometida a lo largo del día a niveles mayores de radiación que *A. grandiflora*, sugiere que las hojas en esta última son más sensibles a presentar un descenso en este parámetro por luz en exceso, a pesar de estar "aclimatadas" a las condiciones de luz en los claros. La menor eficiencia del FSII en las especies de claros, en razón de la edad relativa de las hojas, muestra que en las más jóvenes o apicales fue menor el rendimiento cuántico máximo que en las basales, pero encontrándose nuevamente los valores más bajos de F_V/F_M en *A. grandiflora* (Figura 5b).

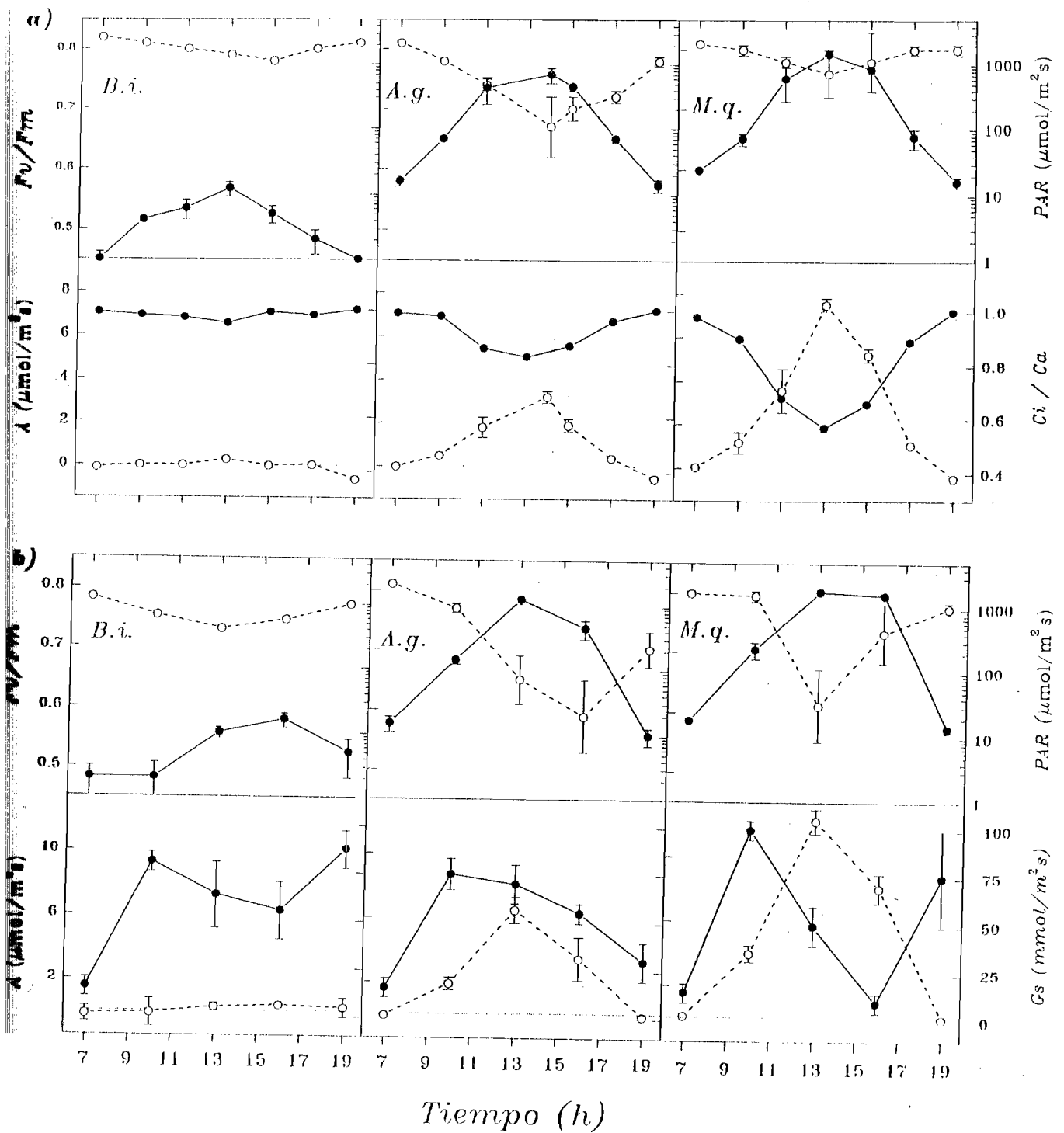


Figura 3. Rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m ○); radiación fotosintética activa (PAR ●); fotosíntesis neta (A ○) y razón entre la concentración interna (C_i) y externa (C_a) de CO_2 (C_i/C_a ●) en un curso diario de la época húmeda el 05.07.96 a) y de la conductancia estomática (gs ●) en la época seca el 24.01.97 b) en *B. integrifolia* (B.i.), *A. grandiflora* (A.g.) y *M. quadrangularis* (M.q.). Los valores son medias \pm la D.E. para un $n=5$.

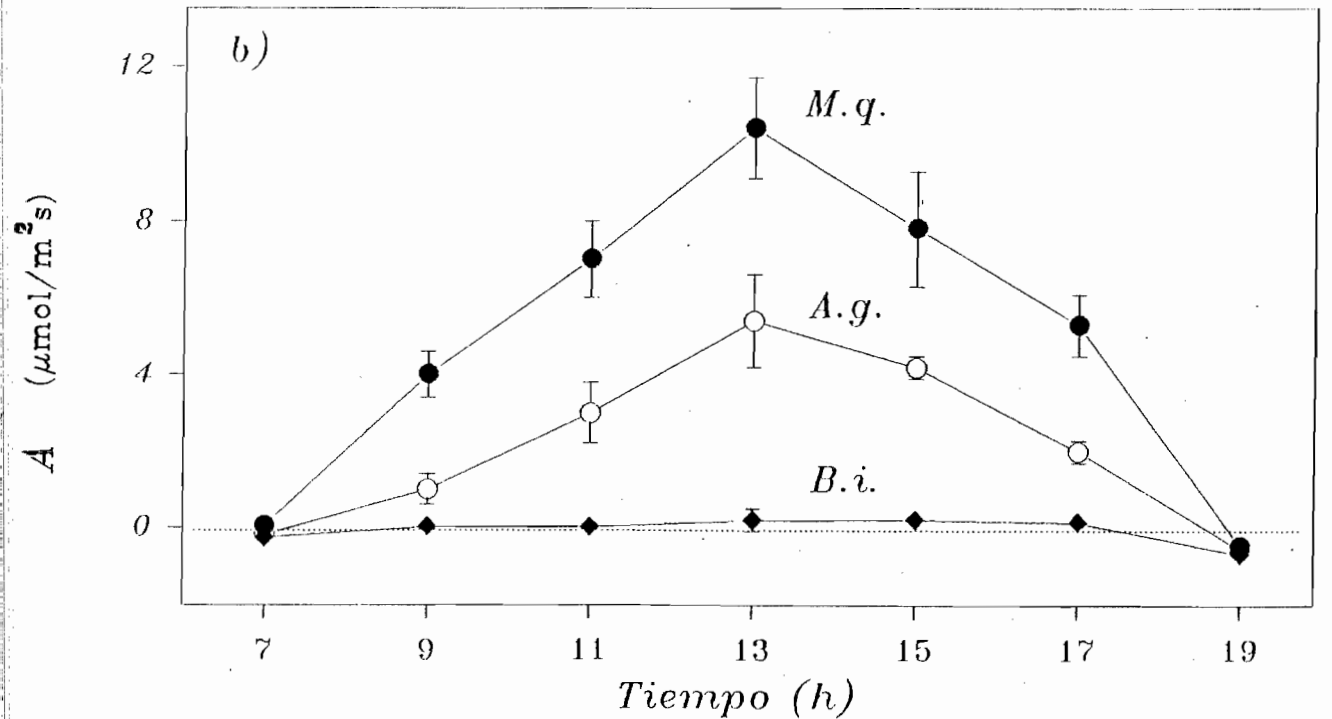
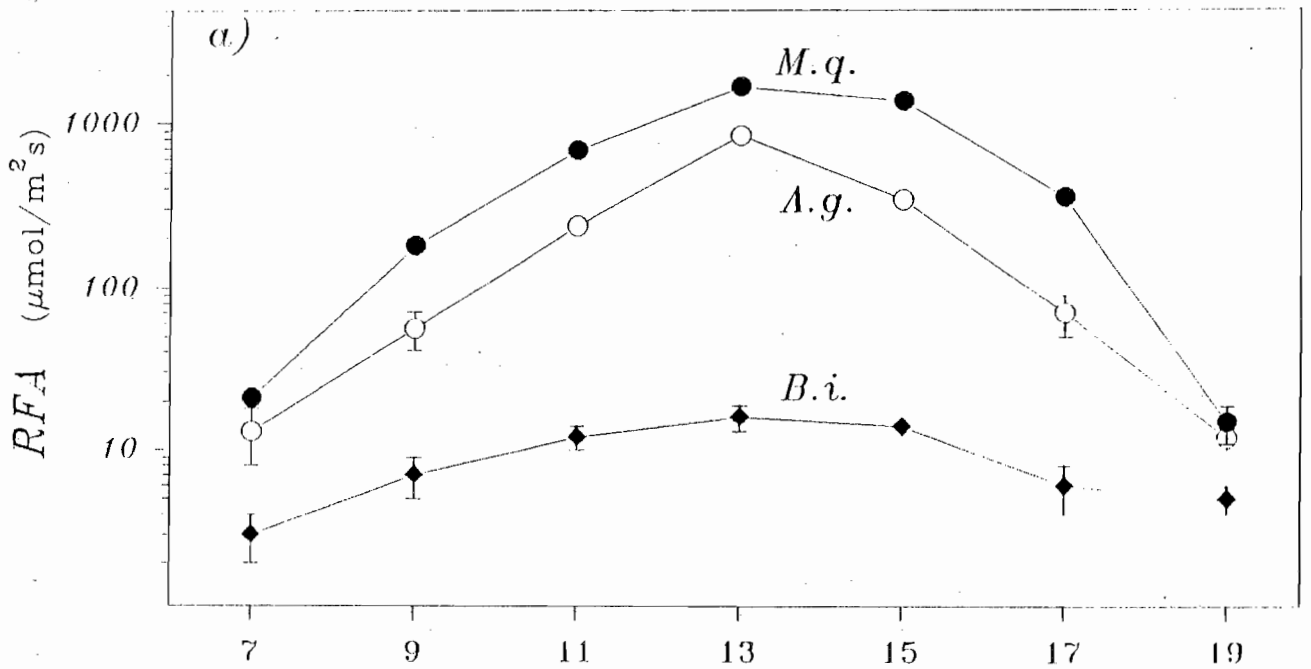


Figura 4. a) Curso diario de la radiación fotosintética activa (RFA) y b) de la fotosíntesis neta (Λ) el 29.06.1996 para *B. integrifolia* (*B.i.*), *A. grandiflora* (*A.g.*) y *M. quadrangularis* (*M.q.*) en los ambientes donde se encuentran en el campo, en el sotobosque y en los claros.

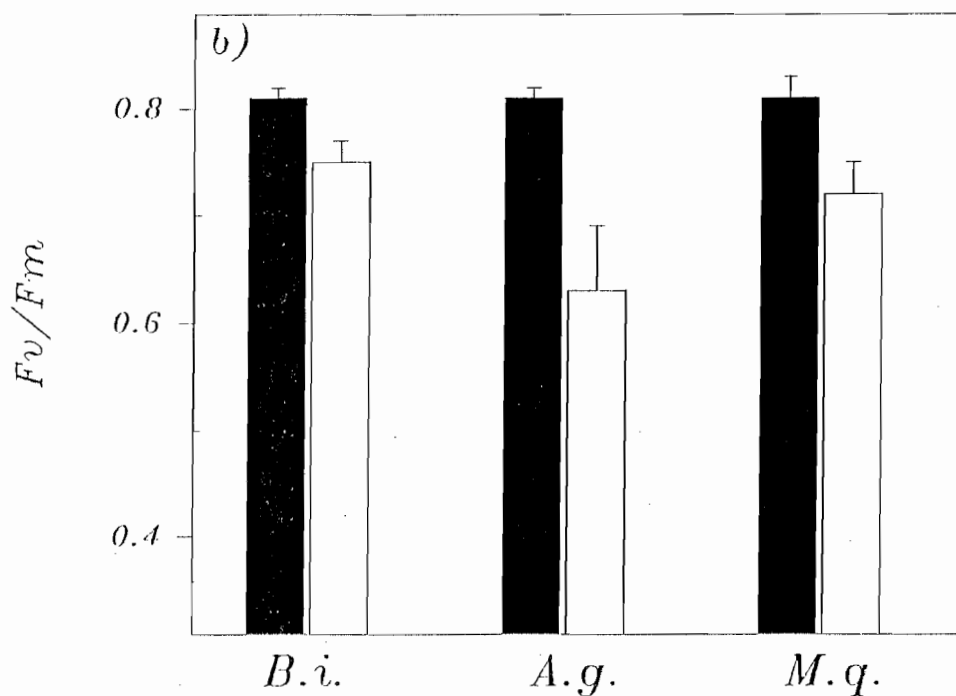
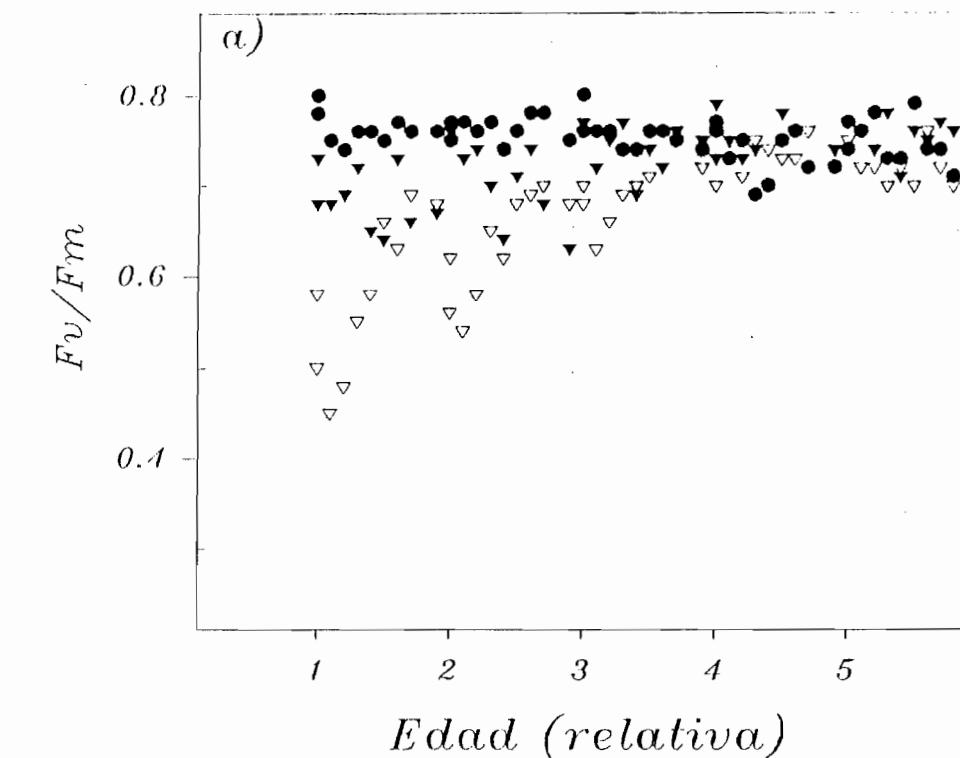


Figura 5. a) Rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) en las hojas de edades y posiciones relativas diferentes, desde las más jóvenes o apicales (1) a las más maduras o basales (5) en *M. quadrangularis* (\blacktriangledown), *A. grandiflora* (∇) y *B. integrifolia* (\bullet). b) Rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) en las especies *M. quadrangularis*, *A. grandiflora* y *B. integrifolia* a las 7 a.m. (barras solidas) y a las 13 p.m. (barras vacias). Los valores son medias \pm D.E. de $n=25$.

Diferentes parámetros fotosintéticos y metabólicos muestran las diferencias en la capacidad de las diferentes especies para ocupar los ambientes de claros y del sotobosque (Tabla 1). Mayores tasas de fotosíntesis, conductancia estomática, punto de saturación lumínico, conductividad hidráulica del xilema en los tallos, además del alto contenido de nitrógeno junto a un bajo peso específico foliar, son características que en *M. quadrangularis* tendrían un importante valor adaptativo para la ocupación de claros, en comparación con los menores valores en estos parámetros en *A. grandiflora* y *B. integrifolia*. En *A. grandiflora* se encuentran, principalmente, tasas de asimilación de CO₂ intermedias (5-6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) con puntos lumínicos de saturación bajos, junto a una conductividad hidráulica del xilema inferior, así como el menor contenido de nitrógeno foliar. La especie del sotobosque, *B. integrifolia*, presenta una baja tasa fotosintética, los más bajos puntos saturantes de luz y de respiración, el mayor contenido de nitrógeno así como un peso específico foliar intermedio y la menor conductividad hidráulica del xilema ($5.8 \times 10^{-3} \text{ Kgs}^{-1}\text{m}^{-1}\text{MPa}^{-1}$) como características de las plantas que están ocupando ambientes con limitaciones en el recurso luz. En las curvas A/Ci para un valor del Ci de 350 vpm (CO₂ externo en que se realizaron los experimentos) se estimaron unas tasas de A_{max} de 8.5, 7.5 y 13.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *B.i.*, *A.g.* y *M.q.*, respectivamente (Figura 6). Comparando estas tasas con las A_{max} de la Tabla 1, se encuentra que la limitación estomática para las mismas especies es de ca. un 42, 29 y 7%, respectivamente. Estas tasas de A_{max} de las curvas A/Ci comparadas con las de plantas aclimatadas por 90 días a plena exposición de luz solar (Tabla 3) indican que las limitaciones estomáticas no serían importantes para que en *B. integrifolia* y en *A. grandiflora* puedan alcanzarse tasas fotosintéticas mayores, de 10.02 y de 9.06 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente.

Tabla 1. Características fotosintéticas y metabólicas en las hojas de los juveniles de las tres especies *M. quadrangularis*, *A. grandiflora* y *B. integrifolia*: A_{max} (fotosíntesis máxima), PCL (punto de compensación lumínico), PSL (punto de saturación lumínico), g_s (conductancia estomática), K_h (conductividad hidráulica del xilema), N (nitrógeno foliar), PEF (peso específico foliar). Cuando corresponde, los valores son medias (DE) con $n \geq 5$.

<u>Especie</u>	<u>A_{max}</u>	<u>PCL</u> ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	<u>PSL</u>	<u>g_s</u> ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	<u>K_h</u> ($\text{Kgs}^{-1} \text{m}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	<u>N</u> (%)	<u>PEF</u> (g m^{-2})
<i>M. q.</i>	12.5 (1.8)	14.2(3)	650	98 (8)	78.6×10^{-3}	3.85	38 (5)
<i>A. g.</i>	5.8 (1.2)	8.6 (2)	400	75 (9)	22.4×10^{-3}	2.63	78 (10)
<i>B. i. *</i>	6.0 (1.2)	4.2 (1)	350	72 (5)	5.8×10^{-3}	4.15	58 (3)

* A_{max} y PSL obtenida en esta especie en condiciones de laboratorio en curvas A vs RFA.

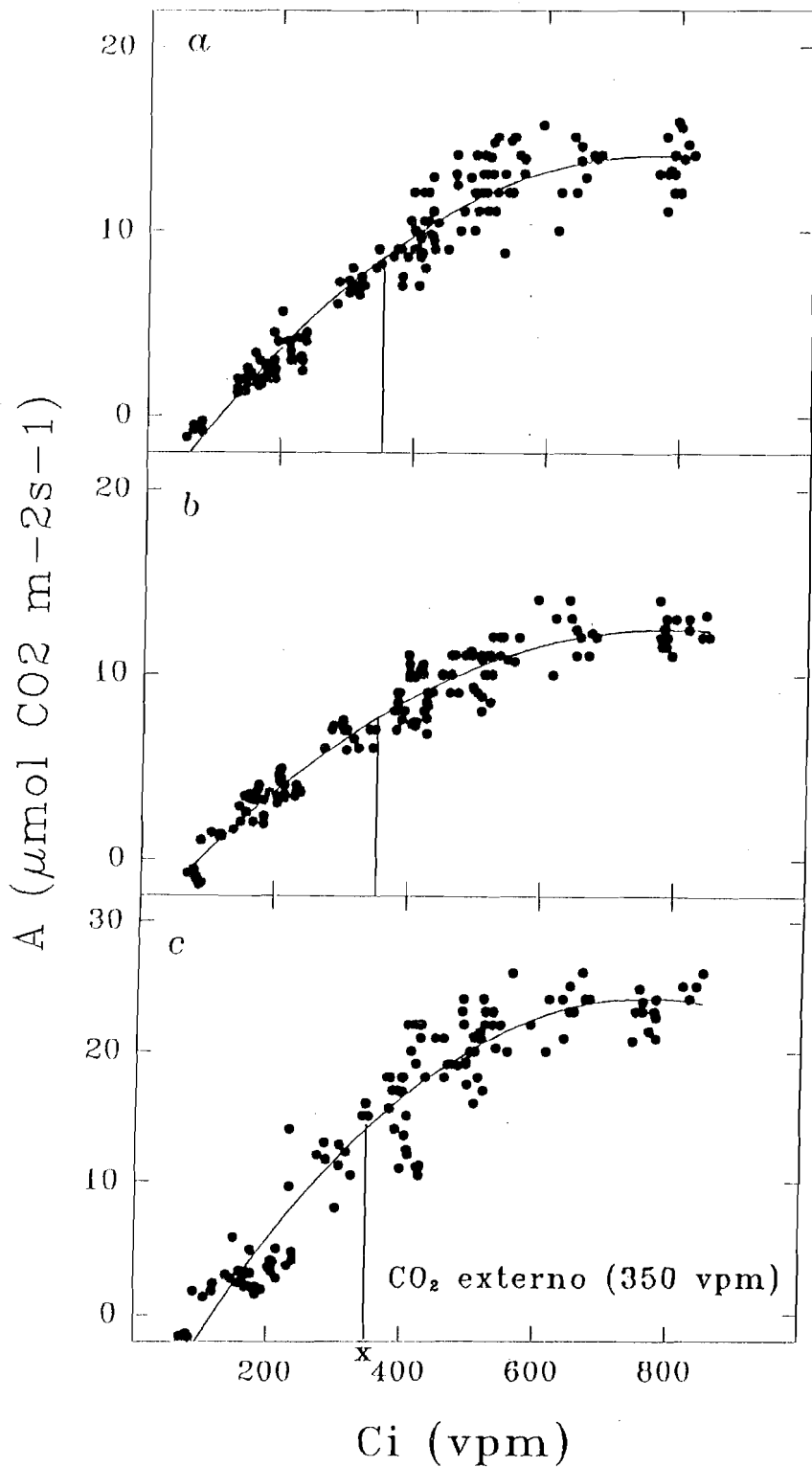


Figura 6. a) Curvas de asimilación. (A) vs concentración interna de CO_2 (C_i) para a) *B. integrifolia*, b) *A. grandiflora* y c) *M. quadrangularis*. La línea en x-señala la concentración de CO_2 externo en que se realizaron los experimentos y se estimó la limitación estomática.

Fotosíntesis y rendimiento cuántico máximo en adultos

Los cursos diarios en adultos expuestos a plena exposición solar muestran que los niveles de radiación máximos, son en promedio de *ca.* $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, principalmente en las horas del mediodía (Figura 7). A diferencia de lo que se observó en los juveniles de *B. integrifolia* bajo el dosel del bosque, en los adultos se encontraron tasas fotosintéticas máximas de *ca.* $4\text{-}5 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, levemente inferiores a las máximas determinadas en los juveniles en condiciones de laboratorio bajo niveles de luz saturante en las curvas A vs radiación fotosintética activa. Es probable que las menores tasas fotosintéticas en los adultos entre las 13 y las 16 h estén relacionadas con la marcada disminución en la conductancia estomática encontrada a lo largo del día después de las 10 a.m. y que alcanza los valores mínimos dentro de este período con altos niveles de luz. En los adultos, bajo niveles altos de radiación, no se encontraron niveles de fotoinhibición importantes, permaneciendo F_v/F_M , en promedio, con valores altos y al medio día con mínimos promedio alrededor de 0.72. Este parámetro que indica el grado de fotoinhibición en las hojas, se recupera rápidamente al atardecer y está alrededor de 0.82 a las 19 h. Con similares niveles de radiación para los juveniles, en los adultos de *A. grandiflora* y *M. quadrangularis* las mayores tasas de fotosíntesis al mediodía y en la tarde son comparables a las encontradas en los juveniles en los claros. Además, los adultos en ambas especies presentaron el mismo patrón de comportamiento estomático observado en *B. integrifolia*, con una disminución desde la mayor conductancia estomática encontrada a media mañana, hasta los valores más bajos entre las 13 y 17 hs, aunque sin alcanzar los mínimos registrados para esta última especie. En adultos de *M. quadrangularis*, las tasas de fotosíntesis son superiores a las de otras especies, similar a lo descrito para los juveniles.

Para hojas de adultos de las especies pioneras, sólo se presenta una leve disminución después de las horas del medio día en la razón F_v/F_M , en promedio entre 0.72 y 0.75 a las 16 y 13 h para *A. grandiflora* y *M. quadrangularis*, respectivamente. Nuevamente en las hojas de *M. quadrangularis*, al igual a lo observado con los juveniles de ambas especies, esta razón se recupera más rápidamente y alcanza, antes del inicio del período nocturno, los valores más altos a las 19 hs para un valor promedio de 0.82. Para *A. grandiflora*, el valor de F_v/F_M a las 19 h sólo alcanza a 0.75, aunque para la primera hora del día siguiente, la recuperación por sobre 0.81 es alcanzada a lo largo del período nocturno. Resumiendo, los cursos diurnos de fotosíntesis y fotoinhibición en juveniles y adultos de las especies en condiciones naturales muestran principalmente las diferencias que en los juveniles del sotobosque se presenta respecto a las condiciones lumínicas en los adultos de *B. integrifolia*. Asimismo, los niveles de luz que reciben las especies pioneras en los claros pequeños (*A. grandiflora*) y grandes (*M. quadrangularis*) son similares en los juveniles y en los adultos. Se presentan tasas fotosintéticas relacionadas al nivel de luz del hábitat que ocupan (sotobosque y claros) y una disminución en el rendimiento cuántico máximo en los juveniles de las especies pioneras.

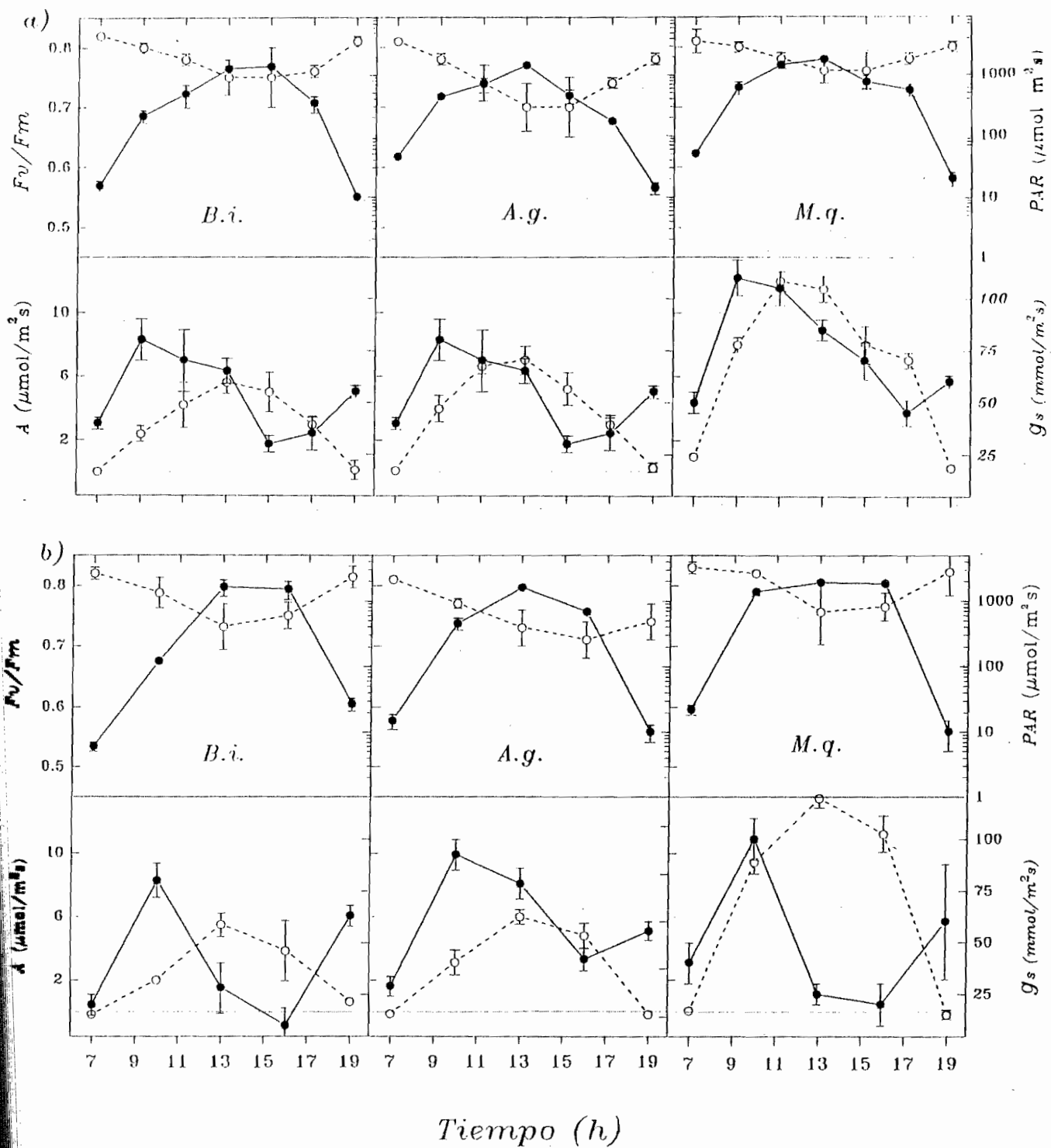


Figura 7. Rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m ○); radiación fotosintética activa (PAR ●); fotosíntesis neta (A ○) y de la conductancia estomática (g_s ●) en *B. integrifolia* (*B.i.*), *A. grandiflora* (*A.g.*) y *M. quadrangularis* (*M.q.*) en cursos diurnos de la época seca el a) 25.01.1997 y b) el 26.01.1997. Los valores son promedios \pm la D.E. para un $n=5$.

Fotosíntesis y eficiencia cuántica de la fotosíntesis en especies de distintos hábitats del bosque

Los diferentes parámetros evaluados en las especies muestran importantes diferencias de acuerdo al ambiente que ocupan y a su grado de tolerancia a la sombra. En general, como ya fue descrito para los cursos diurnos de fotosíntesis y disminución en el rendimiento cuántico máximo, se presentan grandes diferencias en los niveles de luz que reciben las plantas en cada ambiente y como consecuencia de ello, bajas tasas fotosintéticas y, al mediodía, una disminución menor en F_v/F_M en las plantas del sotobosque que en las plantas de los claros (Tabla 2). Para las dos especies en el sotobosque, las tasas de fotosíntesis a las 9 y 13 h permanecen cercanas al punto de compensación de luz, debido a que los niveles de radiación no llegan a superar los $12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en este ambiente. Para las especies en claros pequeños como *A. grandiflora* y una especie de las Melastomataceae, tanto los niveles de radiación que reciben como las tasas de fotosíntesis a las 9 y 13 h son inferiores a los valores en las especies de claros más grandes. Al parecer, debido a que presentan una disminución en la conductancia estomática desde las 9 h (en estas últimas especies, las más bajas en todos los grupos a las 13 h) sería importante la reducción en las conductancias estomáticas para alcanzar tasas de asimilación más altas.

Respecto a los niveles de fotoinhibición que presentan los grupos de especies, en las plantas de claros pequeños fueron encontrados los valores más bajos al medio día en la razón F_v/F_M (entre 0.61 y 0.66) y ligeramente más altos en las especies de los claros grandes (entre 0.64 y 0.73) a pesar de estar estas últimas sometidas a mayores niveles de luz. Estos resultados contrastan con las plantas de las especies que crecen en la sombra, que presentan al mediodía valores de F_v/F_M mayores de 0.73 y 0.76.

Tabla 2. Comparación entre especies en diferentes ambientes (sotobosque, claros pequeños y claros grandes) en la radiación fotosintética activa (PAR), conductancia estomática (gs), asimilación (A) y rendimiento cuántico máximo (F_V/F_M) a las 9 y 13 h. del día 26.01.1997.

Habitat Bosque y Especies	PAR ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)		Gs ($\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$)		A ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)		F_V/F_M	
	9 am	13 pm	9 am	13 pm	9 am	13 pm	9 am	13 pm
<u>Sotobosque</u>								
<i>Brunellia</i>	5 ± 1	10 ± 2	80 ± 10	63 ± 17	0.064 ± 0.16	0.27 ± 0.25	0.78 ± 0.05	0.73 ± 0.03
<i>Rubiaceae</i>	6 ± 2	12 ± 1	40 ± 15	60 ± 10	0.36 ± 0.24	0.4 ± 0.1	0.83 ± 0.01	0.76 ± 0.01
<u>Claros</u>								
<u>Pequeños</u>								
<i>Alchornea</i>	250 ± 110	1145 ± 300	50 ± 5	45 ± 10	3.2 ± 2.0	5.84 ± 1.2	0.78 ± 0.01	0.61 ± 0.04
<i>Melastomatacea</i>	328 ± 150	1252 ± 312	43 ± 11	27 ± 11	3.6 ± 0.61	5.95 ± 1.46	0.78 ± 0.02	0.66 ± 0.01
<u>Claros</u>								
<u>Grandes</u>								
<i>Montana</i>	1200 ± 200	1750 ± 300	100 ± 10	50 ± 10	8.5 ± 1.0	12.5 ± 1.8	0.80 ± 0.01	0.68 ± 0.02
<i>Piperaceae</i>	1370 ± 115	1900 ± 290	45 ± 5	20 ± 4	5.93 ± 1.0	5.12 ± 1.4	0.78 ± 0.03	0.64 ± 0.03
<i>Moraceae</i>	1390 ± 170	1670 ± 334	65 ± 5	18 ± 12	9.32 ± 1.7	5.52 ± 1.2	0.82 ± 0.01	0.73 ± 0.02

Aclimatación fotosintética y eficiencia cuántica de la fotosíntesis en plantas expuestas a plena luz solar

Plantas de las tres especies en niveles intermedios de luz, al ser expuestas a mayores niveles de radiación solar, presentan diferentes grados de alteración en el rendimiento cuántico máximo, con una rápida disminución de la razón F_v/F_M tanto a las 7 y a las 13 h en los primeros días de exposición a plena luz solar, recuperándose lenta y progresivamente después (Figura 8). El grado y extensión más importante de la fotoinhibición (F_v/F_M no se recupera después de la noche al valor de la mañana anterior) se presentó rápidamente en las hojas de *A. grandiflora*, con una importante disminución hasta 0.36 en la razón F_v/F_M , muy cerca de los niveles determinados en *B. integrifolia*, de sólo 0.38, mínimos encontrados para las 13 h del 3er día de exposición. Sin embargo, desde el primer día de exposición los niveles de fotoinhibición para estas especies son notables, debido a que los mínimos para igual momento del día sólo llegaron a ser levemente superiores a estos, de 0.41 y 0.45, así como los valores mínimos encontrados para las 7 h del día 3, de sólo 0.46 y 0.58 para *A. grandiflora* y *B. integrifolia*, respectivamente. Además, la notoria fotooxidación (fotoblanqueo) en las hojas de *A. grandiflora* en la primera semana, proceso caracterizado por la pérdida del color verde y reemplazado por uno café-amarillo, sugiere que esta especie fue más sensible a sufrir fotoinhibición en comparación con la especie tolerante a sombra, *B. integrifolia*. En *M. quadrangularis* la disminución en la razón F_v/F_M ocurrió un poco más lentamente, observándose un valor mínimo de 0.53 a las 13 p.m. del día 6, recuperándose progresivamente a valores mayores. Además, los valores para las 7 h en este parámetro, siempre por arriba de 0.70, sugieren que la mayor recuperación en el período nocturno de los efectos fotoinhibitorios en las hojas coincide con que el grado y extensión

de la fotoinhibición ha sido más leve en el período diurno. En estas hojas de plantas expuestas de manera repentina a plena luz solar, también se presentaron cambios en la fluorescencia mínima (F_0) y en el ángulo foliar. Para todas las especies sometidas a plena exposición de luz, en los primeros días, la F_0 tanto a las 7 como a las 13 h tiende a valores más altos que los determinados en las plantas al inicio del experimento, haciéndose estable desde el día 18 en adelante, esto último igual a lo que ocurre con la razón F_v/F_M . Sin embargo, en *A. grandiflora* y *B. integrifolia* se observó una disminución transitoria en F_0 , con los mínimos para las 13 h el 3er y 6to día de plena exposición, alcanzando con a ser igual o levemente inferior a los valores para el mismo día a las 7 h. Para todas las especies, los valores de F_0 del período diurno a las 13 h, fueron siempre iguales o ligeramente superiores a los determinados después del período de recuperación nocturno, a las 7 h.

En relación al ángulo foliar, se encontraron cambios muy marcados en la inclinación de las hojas desde el inicio hasta el final del experimento. En general, las hojas los primeros días presentaban ángulos foliares bajos entre 10 y 20°. Estos cambian rápida y notoriamente, presentando para el día 18, en promedio, ángulos de 70 y 80° de inclinación respecto al plano horizontal, disminuyendo en *M. quadrangularis* y *A. grandiflora* el ángulo foliar el día 90 regresa a valores cercanos a los determinados al inicio, entre 22 y 26°, respectivamente. En contraste, los folíolos de las hojas de *B. integrifolia* no modifican la posición inclinada que alcanzan desde el día 18 como respuesta al exceso de luz, manteniéndose y permaneciendo en ca. 80°. Como se discutirá más adelante, estos cambios en las hojas hacen parte y reflejan tanto el daño como la respuesta de aclimatación en plantas al exceso de luz.

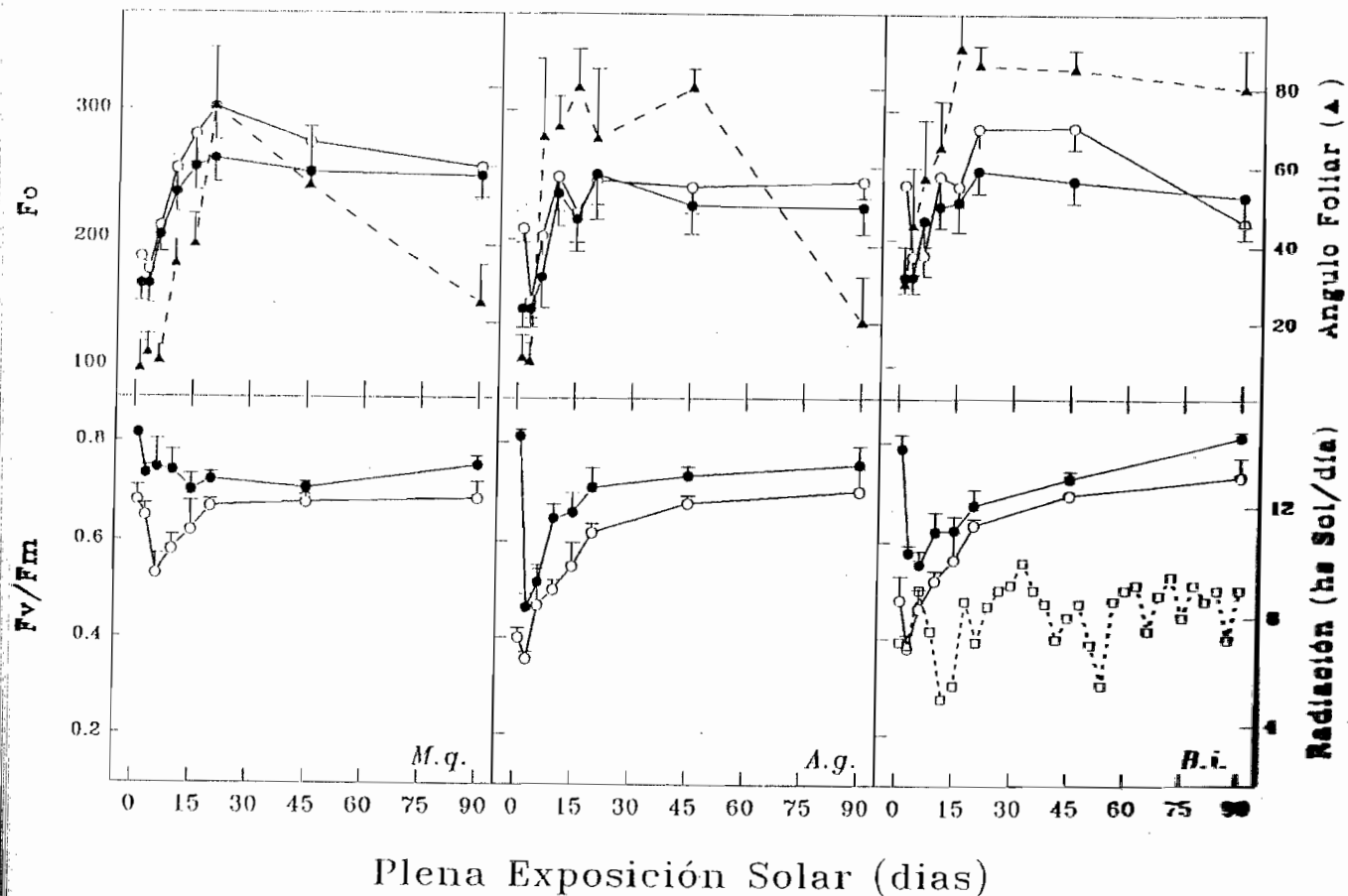


Figura 8. Fluorescencia mínima (F_o), rendimiento cuántico máximo del FSII (F_v/F_m) y el ángulo foliar (▲) en las hojas de juveniles de las especies a lo largo de 90 días de plena exposición solar. Los símbolos llenos (●) son valores para las 7 a.m. y los vacíos (○) para las 13 p.m.. En el extremo inferior derecho, la curva de la radiación total ($W m^{-2} d$). Los valores son los promedios de las mediciones en 12 hojas de 3 plantas por especie \pm D. E..

Plantas de las tres especies transplantadas a maceteros y llevadas inmediatamente a laboratorio muestran diferentes respuestas fotosintéticas a la radiación fotosintética activa, como son diferentes rendimientos cuánticos en condiciones de baja radiación y grados de fotoinhibición así como de disminución en el rendimiento cuántico máximo (Figuras 9, 10 y 11). En las plantas de *M. quadrangularis*, se encontraron las tasas fotosintéticas máximas más altas entre las tres especies, de ca. 8-10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en comparación con las máximas en *A. grandiflora* (6-7 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y *B. integrifolia* (5-6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). En relación con los niveles de luz con los que se alcanzan las mayores tasas fotosintéticas, en la especie *M. quadrangularis* los valores por sobre 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ estarían reflejando el ambiente en que estas plantas se encuentran en condiciones naturales, en claros grandes, con elevados niveles de radiación a lo largo del día (Figura 4). *A. grandiflora* y *B. integrifolia* presentaron puntos de saturación lumínicos más bajos, de ca. 400 y 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente. Nuevamente, estos niveles de luz con los que se alcanzan las tasas máximas de fotosíntesis en ambas especies sugieren una relación con los ambientes en que estas plantas se encuentran más frecuentemente en el bosque montano tropical. Asimismo, los mayores niveles de luz no provocan una disminución en la eficiencia del FSII en *M. quadrangularis*, pero en las plantas de las otras especies se encontró una disminución en la razón F_v/F_M principalmente en *A. grandiflora*, en que en niveles de luz de alrededor de 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ disminuyó a 0.60 (Figura 10). Las tasas de fotosíntesis en baja radiación, entre 0 y 80 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, muestran un mayor rendimiento cuántico en *A. grandiflora* y *B. integrifolia*, las que provienen respectivamente de claros pequeños y del sotobosque, en comparación a las plantas de claros grandes (Figuras 10 y 11).

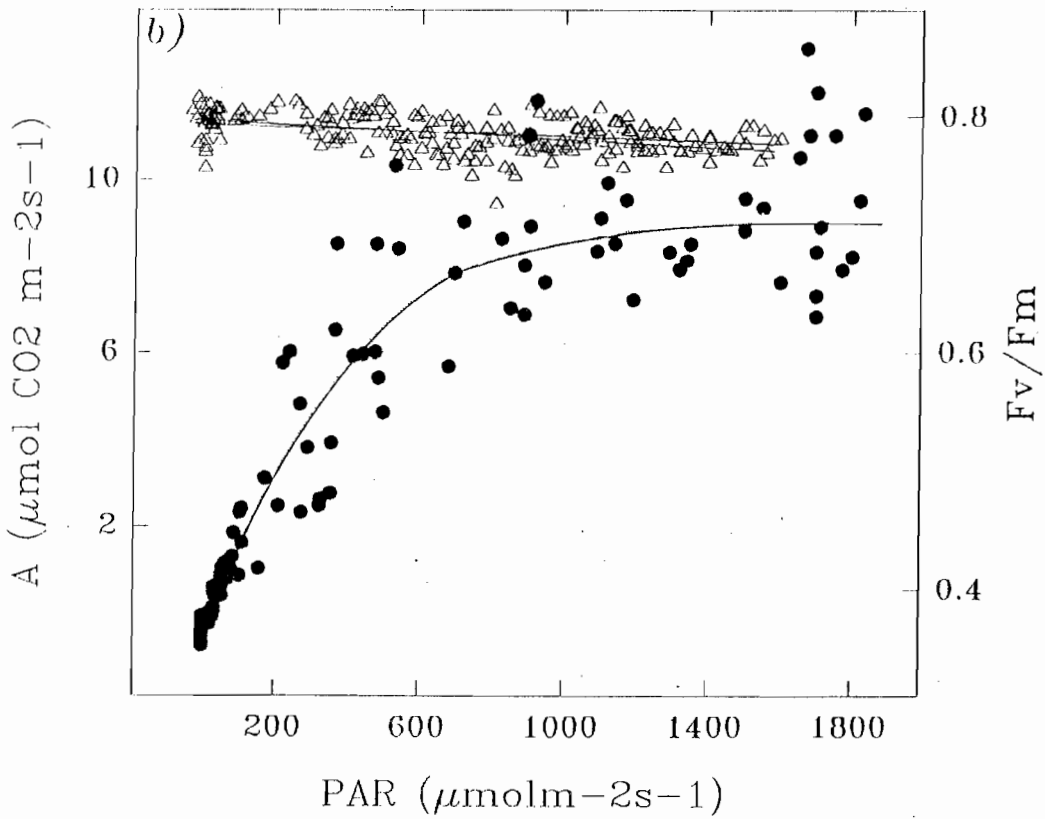
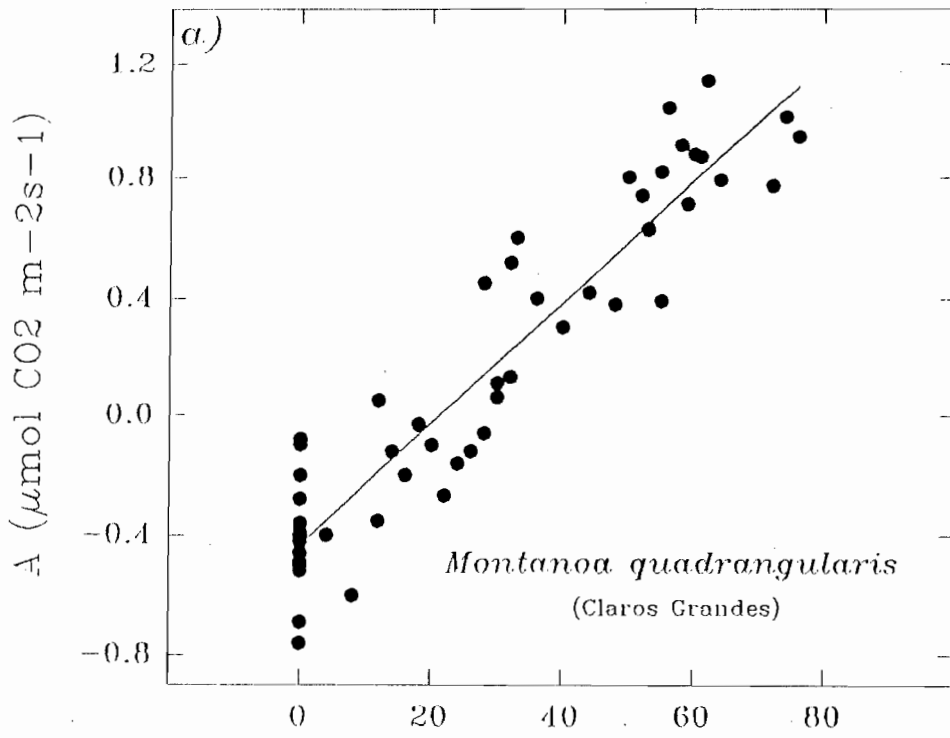


Figura 9. Relación para *M. quadrangularis* de la radiación fotosintética activa (PAR) y la fotosíntesis neta (\bullet) a) y b) del rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m Δ).

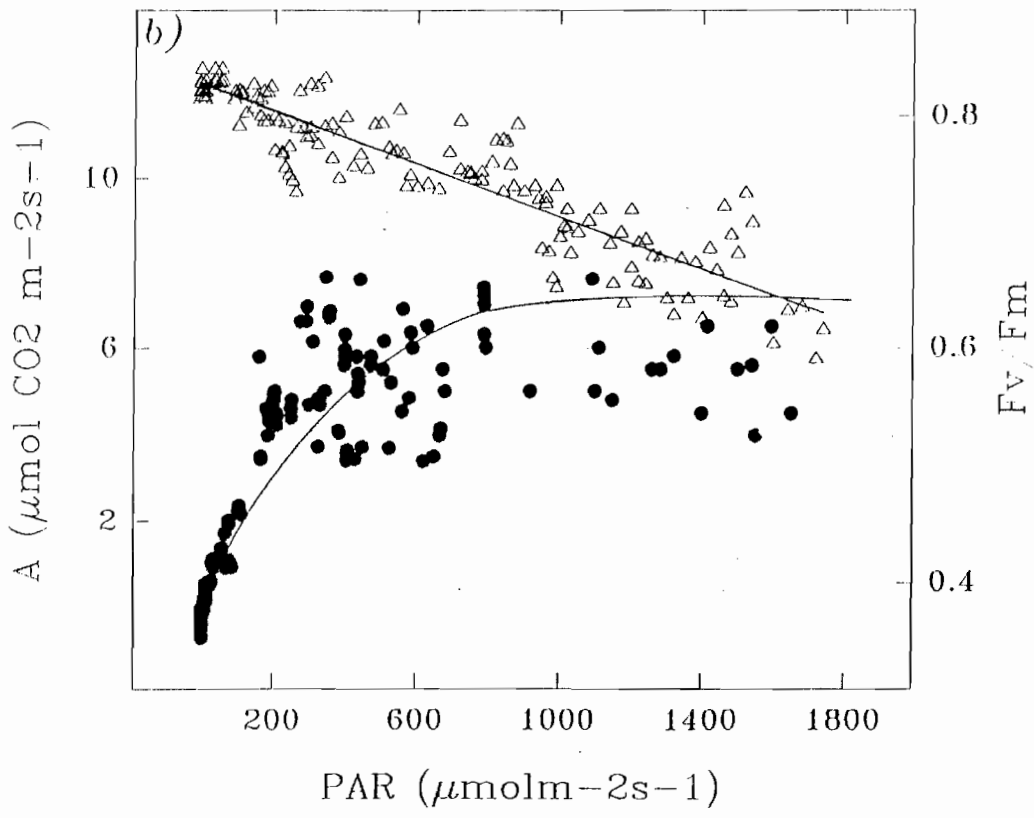
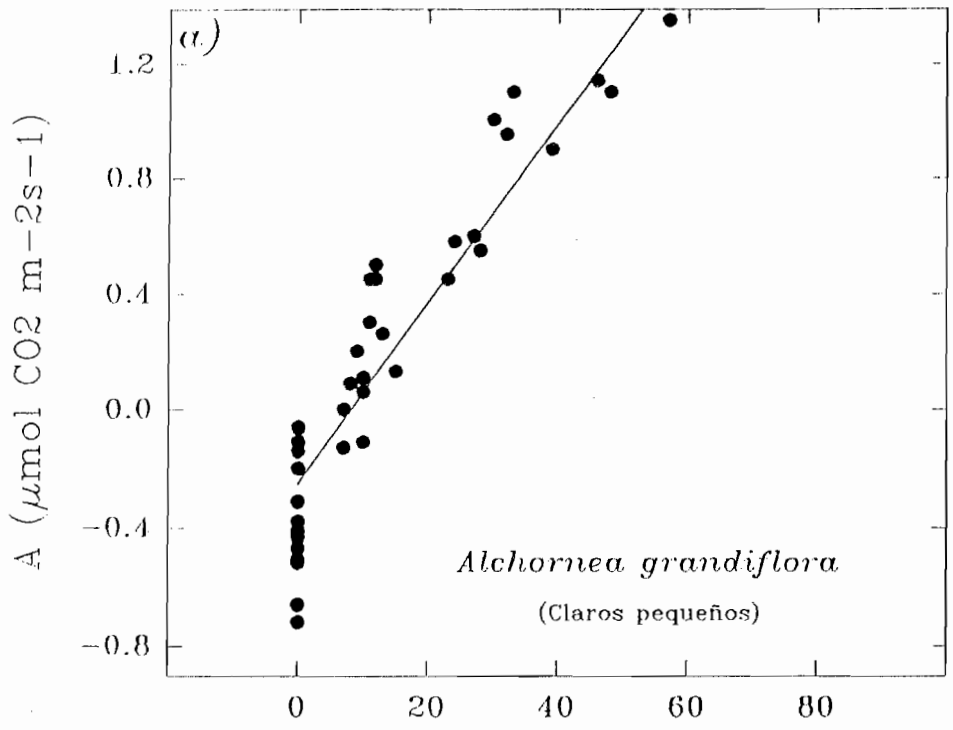


Figura 10. Relación para *A. grandiflora* de la radiación fotosintética activa (PAR) y la fotosíntesis neta (A •) a baja radiación a) y b) del rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m Δ).

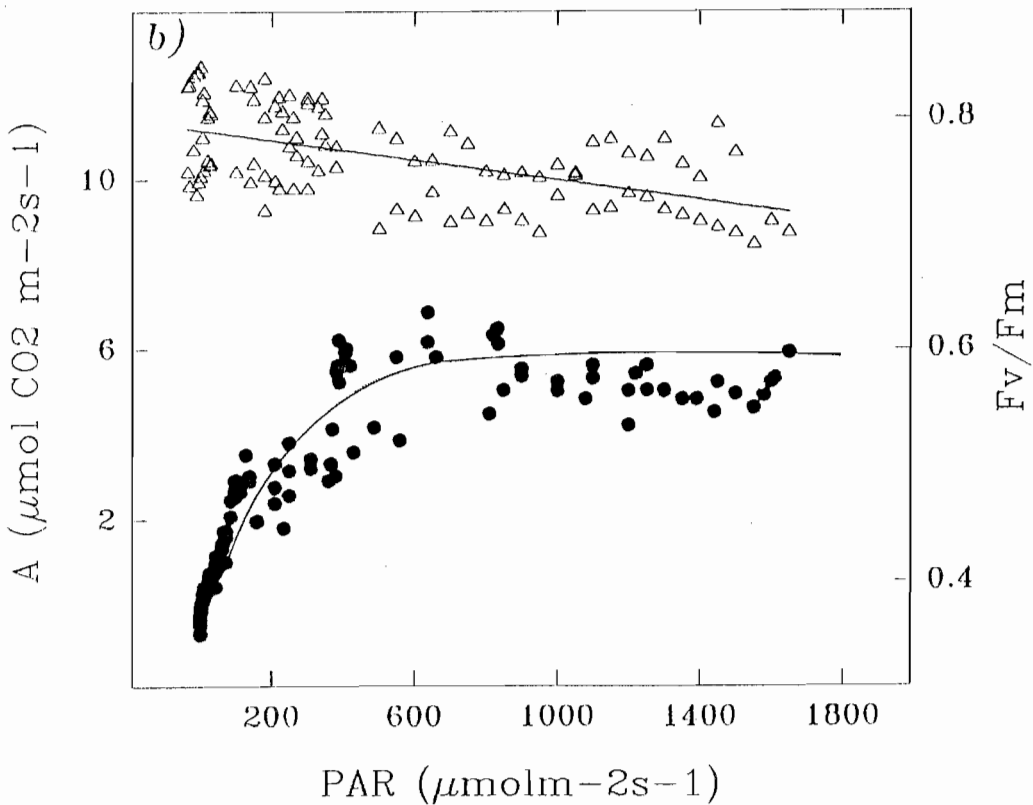
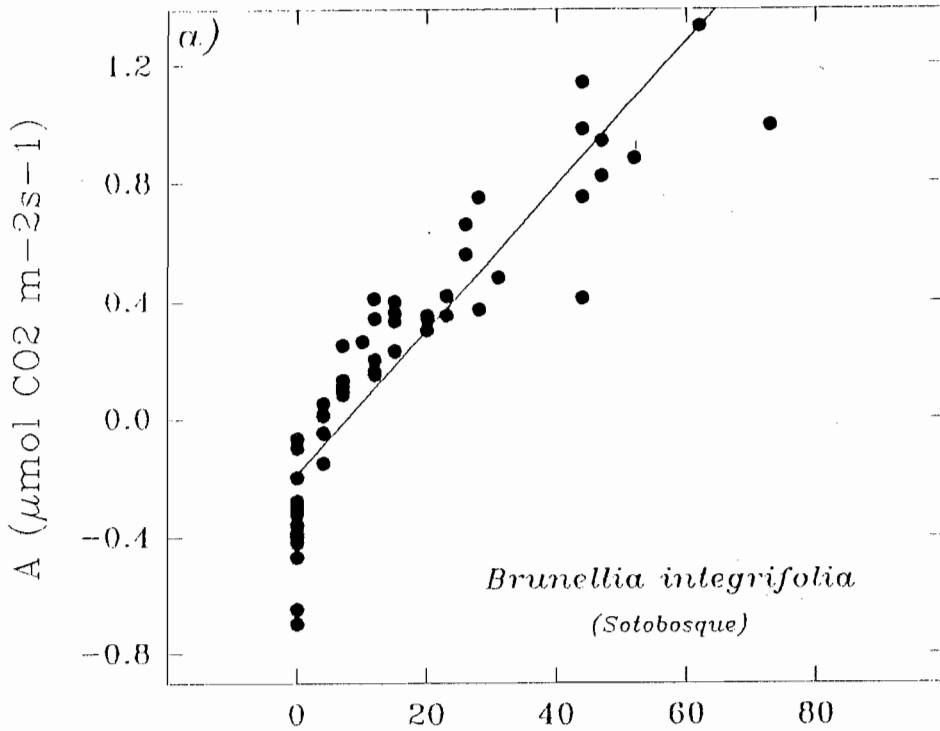


Figura 11. Relación para *B. integrifolia* de la radiación fotosintética activa (PAR) y la fotosíntesis neta (A ●) a baja radiación a) y b) del rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m Δ).

Fotosíntesis y eficiencia cuántica de la fotosíntesis en plantas a lo largo del proceso de aclimatación a la luz

Desde el día 0 hasta el 90 del experimento a lo largo del proceso de aclimatación, en las plantas se encontraron cambios en la eficiencia cuántica, tasas fotosintéticas máximas, puntos de compensación y saturación lumínicos. Las curvas de A vs radiación fotosintética activa en condiciones de laboratorio muestran como estos parámetros fotosintéticos en las plantas fueron afectados por el exceso repentino de la luz y por otra, como cambian y son modificados por la respuesta de aclimatación a la luz (Tabla 3). Para el día previo de llevar las plantas a plena exposición solar, las especies de sombra, y parcialmente tolerantes a ella, como son *B. integrifolia* y *A. grandiflora*, respectivamente, presentaron, a bajas radiaciones, rendimientos cuánticos más altos (0.050 y 0.056) que los determinados para la especie *M. quadrangularis*, pionera o de sol (0.046). Sin embargo, bajo condiciones de luz saturante, las tasas de asimilación de CO₂ son superiores en esta última especie (ca. 10 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) en comparación a las encontradas en las dos primeras, de ca. 6-7 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹. Estos mismos parámetros evaluados el día 5 después de haber colocado las plantas a luz solar, presentan una importante disminución en todas las especies. A bajos niveles de radiación fotosintética activa (0-100 μmol m⁻² s⁻¹) tanto el rendimiento cuántico y las tasas de fotosíntesis son superiores en *M. quadrangularis*, con una considerable disminución, de ca. 50%, en ambos parámetros en las otras dos especies, llegando a ser el primero de sólo 0.021 y 0.026 para *B. integrifolia* y *A. grandiflora*, respectivamente. Sin embargo, otros parámetros como son los puntos de compensación y saturación lumínicos o la respiración, no presentaron cambios importantes en las plantas, permaneciendo similares a los determinados previo a plena exposición solar.

Para todas las especies, las tasas de asimilación máximas bajo luz saturante, son inferiores a las determinadas en las mismas plantas, 5 días antes de ser expuestas a plena luz solar. Incluso para el día 18, las tasas de fotosíntesis en *B. integrifolia* y *A. grandiflora*, tanto limitadas como saturadas por luz aún permanecen por debajo de las encontradas inicialmente. Para este período, los resultados indican que *M. quadrangularis* no muestra una baja eficiencia en la fotosíntesis por fotoinhibición, presentando la más alta eficiencia cuántica, a baja radiación, de las tres especies (0.058) y además, las mayores tasas máximas de asimilación, sobre *ca.* $13 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, probablemente gracias a una rápida respuesta de recuperación, aclimatación y a la mejor tolerancia, en esta especie, de altos niveles de luz característicos de los claros. A los 45 días, no se encontraron diferencias en las eficiencias cuánticas y tasas de asimilación a baja radiación, presentando las tres especies pendientes iguales para las curvas de asimilación. Además, otro resultado interesante para este día, es que las curvas de A vs PAR (entre 0 y $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) son similares para las plantas de las tres especies, alcanzándose tasas máximas de fotosíntesis de *ca.* $9-10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en *B. integrifolia* y *A. grandiflora*, mayores a las determinadas previamente y comparables a las encontradas en *M. quadrangularis* para este período. Esta similitud en las curvas de asimilación a baja y alta radiación entre las especies no se encontró para el día 90 en el que los valores de *M. quadrangularis* se separan un poco de los determinados en las otras dos especies, presentando eficiencias cuánticas y tasas máximas de fotosíntesis superiores. Un resumen para las tres especies con los promedios de la eficiencia cuántica, los puntos de compensación y de saturación lumínicos, las tasas de respiración y las máximas tasas de fotosíntesis a lo largo del experimento de aclimatación fotosintética se encuentra en la Tabla 3.

Tabla 3. Parametros fotosintéticos en las especies *M. quadrangularis* (*Mq*), *A. grandiflora* (*Ag*) y *B. integrifolia* (*Bi*) el día 0, 5, 18, 45 y 90 de permanecer bajo plena exposición solar. Todos los valores (promedios en 3 plantas \pm d.e.) se midieron en las 4 hojas expandidas más apicales en las plantas, algunas de las cuales son hojas nuevas recientemente desarrolladas, principalmente a 45 y 90 días de inicio del experimento de aclimatación (*).

<u>Especie</u>	<u>día</u>	<u>A_{max}</u> ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\text{ s}^{-1}$)	<u>Respiración</u>	<u>PCL</u> ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{ s}^{-1}$)	<u>PSL</u>	ϕ ($\text{mol CO}_2\cdot\text{mol ph}^{-1}$)
<i>Mq</i>	0	10.22 \pm 0.50	-0.45 \pm 0.15	23 \pm 5	ca. 700	0.046 \pm 0.001
	5	7.57 \pm 0.34	-0.72 \pm 0.22	22 \pm 3	ca. 600	0.045 \pm 0.002
	18	13.05 \pm 0.48	-0.65 \pm 0.30	20 \pm 4	ca. 800	0.058 \pm 0.002
	45*	7.98 \pm 0.22	-0.98 \pm 0.26	17 \pm 4	ca. 700	0.059 \pm 0.001
	90*	14.50 \pm 1.15	-1.90 \pm 0.30	30 \pm 5	ca. 1000	0.062 \pm 0.002
<i>Ag</i>	0	6.96 \pm 0.48	-0.36 \pm 0.20	9 \pm 3	ca. 400	0.056 \pm 0.002
	5	4.30 \pm 0.40	-0.53 \pm 0.15	10 \pm 1	ca. 350	0.026 \pm 0.002
	18	5.50 \pm 0.45	-0.77 \pm 0.18	20 \pm 6	ca. 400	0.034 \pm 0.003
	45*	8.76 \pm 0.37	-0.97 \pm 0.23	15 \pm 4	ca. 550	0.058 \pm 0.002
	90*	9.06 \pm 1.13	-0.82 \pm 0.40	23 \pm 4	ca. 650	0.058 \pm 0.001
<i>Bi</i>	0	6.08 \pm 0.42	-0.34 \pm 0.16	4 \pm 1	ca. 300	0.050 \pm 0.002
	5	4.80 \pm 0.20	-0.40 \pm 0.18	10 \pm 2	ca. 350	0.021 \pm 0.002
	18	5.37 \pm 0.47	-0.52 \pm 0.13	11 \pm 5	ca. 400	0.035 \pm 0.003
	45*	10.24 \pm 0.24	-0.50 \pm 0.14	12 \pm 2	ca. 500	0.059 \pm 0.001
	90*	10.02 \pm 0.62	-0.54 \pm 0.18	13 \pm 3	ca. 500	0.060 \pm 0.002

Tanto los valores de las tasas de asimilación (bajo iluminación constante en diferentes niveles de radiación a tiempos de 0, 2.5 y 5 h) como las del rendimiento cuántico máximo y su recuperación (en oscuridad a tiempos de 0, 2 y 12 h) sugieren que entre las especies se presentan diferencias en la capacidad de mantener altas tasas fotosintéticas y en la sensibilidad a presentar una disminución en el rendimiento cuántico máximo (Figura 12 y 13). En efecto, para el día 0, previo a colocar las plantas a plena exposición solar, *M. quadrangularis* mantiene las tasas máximas de asimilación (entre 8-10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a lo largo del experimento a las 0, 2.5 y 5 h incluso a niveles lumínicos muy superiores al punto de saturación para esta especie, que es de ca. 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 12a). Esta respuesta es diferente en la otra especie que frecuentemente ocupar lugares abiertos, *A. grandiflora*, la cual presentó una disminución en las tasas de asimilación máxima (5-6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) que alcanza en los niveles de luz de 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sólo 1-2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 2.5 y 5 hs de mantener las hojas en los más altos niveles de radiación (Figura 12b). *B. integrifolia*, la especie de sotobosque, no presentó a las 0 h al inicio de cada experimento bajo los diferentes niveles de radiación, diferencias en las tasas de asimilación, entre 5-6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, así como tampoco una disminución de estas a las 2.5 y 5 hs de iluminación sobre los 900 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, haciéndose menor la tasa asimilatoria para las 5 hs en niveles de 1050, 1400 y 1750 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de radiación (Figura 12c).

En general, la disminución en las tasas de fotosíntesis a las 2.5 y 5 h en *A. grandiflora* y *B. integrifolia*, está acompañada por una menor conductancia estomática en los niveles más altos de radiación, cierre estomático que no se encontró en las hojas de *M. quadrangularis*, en bajos o altos niveles de radiación fotosintética activa.

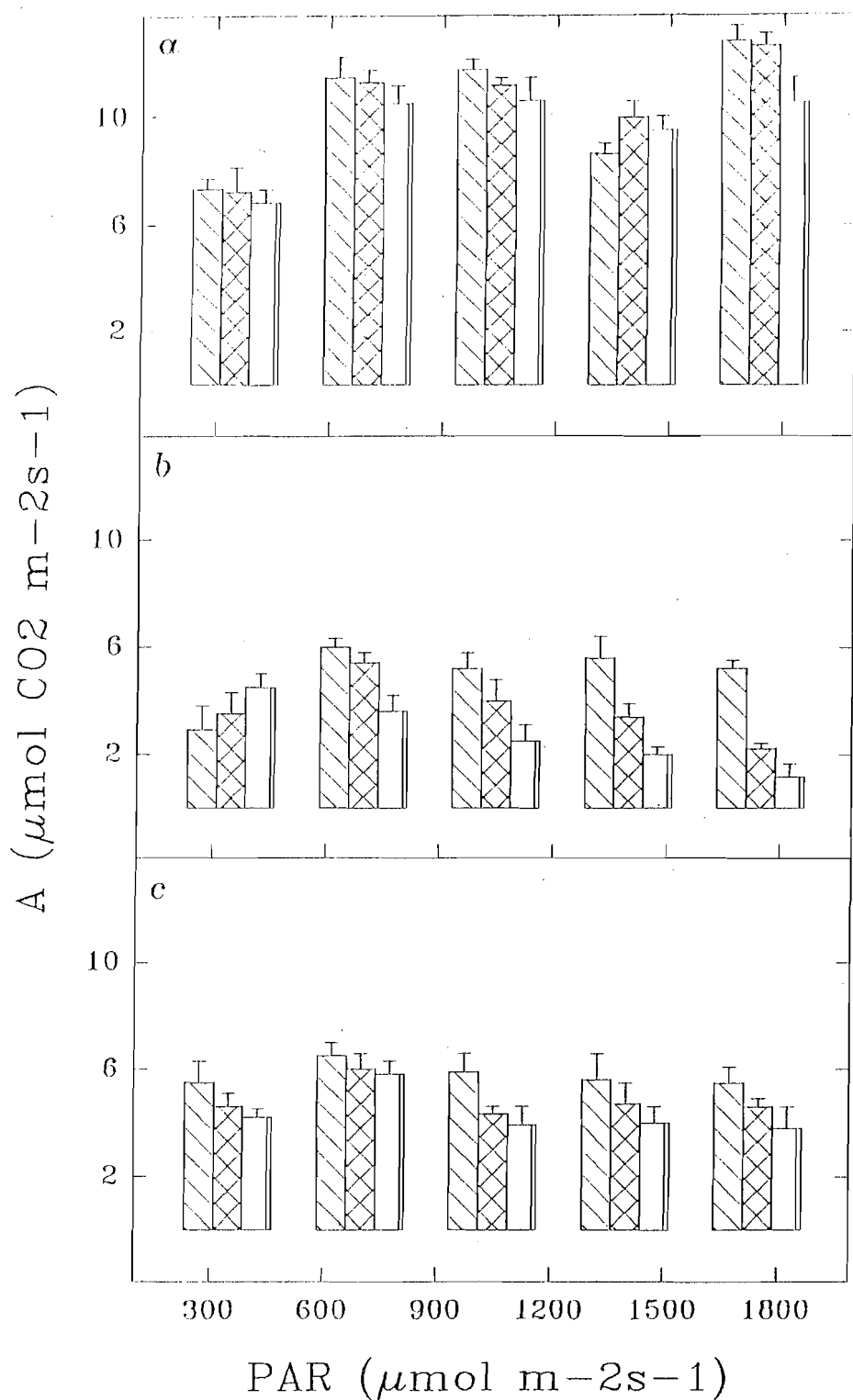


Figura 12. Tasas de fotosíntesis (A) a 0, 2.5 y 5 hs (barras de izq. a der., respectivamente) bajo niveles constantes de diferente radiación fotosintética activa (PAR) en a) *M. quadrangularis*, b) *A. grandiflora* y c) *B. integrifolia* antes de aclimatarse a la luz (día 0).

A lo largo del proceso de aclimatación fotosintética, un resultado muy claro e interesante es el relacionado al efecto sobre el rendimiento cuántico máximo que presentan las hojas al permanecer 5 hs bajo los diferentes niveles de luz, así como el patrón de la recuperación en oscuridad de las diferentes especies (Figura 13). Antes de exponer las plantas a luz solar directa (día 0) se encontró que las hojas menos afectadas son las de *M. quadrangularis*, presentando a $1750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 5hs sólo una leve disminución en la razón F_v/F_M que no alcanza a estar por debajo de 0.70, con una rápida recuperación sobre 0.80 en el período nocturno (Figura 13a). En contraste, en *A. grandiflora* y *B. integrifolia* a medida que el nivel de luz era mayor, es más importante la baja en el rendimiento cuántico máximo, con una disminución en F_v/F_M , en promedio, hasta 0.61 y 0.54, respectivamente. En *B. integrifolia*, el proceso de recuperación nocturno del valor de F_v/F_M , resultó más lento e incompleto, alcanzando, 12 hs después de permanecer en oscuridad, sólo un valor de 0.63, mientras que en *A. grandiflora*, este parámetro se recupera hasta *ca.* 0.80 para las hojas previamente sometidas al nivel más alto de radiación (Figuras 13b y c). Posteriormente, a lo largo del experimento de aclimatación fotosintética, se realizaron nuevamente este tipo de mediciones a los 45 y 90 días de colocar las plantas a plena exposición solar. A los 45 días, nuevamente para *M. quadrangularis* las tasas de asimilación a las 2.5 y 5 hs de inicio de la iluminación en cada uno de los niveles de luz permanecen cerca del valor determinado al tiempo 0 hs y son comparables a los máximos del día 0 (Figura 14a). En las otras especies, *A. grandiflora* y *B. integrifolia*, los resultados muestran que a lo largo del tiempo de exposición a mayores niveles de luz, el patrón de disminución en las tasas fotosintéticas es diferente para estas plantas, respecto al descrito para el día 0.

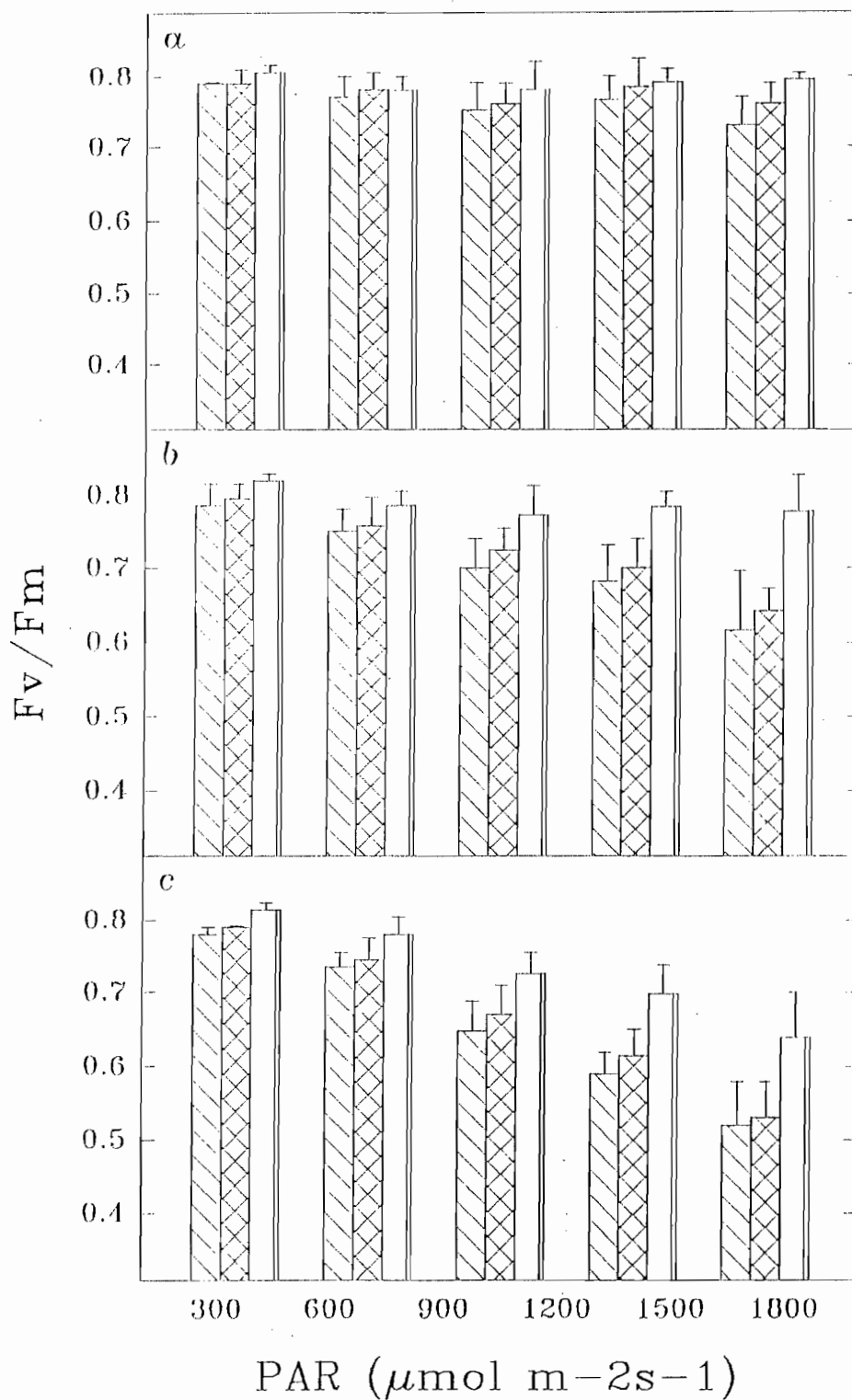


Figura 13. Recuperación del rendimiento cuántico máximo o eficiencia cuántica de los PSII (F_v/F_m) en hojas de a) *M. quadrangularis*, b) *A. grandiflora* y c) *B. integrifolia* después de 0, 2 y 12 hs en oscuridad (barras de izq. a der., respectivamente) y de permanecer 5 hs al nivel de radiación fotosintéticamente activa (PAR) señalado en el eje X.

En *A. grandiflora*, se encontraron tasas máximas entre 7-8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mayores a las determinadas en estas plantas antes de ser colocadas a plena exposición solar. Estas se mantienen a las 2.5 hs similares a las determinadas a tiempo 0 hs, pero disminuyen a las 5 hs desde 8, 7, 6.5 y 6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a sólo 2, incluso 0.5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para los niveles de luz entre 700 y 1750 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 14b). Esta caída en las tasas de asimilación estaría relacionada directamente con una limitación estomática para el intercambio gaseoso, debido a que la conductancia se hace cercana a 0 $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 5 hs de iluminación en las hojas expuestas a altos niveles de radiación. Como será discutido posteriormente, este cierre estomático podría favorecer una mayor reducción en el rendimiento cuántico en plantas expuestas a altas intensidades de luz. Para *B. integrifolia*, se encontró una disminución progresiva de las tasas fotosintéticas, desde 7-8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en todos los niveles de radiación al inicio del período de luz, hacia valores promedio de ca. 4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 2.5 hs y de ca. 2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para las 5 hs, excepto para hojas a 1400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ que presentaron para ambos períodos tasas de fotosíntesis 2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ más altas que a 700, 1050 y 1750 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 14c). Estas menores tasas fotosintéticas a las 2.5 y 5 hs, igual a como ocurre y ya ha sido mencionado en *A. grandiflora*, estarían relacionadas con una menor conductancia estomática a lo largo del período de luz, principalmente a los niveles de radiación sobre el punto de saturación lumínico, pasando en promedio desde 80-120 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a tiempo 0 a sólo entre 10 y 30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ al final del período de iluminación constante (5 hs). En resumen, las tasas de fotosíntesis máximas son iguales o superiores a las determinadas 45 días antes, en todas las plantas, disminuyendo progresivamente a valores más bajos en los tiempos de iluminación de 2.5 y 5 hs, solamente en las últimas dos especies descritas.

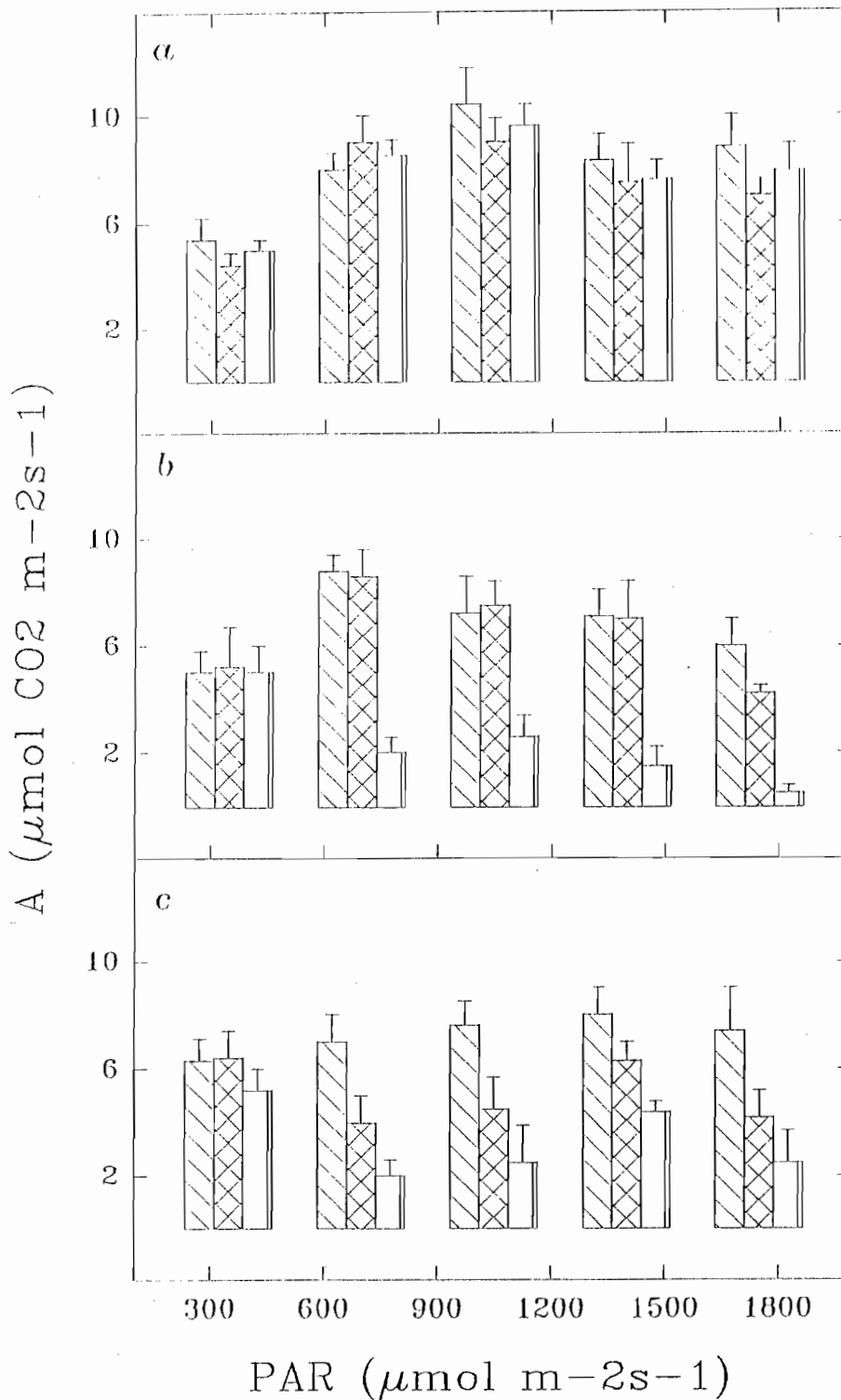


Figura 14. Tasas de fotosíntesis (A) de hojas a niveles constantes de diferente radiación fotosintética activa (PAR) a 0, 2.5 y 5 hs (barras de izq. a der., respectivamente) en a) *M. quadrangularis*, b) *A. grandiflora* y c) *B. integrifolia* el día 45 de aclimatación a la luz.

En relación con el grado de la fotoinhibición que presentan las hojas de estas especies, en cada nivel de iluminación, los resultados indican que en *M. quadrangularis* se presenta un nivel de fotoinhibición importante, a niveles intermedios de luz, con una F_v/F_M de sólo 0.55 y 0.60 en las hojas que permanecieron 5 hs bajo 1050 y 1400 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Figura 15a). Valores bajos en F_v/F_M de 0.50 sólo se encontraron en las hojas de *A. grandiflora* expuestas al nivel mayor de radiación (1750 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y en *B. integrifolia*, para este mismo nivel de luz, esta disminución no alcanza a ser menor de 0.63 (Figura 15b y 15c). Además, en todas las especies se observó una recuperación nocturna a la disminución en el rendimiento cuántico máximo provocada por estos niveles de luz, en que los valores de F_v/F_M son iguales a 0.70 o más altos, incluso en las hojas que presentaron los mínimos 12 hs antes, al término del período de iluminación por 5 hs.

Finalmente, a los 90 días de plena exposición solar, las tasas de asimilación máxima, en todas las plantas, son superiores a las encontradas a los 0 y 45 días de aclimatación en *M. quadrangularis*, *B. integrifolia* y *A. grandiflora* (Figura 16a, b y c). Asimismo, a las 2.5 hs permanecen altas y disminuyen levemente a las 5 hs para los niveles de radiación más altos, sólo en *M. quadrangularis*. En las otras dos especies, las A_{max} caen de ca. 8-10 a menos de la mitad de estos, entre 2 a 4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Exceptuando a *B. integrifolia*, que presenta un valor mínimo de F_v/F_M de 0.57 para el nivel más alto de radiación, en las otras especies y en ninguna de las condiciones de luz disminuyó este parámetro, ya que los valores de F_v/F_M están por arriba de 0.70 o incluso son mayores. Asimismo, en el período de oscuridad, todas las hojas muestran una recuperación a valores más altos en F_v/F_M (Figura 17a,b,c).

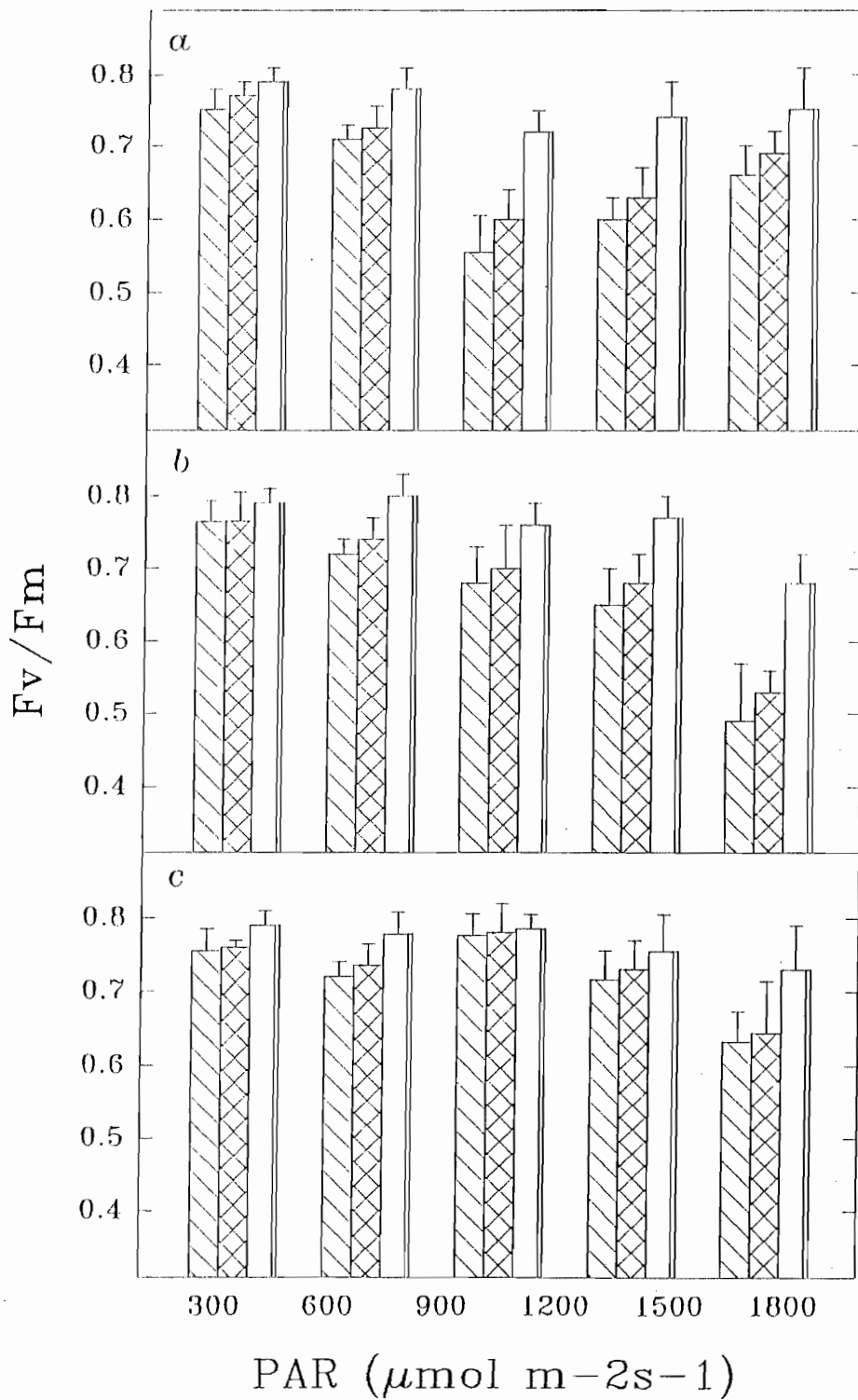


Figura 15. Recuperación del rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) en hojas de a) *M. quadrangularis*, b) *A. grandiflora* y c) *B. integrifolia* aclimatadas a la luz por 45 días, después de 0, 2 y 12 hs en oscuridad (barras de izq. a der.) y haber permanecido previamente por 5 hs bajo el nivel de radiación fotosintética activa (PAR) señalados en X.

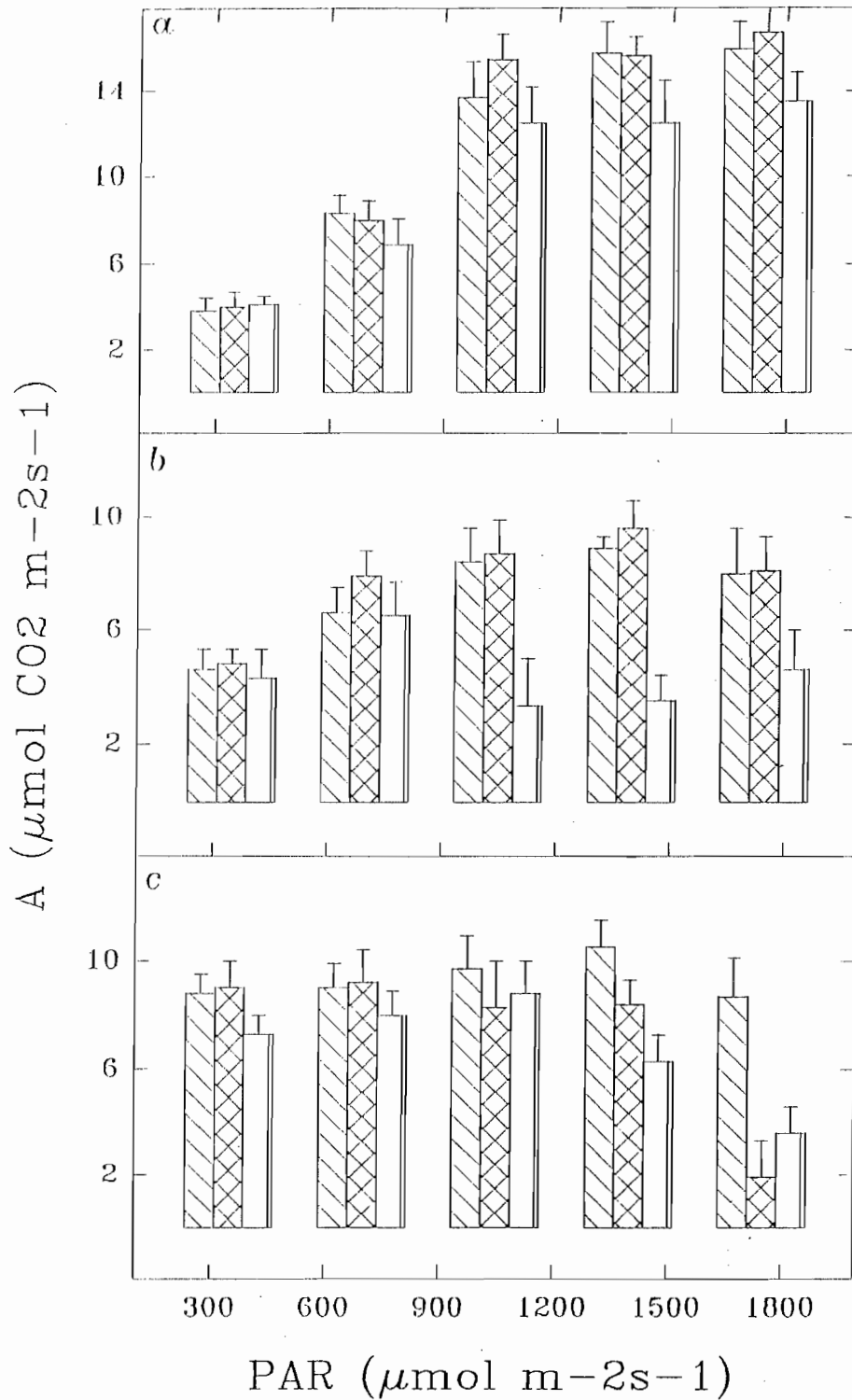


Figura 16. Tasas de fotosíntesis (A) a 0, 2.5 y 5 hs (barras de izq. a der., respectivamente) de hojas a constantes niveles de diferente radiación fotosintéticamente activa (PAR) en a) *M. quadrangularis*, b) *A. grandiflora* y c) *B. integrifolia* el día 90 de aclimatación a la luz.

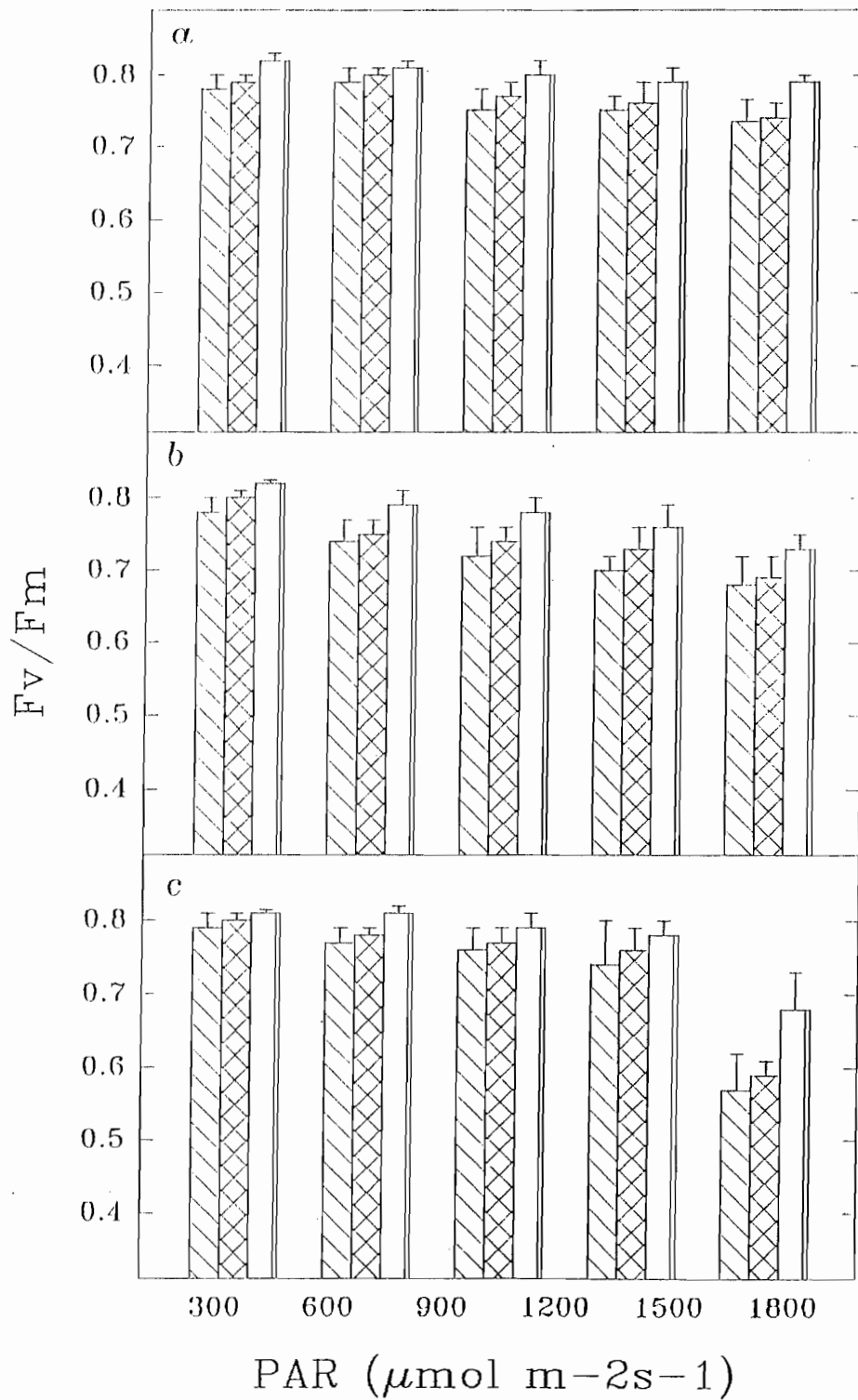


Figura 17. Recuperación del rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) en hojas de a) *M. quadrangularis*, b) *A. grandiflora* y c) *B. integrifolia* aclimatadas por 90 días, después de 0, 2 y 12 hs en oscuridad (barras de izq. a der.) y haber permanecido, previamente, por 5 hs bajo los niveles de radiación fotosintética activa (PAR) señalados en el eje X.

Fotoprotección: disipación térmica de energía y cambios en la eficiencia de los FSII

Finalmente, en el proceso de aclimatación a la luz en las plantas que por 90 días han permanecido a plena exposición solar, al estimar el papel de la fotoprotección (pigmentos del ciclo de la xantofila) en la disipación térmica del exceso de energía de excitación en las hojas, evaluando los cambios en la eficiencia intrínseca de los FSII, después de 30 min. de iluminación, la mayor disminución en F'_v/F'_M en *Alchornea* y en *Brunellia*, sugiere que en estas especies se presenta la mayor disipación por medio de estos pigmentos (Figura 18a). En *Montanoa* se encontró una menor disminución en este parámetro, así como la más rápida y completa recuperación en F_v/F_M después de iluminar las hojas por 20 min. con luz del rojo lejano. La cinética de estos cambios en la eficiencia intrínseca de los FSII, bajo altos niveles de luz, a pesar de que el patrón es similar para las tres especies, muestra una respuesta más rápida en *Montanoa*, así como la mayor disminución en F_v/F_M para *Alchornea* y *Brunellia* (Figura 18b). Si se supone que la mayor disminución en F'_v/F'_M está relacionada a mayores niveles de energía disipada, es posible estimar del total de la luz absorbida que la fracción disipada por esta vía ($F_v/F_M - F'_v/F'_M$) en *Montanoa* es de ca. 23% y en *Alchornea* y *Brunellia*, esta representa ca. 32 y 30%, respectivamente. En estas plantas aclimatadas a altos niveles de luz, la capacidad de disipar la energía en exceso por el mecanismo de fotoprotección es mayor que en las no aclimatadas (Figura 19). En estas últimas, se observó una menor disminución en la razón en todas las especies, así como diferencias en la cinética con la cual ocurren estos cambios (Figura 19b). En *M. quadrangularis*, la disminución en F'_v/F'_M es más rápida, como también más completa la recuperación de F'_v/F'_M después de iluminación con rojo lejano, presentando las plantas de *A. grandiflora* y *B. integrifolia* la menor y más lenta respuesta en los cambios de F'_v/F'_M .

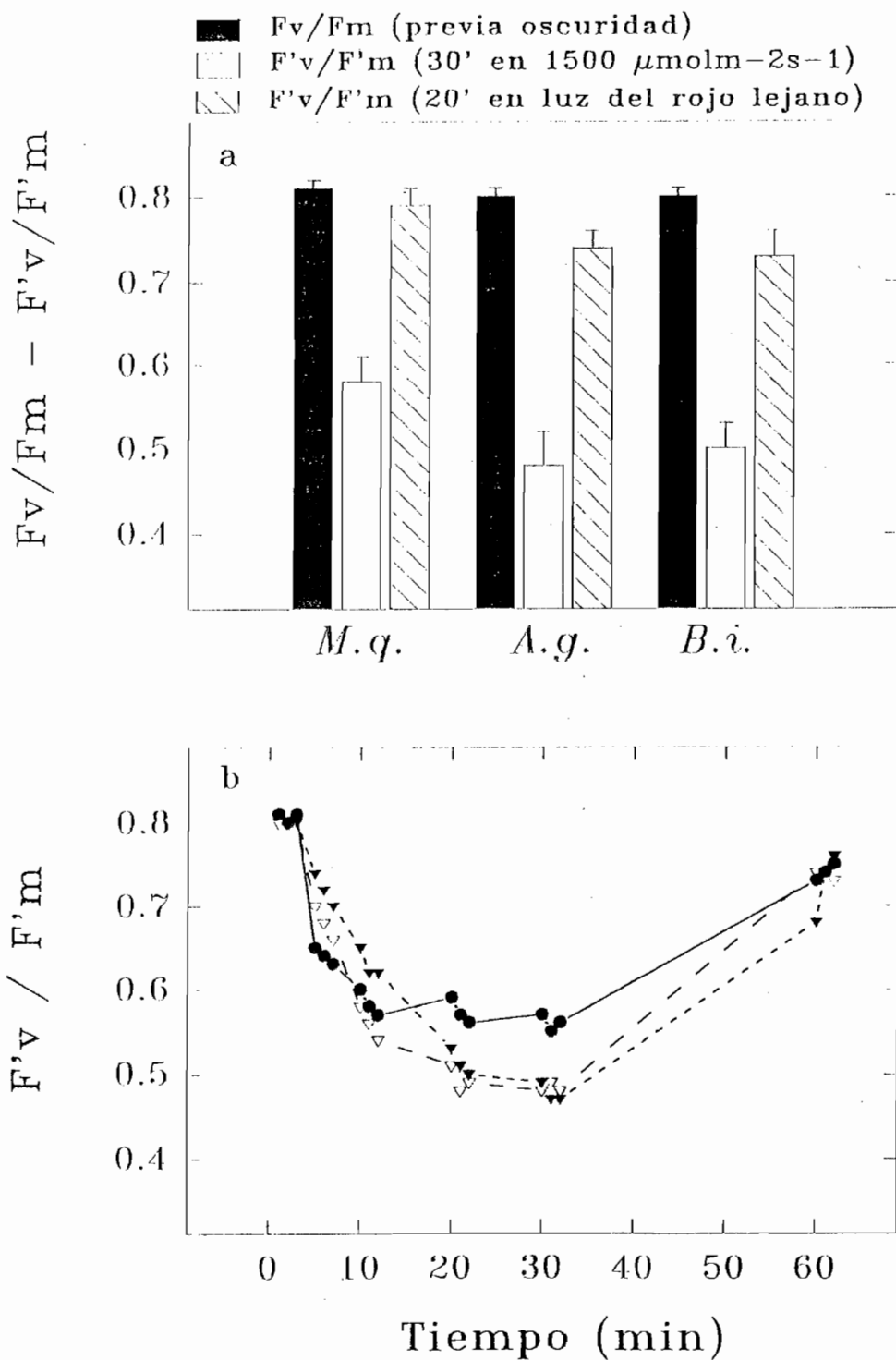


Figura 18. a) Eficiencia intrínseca de los FSII en hojas mantenidas en oscuridad (F_v/F_M), después de 30 min. de iluminación (F'_v/F'_M) y 20 min. de recuperación en luz del rojo lejano (F'_v/F'_M) y b) cinética de cambios en F'_v/F'_M en hojas de *M. quadrangularis* (*M.q.* ●), *A. grandiflora* (*A.g.* ▽) y *B. integrifolia* (*B.i.* ▼) aclimatadas por 90 días a plena luz solar.

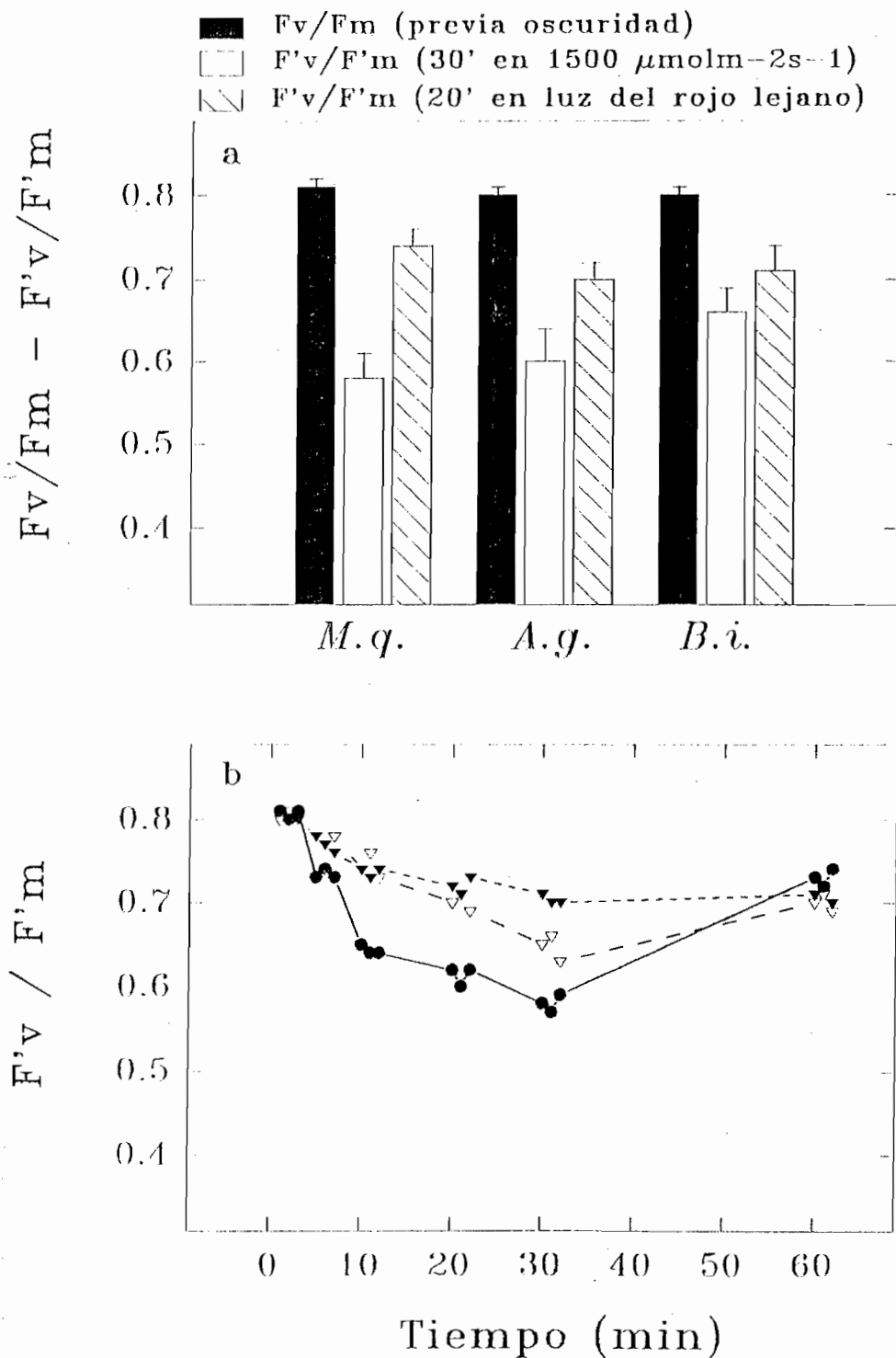


Figura 19. a) Eficiencia intrínseca de los FSII en hojas mantenidas en oscuridad (F_v/F_m), después de 30 min. de iluminación (F'_v/F'_m) y 20 min. de recuperación en luz del rojo lejano (F_v/F_m) y b) Cinética de cambios en F'_v/F'_m en hojas de *M. quadrangularis* (*M.q.* ●), *A. grandiflora* (*A.g.* ▽) y *B. integrifolia* (*B.i.* ▼) que no están aclimatadas a plena luz solar.

Respuesta de inducción fotosintética frente a incrementos en los niveles de luz

Uno de los aspectos más interesantes de evaluar en plantas expuestas a diferentes condiciones lumínicas, es el relacionado a la respuesta o inducción fotosintética frente a un cambio repentino y transitorio en los niveles de luz. Pretendiendo caracterizar y comparar esta respuesta en las especies, se realizó un experimento que consistió en mantener, previo a la inducción fotosintética, las plantas en un nivel bajo de radiación, de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 30 min. incrementando a $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y manteniéndolas a este nivel de luz por 10 min. para regresar posteriormente al nivel inicial de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Se midieron en forma continua, diferentes parámetros, entre ellos la respuesta a estos cambios en los niveles de luz en las tasas de fotosíntesis, en la conductancia estomática y en la concentración subestomática del CO_2 o C_i (Figura 20).

Los resultados indican que entre las especies se presentan diferencias en la respuesta a la inducción fotosintética debido a la rapidez con que se incrementan la asimilación, la conductancia estomática y los cambios en el C_i frente al nivel más alto de luz, encontrando la más baja en *B. integrifolia*, seguida por una levemente mayor en *A. grandiflora* y la más alta en las plantas de *M. quadrangularis*. En las especies, el curso de inducción fotosintética varía desde un lento aumento sigmoideal de la fotosíntesis neta en *B. integrifolia*, hasta un incremento con forma de hipérbola en *M. quadrangularis*. *A. grandiflora* presentó un comportamiento más cercano a una respuesta sigmoideal. En la respuesta exponencial de *M. quadrangularis*, la fotosíntesis aumentó en los primeros 60 seg. entre 60 y 80% de la A_{max} determinada en el estado estacionario al final de los 10 min. bajo el mayor nivel de luz y el C_i exhibió una caída irregular en las diferentes plantas ($n=7$) llegando a ser en algunos casos de solo un 10 a un 30% (30-90 vpm), mientras que en otros fue de 60-70% (190-210

vpm) de los valores iniciales, entre 320 y 330 vpm. Estas diferencias en la disminución del C_i estaban relacionadas a la conductancia estomática inicial que presentan las plantas, encontrándose que las mayores caídas en el C_i se encontraron en aquellas hojas con baja conductancia estomática.

En la respuesta sigmoideal, la inducción fotosintética ocurre en dos fases, una etapa inicial rápida seguida por un aumento gradual y lento hasta la tasa fotosintética de estado estacionario. Para las hojas de *B. integrifolia* y principalmente en *A. grandiflora* que exhiben esta respuesta sigmoideal de inducción fotosintética, el C_i no alcanzó en ninguna de las plantas valores por debajo de 150 vpm, encontrándose frecuente la disminución entre valores de 170 y 220 vpm. Para la primera especie, se observó inicialmente una leve disminución transitoria en la conductancia, permaneciendo ésta en *ca.* $25 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a lo largo de los 10 min. de luz a $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, así como una lenta respuesta en el incremento de las tasas de fotosíntesis. Esta respuesta es mucho más clara en las últimas dos especies, incrementándose los promedios en la conductancia inicial de 25 a $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en *A. grandiflora* y desde 50 a $75 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en *M. quadrangularis* y las tasas de fotosíntesis desde $1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para ambas especies hasta 5 y $6.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente (Figura 20).

Finalmente, para todas las especies el aumento en la conductancia estomática es posterior al incremento en las tasas de fotosíntesis y a pesar de que en conjunto las plantas de una misma especie muestran un patrón de inducción fotosintético (hipérbola o sigmoide) la respuesta exponencial de inducción en plantas tanto de *M. quadrangularis* como *A. grandiflora* estuvo asociada a conductancias estomáticas relativamente mayores, mientras que la respuesta de inducción sigmoideal fue más frecuente encontrarla en hojas que

presentaban muy baja conductancia estomática inicial. Es decir, la velocidad o respuesta del proceso de inducción fotosintético está mediada por la conductancia estomática inicial en las plantas en todas las especies en este trabajo.

Esta respuesta en las plantas frente a incrementos transitorios en los niveles de luz se puede entender mejor evaluando la inducción fotosintética, esto es, estimando el tiempo necesario para alcanzar el 50% (T_{50}) y 90% (T_{90}) de la tasa máxima de fotosíntesis en el estado estacionario en el nivel más alto de luz de $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Figura 21a) así como el estado de inducción de la fotosíntesis en las plantas a diferentes tiempos de inducción fotosintética 100, 300 y 500 seg., desde el inicio de este mayor nivel de luz (Figura 21b). Las hojas de *M. quadrangularis* presentaron los más cortos T_{50} y T_{90} de las tres especies, llegando a ser de sólo de 42 ± 16 y 260 ± 80 seg. (promedio \pm d.e.) respectivamente. Al igual que en esta especie, *A. grandiflora* muestra un T_{50} bajo (69 ± 26) pero un T_{90} más grande que el anterior, de 444 ± 104 seg. (Figura 21a). En general, estos tiempos de inducción fotosintética podrían considerarse bajos en comparación con los determinados en las plantas de *B. integrifolia*, con un T_{50} de 562 ± 100 haciéndose necesario para estimar este parámetro, así como el T_{90} (1000 ± 156) la realización de mediciones adicionales con las plantas bajo el mayor nivel de radiación por períodos de tiempo de 20 min. para lograr que en esta especie se alcanzaran las máximas tasas de fotosíntesis de estado estacionario a este nivel de luz.

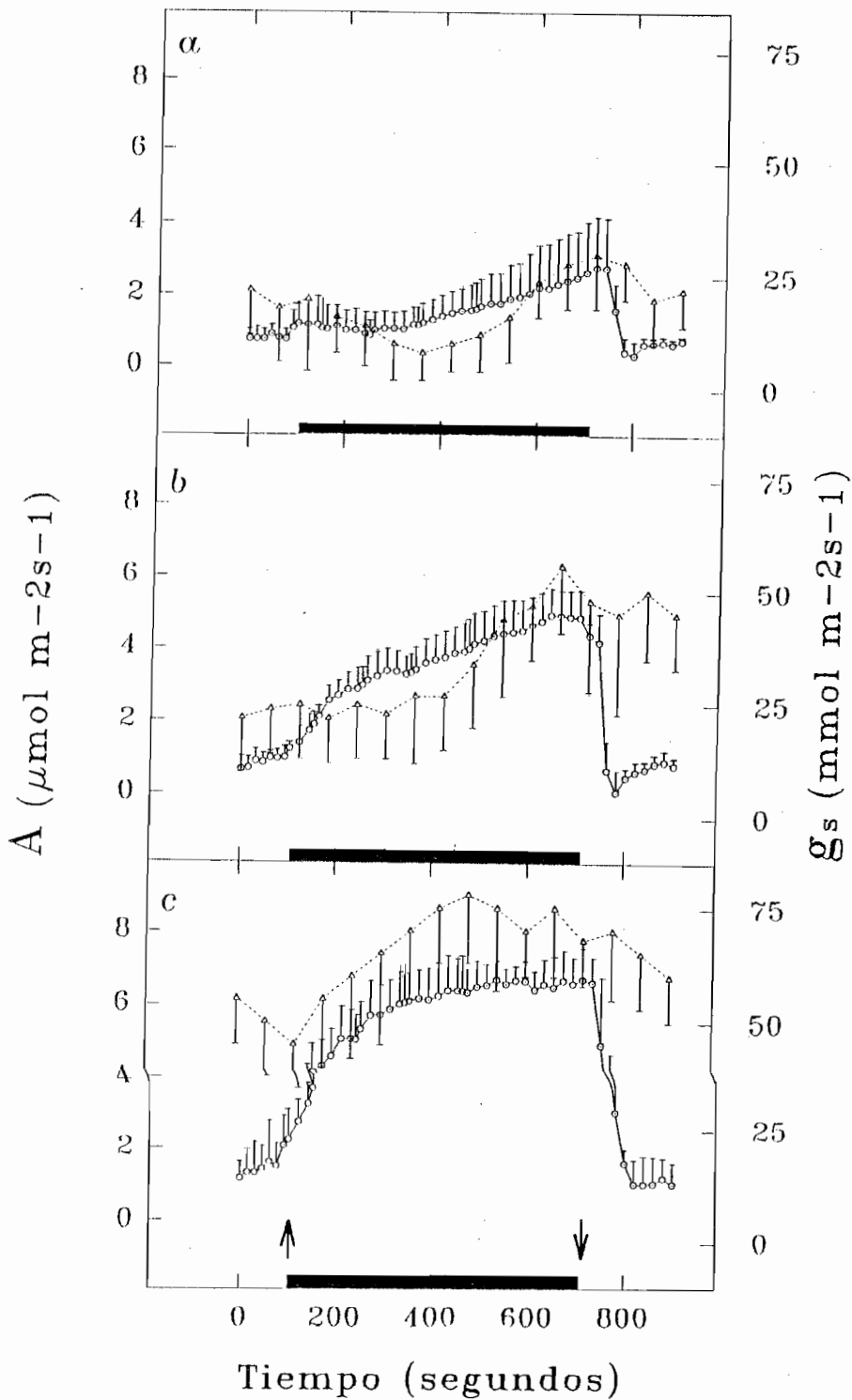


Figura 20. Respuesta de inducción fotosintética (A \circ) y de conductancia estomática (g_s Δ) en hojas de a) *B. integrifolia*, b) *A. grandiflora* y c) *M. quadrangularis* frente a un incremento por 10 min. (barra oscura en el eje X) de la radiación fotosintética activa a $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (la flecha indica el incremento y hacia abajo, el retorno al nivel de luz inicial).

La variación temporal del estado de inducción de la fotosíntesis (EIF) se comparó en los tiempos de inducción fotosintética de 100, 300 y 500 seg. de inicio del período de iluminación de las hojas con $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 21b). Las hojas de todas las especies presentaron un incremento en el EIF con un mayor tiempo de inducción fotosintética, siendo los valores de EIF₁₀₀ y de EIF₃₀₀ en *M. quadrangularis* y *A. grandiflora* considerablemente superiores a los encontrados en *B. integrifolia*. Para el EIF₅₀₀ en las dos primeras especies, principalmente en *M. quadrangularis*, se mantiene este valor en ca. 1.0 sólo levemente por sobre el valor determinado en estas plantas previamente, de 0.91 ± 0.06 . Este valor de 1.0 en *B. integrifolia* sólo se alcanza en el tiempo de inducción fotosintética antes mencionado, con un EIF₁₂₀₀ superior al de EIF₅₀₀ en las otras especies (Figura 21b).

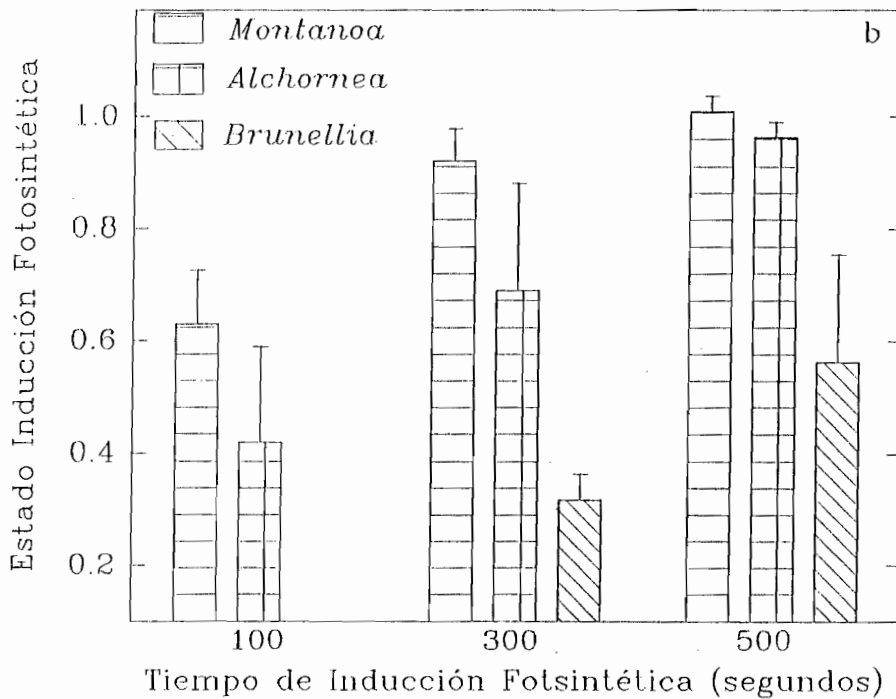
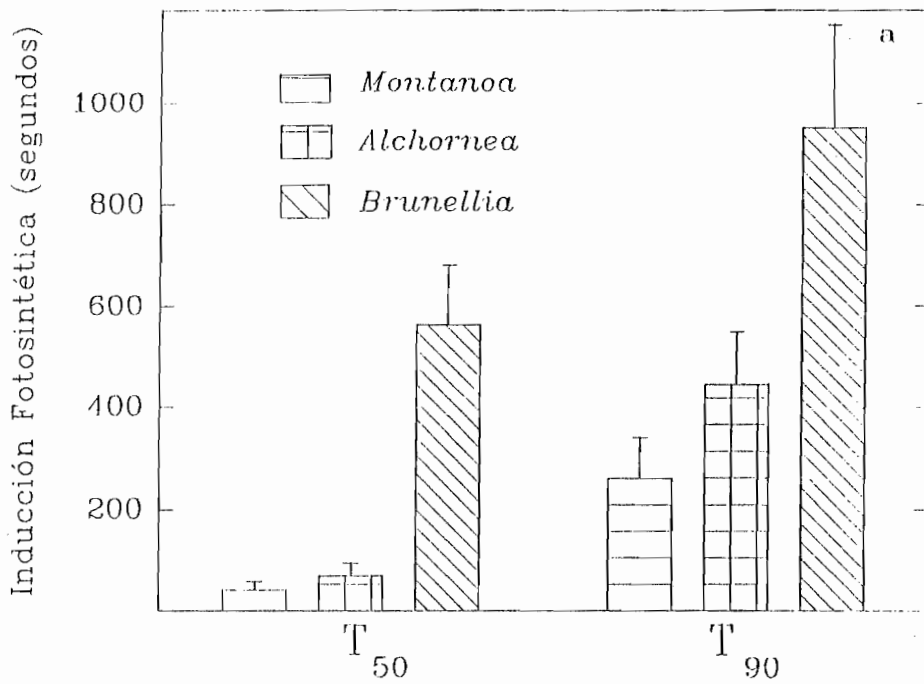


Figura 21. a) Período de inducción fotosintética necesario para alcanzar 50% (T₅₀) y 90% (T₉₀) de la tasa de asimilación de estado estacionario y b) Estado de inducción fotosintética durante la respuesta de inducción en fotosíntesis al cambio de 50 hasta 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en *B. integrifolia*, *A. grandiflora* y *M. quadrangularis*. (promedios \pm d.e. de 5 plantas/especie).

DISCUSIÓN

Plantas en sotobosque y claros en condiciones lumínicas extremas limitantes y excesivas

Los bosques presentan ambientes lumínicos complejos, dinámicos y heterogéneos. Estos ambientes se originan por las diferentes vías de entrada de la luz -los que pueden predecirse a partir de las condiciones climáticas y la hora del día- siendo la estructura del bosque la que produce los principales hábitats de luz: 1.- El sotobosque, bajo el dosel cerrado con pocos y muy pequeños claros, en que toda la luz incidente se refleja desde o se transmite a través de la vegetación. 2.- Los claros pequeños, formados por aperturas en el dosel que permiten el ingreso de la luz solar directa, pero con un aporte menor de luz del cielo abierto. Y 3.- Los claros grandes, en que la luz solar directa y la del cielo abierto, sin dosel, aportan la totalidad de la luz ambiental (Endler 1993).

Estos principales hábitats corresponden con la caracterización del ambiente físico obtenida en los cursos diarios en el campo, en que se evaluaron diferentes variables tanto en el sotobosque como en los claros del bosque montano tropical o selva nublada "La Mucuy". La radiación es el parámetro con mayores diferencias entre estos ambientes y en el que se presentan las principales variaciones a lo largo del día, tanto en la fotosintética como en total. La diferente cantidad de luz que llega al sotobosque y a los claros es también el principal factor para explicar otras diferencias entre estos ambientes, como son la mayor temperatura del suelo y del aire, así como la menor humedad relativa del aire en los claros, principalmente en las horas del medio día. Por otro lado, la densidad o cobertura del dosel del bosque afecta la distribución espectral de la radiación, principalmente en el sotobosque, lo cual incide en los patrones de crecimiento y desarrollo de las plantas (Smith 1982; Chazdon y Fetcher 1984; Lee 1987; Connell et al. 1997).

Debido principalmente a la variabilidad en los hábitats que ocupan las especies, está descrito que los ambiente de luz para las plantas son diferentes, incluso a nivel de las hojas de un mismo individuo en juveniles de especies de árboles emergentes del dosel (Oberbauer et al. 1988). Las implicaciones fisiológicas de esta variabilidad son importantes, debido a que las hojas no pueden considerarse una población fotosintéticamente uniforme, porque las diferencias en la radiación que reciben, individualmente, podría llevar por aclimatación a la luz a diferencias importantes de algunas características fotosintéticas. En relación a esto, el efecto de cambios en la radiación en especies de bosques tropicales sugiere que la respuesta sería dependiente de la plasticidad que presenten las plantas (Mulkey et al. 1996). Fetcher et al. (1983) en Costa Rica, encontraron en *Heliocarpus appendiculatus* -una especie pionera de claros grandes- que el crecimiento en altura se afecta de manera importante por el nivel de luz, no así en *Dipteryx panamensis*, una especie que ocupa preferencialmente claros de menor tamaño. Así mismo, en estas especies, el nivel de radiación en el que se encuentran afecta de manera diferencial la sobrevivencia, la biomasa, el grosor, peso específico y densidad estomática de las hojas, mientras que la respuesta en la relación raíz:tallo fue similar para ambas especies al permanecer en diferentes niveles de luz, en sombra, sombra parcial y plena luz solar (Fetcher et al. 1983). Al igual que éste, la mayoría de los trabajos que pretenden explicar cambios en las características de las plantas para aclimatarse a diferentes ambientes de luz (Björkman 1981; Anderson y Osmond 1987; Fetcher et al. 1987; Chazdon et al. 1996; Huante y Rincón 1998) no consideran la luz en los claros como un factor de estrés a pesar de las variaciones espaciales y temporales en este recurso para plantas en ambientes lumínicos ecológicamente contrastantes, como el sotobosque y los claros (Le Gouallec et al. 1991).

Fotosíntesis y eficiencia fotosintética en juveniles en el sotobosque y en los claros

Los juveniles de las especies en este estudio, presentan importantes diferencias en los niveles de luz en los ambientes en que se encuentran en el campo, *B. integrifolia* en el sotobosque, *A. grandiflora* en claros pequeños y *M. quadrangularis* en claros más grandes. Estas especies -en los ambientes que preferencialmente están ocupando- poseen diferentes estrategias de regeneración y con ellas, características metabólicas y fisiológicas que permiten que ocupen diferentes hábitats bajo las condiciones naturales de la sucesión del bosque montano tropical. Para las plantas de *B. integrifolia*, en el sotobosque, la característica fotosintética más relevante es lograr mantener positivas las tasas de asimilación de CO₂ a lo largo del día, tasas que aunque bajas y cercanas a 0 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, permitirían su supervivencia por largos períodos de tiempo, en condiciones limitantes de luz. Esta capacidad de mantener un balance positivo de carbono se debe a que las tasas de respiración y los puntos de compensación lumínica son bajas en esta especie. Estos parámetros en *B. integrifolia* son mayores que los determinados para *Decussocarpus rospigliossi* (Podocarpaceae), una especie tolerante a la sombra en sus estadios juveniles y emergente del bosque primario montano tropical en Venezuela (García-Núñez et al. 1995). Los valores de -0.25 y de 4.2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de respiración y puntos de compensación lumínica respectivamente, se encuentran dentro del promedio descrito para los juveniles de diferentes especies de árboles tropicales cultivadas bajo ca. 2% de plena luz solar, en especies que como *B. integrifolia*, son tolerantes a sombra en sus estadios juveniles y llegan a ser emergentes y dominantes del dosel: *Aspidosperma cruenta* (Apocynaceae) y *Tachigalia versicolor* (Leguminosae) en los bosques de tierras bajas de la Isla de Barro Colorado en Panamá (Kitajima 1994) o *Pentaclethra maculosa* (Mimosaceae) en este tipo

de bosques en Costa Rica (Oberbauer y Strain 1986). Estas tasas de respiración y punto de compensación lumínico son idénticas a los valores determinados bajo condiciones lumínicas típicas del sotobosque en dos especies de la familia Dipterocarpaceae, dominantes del dosel en su etapa adulta pero contrastantes en su estrategia de regeneración. Las plántulas de *Shorea leprosula*, de rápido crecimiento y demandantes de luz (debido a que necesitan radiación directa para su regeneración) presentan un comportamiento como especie pionera, en contraste con *Dryobalanops lanceolata*, de lento crecimiento y que puede sobrevivir un amplio rango de condiciones de luz desde sombra bajo el sotobosque hasta incluso ocupar grandes claros del dosel (Zipperlen y Press 1996). La importancia que tendría la morfología que presentan las plántulas de los árboles de especies tropicales en las bajas condiciones lumínicas del sotobosque y su relación con el desempeño fotosintético, podría estimarse. Siendo similares morfológicamente, los juveniles de *B. integrifolia* y *D. lanceolata* mostrarían una prolongada sobrevivencia y capacidad para la fijación de carbono en estos ambientes, gracias a que la arquitectura de su ramificación está dirigida, preferencialmente, hacia el crecimiento horizontal de pocas ramas (datos no presentados). Esto da como resultado un incremento en el área foliar de las plantas en el plano horizontal más que el vertical, probablemente favoreciendo la intercepción de los flecos de luz y que podría conferir una ventaja competitiva en los ambientes del sotobosque (Zipperlen y Press 1996). Es probable que en los ambientes bajo el dosel cerrado del bosque, las especies con bajas tasas de fotosíntesis puedan maximizar el crecimiento al invertir y asignar sus recursos en un desarrollo con una ramificación horizontal, mucho más que con una arquitectura para el desarrollo en altura. La importancia de la alometría y de estas características morfológicas en las plantas del sotobosque en el bosque nublado tropical no

se han descrito, así como tampoco la relación de estas características con el mejor desempeño fotosintético en ambientes limitantes por luz, en que sólo los rayos de sol aportarían la mayor parte de la radiación para la actividad fotosintética. Esta información podría ser valiosa para comprender mejor la ecología y la sucesión en especies con este tipo de regeneración, en ambientes con baja disponibilidad de luz -por la permanente neblina- característica de los bosques tropicales montanos (Bruijnzeel y Veneklaas 1998).

Por otro lado, las mayores tasas de fotosíntesis en los juveniles de las otras dos especies, que se encuentran ocupando preferencialmente claros pequeños (*A. grandiflora*) y claros más grandes (*M. quadrangularis*) estarían relacionadas, directamente, con la mayor cantidad de luz que reciben en estos ambientes. Sin embargo, las diferencias encontradas en las tasas máximas de fotosíntesis que se alcanzaron en los cursos diurnos entre estas dos especies, *ca.* 5-6 para la primera y de *ca.* 10-12 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la segunda, podrían explicarse por factores y características específicas diferentes en ellas, que favorecerían o limitarían la máxima capacidad fotosintética (A_{max}) en cada una de estas especies. Entre las plantas C_3 , la A_{max} medida bajo luz saturante, temperatura óptima, humedad moderada y presión normal de CO_2 ambiental, presenta un rango desde menos de 5 hasta por sobre 50 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Larcher 1995). Estas diferencias en la A_{max} entre las especies, ecotipos e individuos es el resultado de diferencias en la cantidad y actividad de la maquinaria bioquímica y fotoquímica de la fotosíntesis (Caemmerer y Farquhar 1981) así como en las vías de difusión para el intercambio gaseoso, las que son afectadas por la estructura foliar (Araus et al. 1986). Sin embargo, a pesar de las diferencias anatómicas, metabólicas y fisiológicas que presentan las especies, ecotipos e individuos, el contenido de nitrógeno foliar (N) se ha sugerido, frecuentemente, como el principal factor en determinar las A_{max} en

las plantas (Medina 1984; Field y Mooney 1986; Chazdon y Field 1987). Esto apoya la interpretación de que el N foliar total varía con la suma de los pasos bio y fotoquímicos basados en el N, etapas que limitarían las tasas máximas de fotosíntesis (Field y Mooney 1986). Tomando en cuenta que en las hojas de *M. quadrangularis*, el contenido de N foliar de 3.8% es ca. un 30% más alto que el 2.7% determinado en las hojas de *A. grandiflora*, y, debido a que el contenido de N foliar es uno de los principales determinantes de la fotosíntesis (Lawlor 1993), es probable que parte de las diferencias en las tasas máximas de asimilación de CO₂ entre estas especies que ocupan los claros en el bosque tropical montano -así como que las más bajas se hayan encontrado en *A. grandiflora*- se expliquen por el menor contenido de N foliar determinado en esta última especie.

A pesar de la importancia que podría tener el N foliar en determinar las A_{max} en las especies, otros aspectos relacionados con el intercambio gaseoso y la actividad fotosintética podrían estar jugando un papel limitante. En los cursos diurnos de fotosíntesis realizados en el campo, las máximas y mínimas tasas de conductancia estomática (gs) y de transpiración, así como la relación del patrón diurno entre estos parámetros, varía considerablemente y es diferente entre las especies. En general, para los juveniles en cada uno de los ambientes donde se encuentran, las máximas de conductancia se presentan entre las 0900 y las 1100 hs, manteniéndose a lo largo del día en *B. integrifolia* y en *A. grandiflora*, disminuyendo hacia y después del medio día principalmente en *M. quadrangularis*. Sin embargo, para un valor similar o menor de conductancia estomática en *M. quadrangularis*, las altas tasas de transpiración y fotosíntesis superiores a las de *A. grandiflora*, sugieren para esta última especie, que una disminución en la gs frente al incremento en la diferencia de presión de vapor (DPV) en los claros a lo largo del día, es probablemente una respuesta a nivel

estomático para evitar un déficit hídrico posterior por cambios en la humedad relativa. Este patrón de intercambio de gases ha sido descrito para diferentes especies en bosques tropicales con alta sensibilidad en el control estomático frente a mayor sequía o DPV (Medina et al. 1981; Meinzer et al. 1984; Aylett 1985; Huc y Guehl 1989; Cavelier 1990; Granier et al. 1992; Huc et al. 1994). Ahora, un aspecto interesante en la ocupación de los claros del dosel, es comprender cómo *M. quadrangularis* logra mantener altas tasas de transpiración y de fotosíntesis a pesar de la disminución en la conductancia estomática? Parte de la respuesta podría estar en la considerablemente mayor conductividad hidráulica en el xilema de *M. quadrangularis* respecto de la determinada en *A. grandiflora*. Una menor limitación en la capacidad de transporte de agua en los tallos, permitiría que una especie pionera en un ambiente con altos niveles de radiación y una demanda evaporativa alta, mantenga elevadas tasas fotosintéticas y transpiratorias a lo largo del día, a pesar del cierre parcial de los estomas y por esto, con una menor conductancia estomática. Para este tipo de comportamiento y de características transpiratorias, en el control estomático y en las tasas de fotosíntesis en juveniles de árboles del bosque montano tropical, esto permitiría que una especie presente una mayor eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/g_s) que podría llegar a ser de un gran valor adaptativo en hábitats expuestos como los claros grandes y en aquellos individuos que alcanzan el estrato más alto en el dosel del bosque, como han sugerido García-Núñez et al. (1995). Recientemente, se ha descrito, en especies tropicales que colonizan claros, la importancia de las propiedades hidráulicas y de la conductancia de la capa límite en la regulación ambiental y fisiológica de la transpiración (Meinzer et al. 1995). Esto corrobora lo que anteriormente se ha sugerido, en cuanto a que en plantas de especies pioneras que colonizan claros y por el microambiente de estos

hábitats, diferentes características desacoplarían la regulación estomática en las hojas de las tasas de transpiración -y también como consecuencia de esto- las de fotosíntesis (Meinzer et al. 1995). Este podría ser el caso en *A. grandiflora*, especie pionera que coloniza claros pequeños, en que una menor conductividad hidráulica del xilema, baja tasa de conductancia estomática, así como moderadas tasas de transpiración y fotosíntesis, son factores que podrían ser determinantes para el crecimiento entre especies que compiten por la ocupación de estos ambientes. La importancia de estos aspectos en la limitación o modulación de la capacidad de regeneración de las especies de árboles, es un área poco desarrollada que podría explicar el papel del transporte de agua, de las limitaciones estomáticas en la fotosíntesis y por tanto en la asimilación de carbono, en la separación de los diferentes ambientes que preferencialmente ocupan las plantas en sus estadios juveniles, así como en la posición relativa como especies pioneras o tardías en la sucesión del bosque tropical montano. Respecto al transporte del agua, no es fácil explicar la relación que entre la estructura y la conductividad del xilema, con la vulnerabilidad a la cavitación (embolismo inducido por estrés hídrico) lo que interrumpe el flujo de agua a través del xilema debido a la entrada de aire en la columna de agua. Por ejemplo, manteniendo constante el área foliar, un mayor número de conductos (vasos o traqueidas) en el xilema podría incrementar de manera lineal la conductividad hidráulica (K_h) y específica foliar (K_l). Si el área del xilema es constante pero el número de conductos se incrementa, esto podría incrementar la conductividad específica (K_s). Estos parámetros describen la estructura del sistema conductor de agua (arquitectura hidráulica) que potencialmente podrían limitar el flujo del agua hacia las hojas, limitando el comportamiento estomático y el intercambio de gases a niveles altos de radiación (Tyree y Ewers 1996).

En las tres especies seleccionadas para este trabajo, la estructura anatómica de los elementos vasculares presenta diferencias importantes, lo que en parte explicaría, la distinta capacidad de conducción de agua en sus tallos, estimado como conductividad hidráulica del xilema. Se ha descrito para los elementos vasculares en *B. integrifolia*, *M. quadrangularis* y *A. grandiflora* un número de poros por mm^2 de 26, 10 y 3, un diámetro medio de 91.5, 131.0 y 190.5 μ y una longitud de los elementos vasculares de 902, 221 y 659 μ , respectivamente (Pérez 1993). Así mismo, los índices de vulnerabilidad, V (diámetro de los vasos/número de poros por mm^2) y mesomorfía, M (vulnerabilidad x longitud de los elementos vasculares) que pretenden relacionar la estructura anatómica con las características ecológicas de las especies, presentan valores de 63.5, 13.1 y 3.5 para V y 41.9, 2.9 y 3.2 para M en *A. grandiflora*, *M. quadrangularis* y *B. integrifolia*, respectivamente (Pérez 1989). El valor mayor de estos índices indica que es mayor la dependencia de las condiciones ecológicas mesófitas en las especies, y los valores más bajos de vulnerabilidad, representarían un mecanismo de suministro de agua mejor y más seguro para las hojas en la planta. En una especie pionera como *M. quadrangularis*, con elementos vasculares más cortos y de menor diámetro, sería menos probable que presentara embolismo inducido por estrés hídrico que en *A. grandiflora*, con conductos más anchos y considerablemente más largos. Esto se debe a que en el continuo suelo-planta-atmosfera en los claros, los elementos más anchos y más largos colapsarían más fácil y rápidamente frente a presiones negativas altas. Así mismo, las diferencias en el diámetro de los poros, característico del xilema de cada especie, incrementaría el riesgo a sufrir cavitación en *A. grandiflora*, por presentar conductos de poros más grandes. Estas características relacionadas a la conductividad hidráulica en plantas tendrían como resultado que *M.*

quadrangularis pueda ser más competitiva en los ambientes de los claros que *A. grandiflora*, similar al comportamiento descrito de dos especies pioneras en comparación a otras, más tardías en la sucesión del bosque tropical en Isla Barro Colorado, Panamá (Tyree et al. 1998). Finalmente, estimar la importancia de la arquitectura hidráulica en la capacidad de transportar agua en la raíz y en los tallos durante las diferentes etapas de vida de los árboles, así como realizar estudios comparativos en plantas de especies pioneras, intermedias y tardías de la sucesión en bosques tropicales, podría explicar las limitaciones ecológicas y fisiológicas de los mecanismos de transporte y de regulación hídrica en la distribución sucesional de las especies, así como en la adaptación a diferentes regímenes de luz (Tyree y Ewers 1996; Tyree et al. 1998).

En los cursos diurnos, hacia y después del medio día los juveniles presentan la reducción más importante en la razón F_v/F_M -indicando que la eficiencia fotoquímica en las hojas disminuye en este período por el exceso de luz en los claros- aunque es en este período del día en que se presentan las máximas tasas fotosintéticas, principalmente en *A. grandiflora* y en menor grado en *M. quadrangularis*. Este patrón se explica si se tiene en cuenta que en la disminución del rendimiento cuántico de los FSII "in vivo", éste patrón podría explicarse también como el resultado de una estrategia de fotoprotección más que producto del daño en las hojas (Anderson et al. 1997). Este comportamiento permite, a pesar de la disminución en F_v/F_M , mantener un comportamiento fotosintético adecuado en ambientes con niveles altos de luz, como se encontró en condiciones naturales en las tasas de fotosíntesis en los juveniles de *A. grandiflora* y *M. quadrangularis*. Además, este nivel diurno de disminución en el rendimiento cuántico máximo (fotoinhibición) es transitorio y por lo tanto, no significaría una reducción permanente en la eficiencia fotosintética de los

FSII en las plantas cuando están aclimatadas al nivel de luz en los claros. Esto se infiere de la recuperación parcial de este parámetro que se observa en las horas de la tarde y en la recuperación total que ocurre en el período nocturno, hasta los máximos valores de F_V/F_M determinados a primera hora de la mañana anterior. Estos resultados sugieren que en juveniles de árboles tropicales que crecen en ambientes con alta radiación, a pesar de que presenten una pérdida diurna de eficiencia fotosintética, esta fotoinhibición no es irreversible ni letal cuando las hojas están aclimatadas y se han desarrollado bajo condiciones de plena exposición solar. Estos resultados son similares a los descritos para juveniles en cinco especies de dosel de árboles tropicales de Costa Rica y Puerto Rico (Castro et al. 1995). Estos autores señalan que una fotoinhibición crónica no sería frecuente en las plántulas de árboles del dosel de bosques lluviosos tropicales, excepto cuando la disponibilidad de agua o de nutrientes (p. ej. N) fuera limitante. Esta conclusión se basa en que de las cinco especies, la única que muestra síntomas de fotoinhibición irreversible es *Dipterix panamensis* (especie emergente del dosel que alcanza hasta 50 mts de alto) que bajo condiciones de crecimiento de sombra y de sol presentó la misma concentración de nitrógeno foliar, mientras que en las otras especies bajo sol se incrementó significativamente la concentración foliar de nitrógeno y no presentaron síntomas de fotoinhibición de la fotosíntesis (Castro et al. 1995). Bajo diferentes niveles de radiación, el efecto del nitrógeno sobre el aparato fotosintético pareciera estar involucrado en cambios de la concentración de proteínas solubles, la actividad de la Rubisco y el contenido de carotenoides totales en las hojas (Bungard et al. 1997).

En este trabajo, la disminución más importante y prolongada en F_V/F_M en las hojas de *A. grandiflora*, sugiere que entre las especies habría diferencias en la sensibilidad a

presentar fotoinhibición de la fotosíntesis frente al exceso de luz. Esta mayor y más prolongada reducción en F_V/F_M entre medio día y en las primeras horas de la tarde en plantas que preferencialmente ocupan claros pequeños (0.56-0.61), en comparación con la menor y mas breve disminución (0.68-0.71) en las hojas de plantas que se encuentran en claros más grandes -incluso bajo mayores y más prolongados períodos de altos niveles de radiación- es un patrón descrito para diferentes especies tropicales en bosques de Papua New Guinea (Lovelock et al. 1994). En este, se encontró que el mayor grado de fotoinhibición ocurre en las especies parcialmente tolerantes a sombra pero que se benefician de los claros -como ocurre con *A. grandiflora*- con valores inferiores de F_V/F_M al medio día (0.60-0.68) en comparación a las pioneras, intolerantes a sombra (0.64-0.77) -como es el caso de *M. quadrangularis*- especialistas en la ocupación de los claros grandes. Finalmente, debido a la similitud en las especies a primera hora de la mañana de los rendimientos cuánticos máximos y muestran una completa recuperación nocturna a pesar de que los mínimos diurnos de F_V/F_M son diferentes (entre 0.56 y 0.68), esto sugiere que no habría diferencias en el grado de recuperación a la fotoinhibición entre los juveniles de aquellos árboles del bosque montano tropical que ocupan preferencialmente claros más pequeños y otros, los pioneros, especialistas de claros grandes. Sin embargo, los resultados del experimento de aclimatación fotosintética en plantas bajo plena exposición solar sugieren que esta separación en los ambientes y el tipo de claro que preferencialmente ocupa cada especie se explique por diferencias: 1) en la mayor sensibilidad en *A. grandiflora* a presentar fotoinhibición y por lo tanto, bajo condiciones de exceso luz, a una mayor disminución en la eficiencia fotoquímica de los FSII, y una 2) mayor tolerancia en *M. quadrangularis* para permanecer y ocupar los claros de mayor tamaño.

En los resultados que muestran las tasas de fotosíntesis en las plantas de las tres especies en cada uno de los ambientes de sotobosque y de claros a lo largo del día (Figura 4) son claras las diferencias en los niveles de radiación y dentro de las especies que ocupan los claros, en las tasas máximas de asimilación de CO₂. Las mayores tasas de fotosíntesis que alcanzan las plantas de *M. quadrangularis* sugieren que los niveles de la disminución en la eficiencia fotoquímica de los FSII (fotoinhibición reversible) en esta especie no serían determinantes en afectar a las plantas y la tasa de fotosíntesis máxima. Por otro lado, probablemente una mayor proporción de la luz absorbida podría estar siendo utilizada a través del proceso fotoquímico. El significado fisiológico de que una especie bajo condiciones de exceso de luz presente altas tasas fotosintéticas a lo largo del día y que por medio de esta vía de desexcitación, una parte importante de la energía lumínica que reciben las hojas sea “disipada”, se evite una fotoinhibición mayor de la fotosíntesis y un daño en los FSII será discutido posteriormente (dentro del contexto de la ecología de regeneración en las especies de árboles) como uno de los mecanismos y/o adaptaciones fotosintéticas que presentarían plantas pioneras, especialistas en y para la ocupación de claros. Además, un resultado que indica diferencias entre las especies en la susceptibilidad a sufrir una disminución en la eficiencia fotosintética, es el menor rendimiento cuántico máximo que presentan las hojas en las plantas al medio día en relación con la edad de las hojas (Figura 5). Nuevamente, los valores más bajos de F_v/F_m entre las tres especies se encontraron en las hojas más apicales, jóvenes y recién expandidas en las plantas de *A. grandiflora* alcanzando a ser inferiores a 0.60. Serán discutidas más adelante las implicaciones de estas diferencias entre las especies que ocupan claros, en relación la asimilación potencial (ganancia) de carbono y sus consecuencias para la regeneración.

Fotosíntesis y eficiencia fotosintética en adultos de las especies

A diferencia de los resultados discutidos para los juveniles, en el ambiente donde se encuentran las plantas en el bosque, en los cursos diurnos para los adultos de las tres especies es similar el patrón o comportamiento de las variables evaluadas en las hojas bajo plena exposición solar (PAR, fotosíntesis, transpiración, conductancia, fotoinhibición). Nuevamente, las máximas tasas de asimilación de CO₂ las alcanzó *M. quadrangularis*, duplicando los valores máximos en las otras dos especies. Las bajas tasas de fotosíntesis máximas en los adultos de *B. integrifolia* y *A. grandiflora* (similares a las determinadas en los juveniles provenientes del sotobosque o de los claros pequeños donde se encuentran en condiciones naturales, respectivamente) fue un resultado inesperado, ya que en general las tasas fotosintéticas deben ser mayores en plantas adultas por estar expuestas a mayores niveles de luz, una entre varias de las diferencias establecidas para hojas de sombra y de sol (Björkman 1981; Osmond y Chow 1988). Un proceso que podría estar afectando la función fotosintética de las hojas del dosel en los adultos de estas especies, y explicar estos resultados, es el envejecimiento foliar, lo que tendría en el dosel siempre verde de los árboles que presentan múltiples clases de edades de las hojas, un impacto significativo en la distribución potencial de asimilación de CO₂ (Schulze et al. 1977; Nebel y Matile 1992) en las que la fotosíntesis, la respiración y el contenido de nitrógeno disminuyen con el incremento de la edad (Teskey et al. 1984; Brooks et al. 1991). Como será discutido ampliamente mas adelante, es probable que la predicción de Bazzaz (1979) de una menor flexibilidad fisiológica en las especies tardías en la sucesión -debido a que en los ambientes tardíos en la sucesión la variabilidad ambiental es menor- no explique, al menos en la especie que crece en el ambiente estable del sotobosque, *B. integrifolia*, una limitada

capacidad intrínseca para la aclimatación fotosintética frente a altos niveles de luz cuando está expuesta a plena exposición solar, en claros o como emergente en el dosel. En las plantas tolerantes a sombra, esta capacidad supuestamente limitada de aclimatación a la luz podría más bien estar reflejando una restricción entre hojas desarrolladas en el sotobosque y una rápida aclimatación a lo largo de gradientes lumínicos provocados por la formación de claros (Naidu y Delucia 1997; Niinemets y Tenhunen 1997). En este tipo de plantas, las limitaciones para presentar una respuesta de aclimatación más favorable frente a mayores niveles de radiación podrían en parte estar involucrando factores relacionados indirectamente a la actividad fotosintética, como son unas relaciones hídricas adversas, como lo sugieren las bajas conductancias estomáticas y las tasas de transpiración en las plantas en el período de mayor radiación. Como fue discutido para los juveniles, estas limitaciones en el intercambio gaseoso podrían ser una consecuencia indirecta y explicarse por la baja conductividad hidráulica del xilema en los tallos de estas especies.

A diferencia de los resultados encontrados de las tasas máximas de fotosíntesis, a lo largo del día los niveles de reducción en el rendimiento cuántico máximo en las hojas de las tres especies son comparables, inclusive para las horas de mayor radiación, en que la razón F_v/F_M permanece por encima de 0.70. Esto sugiere que en los adultos, al menos en las hojas expuestas del dosel, las tres especies no presentarían una disminución de la eficiencia fotosintética ni daño en los FSII provocado por exceso de luz. Uno de los mecanismos para evitar el exceso de luz en plantas que crecen al sol consiste en que las hojas presentan una mayor inclinación vertical o ángulo foliar. En los adultos de estas especies, una menor disminución en el rendimiento cuántico máximo podría explicarse a que en las hojas desarrolladas, maduras y grandes, en ramas del dosel expuestas al sol, al

presentar preferencialmente una posición vertical, recibirían menos radiación principalmente al medio día, observándose por lo tanto sólo una leve disminución en F_v/F_M en estas hojas. Esta menor disminución en F_v/F_M y al parecer, una sensibilidad menor a presentar fotoinhibición en los adultos que en los juveniles de las mismas especies, estaría indicando que las hojas de los árboles del dosel -desarrolladas bajo condiciones lumínicas de exceso de luz- se encontrarían aclimatadas a los altos niveles de radiación, presentando una regulación de las reacciones lumínicas de la fotosíntesis bajo estas condiciones, con un balance entre los procesos relacionados con la asimilación, la protección y el daño que participan en una respuesta integral de aclimatación fotosintética y de fotoprotección en plantas bajo alta radiación (Demmig-Adams 1990; Horton et al. 1994; Long y Humphries 1994; Osmond y Grace 1995). Se discuten más adelante estos aspectos que participan en las hojas del proceso de aclimatación fotosintética en plantas bajo altos niveles de radiación, así como las respuestas fotosintéticas a la fotoinhibición y a la fotoprotección.

Fotosíntesis y eficiencia fotosintética en las especies en diferentes ambientes del bosque

Entre las plantas estudiadas, en los diferentes ambientes (sotobosque, claros pequeños y grandes) las diferencias entre las especies en las tasas de conductancia estomática, de fotosíntesis y en el grado de disminución del rendimiento cuántico máximo, sugieren que la fisiología fotosintética de las plantas determinaría la posición de las especies en la sucesión o ambiente característico en el que preferentemente se encuentran en el bosque. Las especies en los estados iniciales de la sucesión en bosques montanos tropicales, catalogadas como pioneras especialistas en la ocupación de claros (*M. quadrangularis*, *Piper* sp. (Piperaceae) y una especie arbustiva, *Rubus* sp. (Moraceae),

presentaron las mayores tasas de asimilación de CO_2 y disminución en F_v/F_M (fotoinhibición reversible) en comparación con los determinados en los otros ambientes del bosque, principalmente las encontradas en los claros pequeños. Los máximos en las tasas de fotosíntesis y de conductancia en la especie pionera *M. quadrangularis*, podrían estar asociados con una alta capacidad competitiva en la absorción y pérdida de agua de esta especie en relación a las otras dos especies con que se comparó en su ambiente natural. Se han descrito altos valores de g_s en distintas especies pioneras en otros bosques tropicales (Chiarello et al. 1987; Alexandre 1991; Dolman et al. 1991; Iluc et al. 1994) aunque los valores de conductancia en éstas últimas son superiores a los encontrados en este trabajo. Sin embargo, como grupo, éste no fue el comportamiento de las especies pioneras en los claros de diferente tamaño, ya que al presentar g_s similares a las determinadas en las especies del sotobosque -con una reducción importante hasta valores muy bajos al medio día- sugiere que en plantas con raíces superficiales, una desecación de las capas superiores del suelo por la falta de lluvias en el período en que se realizaron estas mediciones en enero (sequía) explicaría las bajas g_s encontradas en todas las especies de claros. Una desecación localizada en las capas más superiores del suelo puede llevar a que se reduzca la conductividad hidráulica en las plantas, probablemente a través de un incremento en la resistencia hidráulica en la interfase suelo-raíz (Granier y Colín 1990) y explique por qué al mediodía son menores y más bajas, las tasas fotosintéticas en las especies de los claros grandes (Piperaceae y Moraceae) que las determinadas en las primeras horas de la mañana.

A pesar de que, aparentemente, entre las plantas en claros de diferente tamaño no habrían grandes diferencias en el grado de fotoinhibición al medio día, en las especies de claros pequeños (*A. grandiflora* y una especie de la familia Melastomataceae), los valores

más bajos de F_v/F_M en las plantas de hábitats con menores niveles de radiación a lo largo del día que en claros grandes, podría indicar que en estas especies, con tasas fotosintéticas moderadas en ambientes con altos niveles de radiación, se presentaría al mediodía una mayor reducción en las tasas de asimilación de CO_2 , en el rendimiento cuántico máximo y en la eficiencia fotoquímica de los FSII (Krause 1988; Demmig-Adams et al. 1989; Adams et al. 1990) en comparación a las especies pioneras, especialistas en la ocupación de claros grandes. Sin embargo, esta mayor disminución al medio día en la razón F_v/F_M también podría estar indicando que en estas plantas habría una mayor capacidad de disipación, como calor, de la energía lumínica en exceso (en el que participarían las xantofilas) debido a que esta disminución en la eficiencia fotoquímica de los FSII, en este caso, se podría relacionar a una fotoinhibición reversible por fotoprotección (Osmond 1994; Anderson et al. 1997). En las especies pioneras, en claros grandes durante el período de sequía más caluroso del día, una notable disminución en la conductancia estomática podría provocar limitaciones en el intercambio de gases en las hojas y explicar la reducción en las tasas de fotosíntesis. Debido a que la asimilación de CO_2 es el mayor “sumidero” para la energía de la radiación solar absorbida, si el intercambio gaseoso se restringe cuando la conductancia estomática se reduce, los cloroplastos pueden estar sometidos a un exceso de energía al medio día, dando como resultado una regulación descendente de la fotosíntesis (Demmig-Adams et al. 1989; Krause y Weis 1991), inhibiendo la asimilación de CO_2 bajo luz saturante y provocando el grado de fotoinhibición determinado en las plantas en los claros. Finalmente, los cambios diurnos determinados en los parámetros de fluorescencia en estas especies están en el rango de los valores determinados para condiciones similares de radiación en especies tropicales con distintas características en cuanto al ambiente que preferencialmente ocupan, sean

tolerantes a sombra del sotobosque (Le Gouallec et al. 1991) o pioneras, intolerantes a sombra y especialistas en claros (Lovelock et al. 1994) con fenologías foliares diferentes en plantas caducifolias o siempreverdes (Joshi 1995). Los resultados en este trabajo y los citados, destacan la importancia de la metodología de la fluorescencia de la clorofila a como una herramienta valiosa para estudiar en plantas la respuesta fotosintética a la radiación y comprender mejor en la sucesión, la ecología de regeneración en los bosques tropicales (Ball et al. 1994).

Eficiencia cuántica y aclimatación fotosintética en plantas expuestas a plena luz solar

En plantas que han permanecido a niveles moderados de luz, la exposición repentina a plena exposición solar produce en las hojas una inmediata reducción en la eficiencia fotoquímica de los FSII (observado como una menor F_v/F_M) con una disminución mucho más rápida y mayor en este parámetro -por tanto, una baja más importante en el rendimiento cuántico máximo- en *A. grandiflora* y *B. integrifolia*, especies más frecuentes como juveniles en los ambientes parcial (claros pequeños) o totalmente sombreados (sotobosque) del bosque montano tropical. En *M. quadrangularis* la disminución en F_v/F_M es más lenta, menos abrupta, alcanzando los valores mínimos tres días más tarde, cuando esta razón en las otras especies progresivamente ya se recupera a valores más altos de los mínimos determinados en ellas, previamente. El primer día de exposición a plena luz solar en todas las especies, con la disminución en F_v/F_M a las 13 h, se presentó un notable incremento en F_o (fluorescencia mínima), aunque menor en *M. quadrangularis*. Este incremento en F_o indicaría la inactivación de los centros de reacción de los FSII a nivel del cloroplasto en las hojas, debido a su saturación por exceso de luz, lo cual hace que se mantengan

“permanentemente cerrados” con una quinona estable en el estado Q_A . (Stelik et al. 1991).

En general, a lo largo de los 90 días del experimento, para ambos parámetros, este patrón encontrado a las 13 p.m. se invierte después que las plantas permanecen 12 h en oscuridad, es decir, en las mismas hojas se encuentran a las 7 a.m. valores más bajos o iguales para F_0 y más altos para F_V/F_M que los determinados al medio día.

A pesar de las diferencias entre las especies en el grado de la fotoinhibición inicial por la exposición repentina a un mayor nivel de radiación (F_V/F_M no se recupera en el período nocturno a los valores de la mañana anterior), los mínimos de F_V/F_M en los primeros días son seguidos por un período de recuperación y aclimatación al régimen de alta radiación. En *Alchornea* y *Brunellia*, las tasas de recuperación a la fotoinhibición son similares, con los mínimos diurnos de F_V/F_M y los valores de F_0 progresivamente más altos a lo largo del tiempo, tanto a las 7 a.m. como a las 13 p.m., parámetros de fluorescencia que a 18 días de inicio del experimento son comparables entre las especies, con sólo una leve disminución al medio día. Respecto a los cambios en F_0 , se ha postulado que la fluorescencia mínima reflejaría, tanto el tamaño de la antena de clorofila como la magnitud de la constante para la reacción o tasa de desactivación térmica (K_D) en los centros de reacción de los FSII inhibidos en los cloroplastos (Krause y Weis 1991) uno de los principales mecanismos a nivel de los cloroplastos para “desactivar” los pigmentos excitados por luz, principalmente para regresar las moléculas de clorofila al estado original, no excitado. Los valores de F_0 en los primeros días de plena exposición solar en *B. integrifolia* y principalmente en *A. grandiflora* -así como el deterioro de algunas de las hojas o muerte de parte del tejido foliar en esta última especie- podría relacionarse con el daño provocado por el exceso de luz en los centros de reacción de los FSII. Esta leve

reducción en F_o se explicaría por el efecto en el tamaño de la antena de clorofila en los cloroplastos y que se manifestó morfológicamente en las hojas por medio del fotoblanqueo o degradación de la clorofila. Por el contrario, un incremento posterior en F_o y su estabilización en valores que duplican los iniciales hasta el final de los 90 días, acompañado de una ligera reducción en F_v/F_M al medio día -debido a una disminución en F_M - sugiere que en la aclimatación a altos niveles de radiación en estas especies podrían estar involucrados procesos de fotoprotección o al menos de tipo regulatorio, como sería el postulado para los pigmentos del ciclo de las xantofilas, disipando estos el exceso de energía de excitación en las hojas (Öquist et al. 1992).

En un estudio similar, en plantas que han permanecido en la sombra, se comparó la aclimatación a mayor radiación en cuatro especies de árboles tropicales característicos de diferentes ambientes de luz (Lovelock et al. 1994). La plena exposición solar dio como resultado una inmediata disminución en la razón F_v/F_M , disminución más importante en las especies del género *Barringtonia*, típico de los ambientes sombreados. Esta disminución en F_v/F_M continúa a una velocidad menor por cuatro días y empieza a recuperarse a partir del 5º día en todas las especies. En base al valor determinado previo a la exposición a plena luz solar, las tasas de recuperación y el incremento de F_v/F_M después de 21 días es mayor (85%) en las especies características de ambientes con más altos niveles de luz en los claros del bosque (*Endospermum sp.*) y de ambientes costeros soleados (*Terminalia catappa*) en comparación al 65% en especies de ambientes sombreados del sotobosque (*Barringtonia calyptrocalyx*) o sin recuperación, como en *Barringtonia sp. nov.* (Lovelock et al. 1994). Así mismo, Kamaluddin y Grace (1992) estudiaron la aclimatación a altos niveles de radiación en hojas de plántulas de *Bischofia javanica* -un árbol del bosque tropical en Asia-

en plantas por el exceso repentino de luz (Thayer y Björkman 1990; Demmig-Adams y Adams 1992; Demmig-Adams 1995). Sin embargo, a pesar de estas diferencias en el grado de la fotoinhibición inicial en las plantas, las tasas de recuperación y el nivel de disminución en F_V/F_M a las 7 a.m. y las 13 p.m. después de 18 días son comparables entre las especies y es leve la disminución diurna en esta razón, haciéndose progresivamente más altos los valores de F_V/F_M después del período de recuperación nocturno hasta el día 90. Estos resultados sugieren que en condiciones naturales, independientemente del hábitat que ocupen estas especies y del grado de fotoinhibición que presenten, las plantas se aclimatarían fotosintéticamente frente al incremento en los niveles de luz, incluso parcialmente, en hojas que ya están totalmente desarrolladas.

Por otra parte, *A. grandiflora* fue la especie que presentó una fotooxidación o fotoblanqueo más importante en las hojas aunque en ninguna de las tres especies se observó muerte de las plantas en las condiciones de luz de este experimento. Estos resultados sugieren que en condiciones naturales, un repentino incremento en la radiación, que ocurre por la formación de un claro en el bosque, a pesar del grado de la fotoinhibición en los juveniles, no sería un factor de mortalidad en estas especies cuando se presenta este tipo de disturbios. Esto apoya lo señalado por Bazzaz y Pickett (1980) en cuanto a que la sobrevivencia en los juveniles de los árboles tropicales, posteriormente a la formación de claros, podría depender más de la competencia entre especies de la sucesión con altas tasas fotosintéticas que de la sobrevivencia por la aclimatación del aparato fotosintético en las plántulas que han permanecido en la sombra. Finalmente, las especies que preferencialmente ocupan ambientes con alta radiación solar tendrían una reducida susceptibilidad a presentar fotoinhibición y una mayor capacidad para aclimatarsé a niveles

mayores de radiación que aquellas especies que frecuentemente se encuentran en ambientes sombreados. Estos atributos fotosintéticos podrían contribuir al estado sucesional de las especies en términos de las estrategias de regeneración que presentan y explicar, en parte, su comportamiento como pioneras o tardías en la sucesión.

La caracterización inicial de diferentes parámetros fotosintéticos en las plantas, previo a la exposición a plena radiación, muestra una relación en cuanto a los valores determinados y el ambiente sucesional del bosque del que provienen las especies. A baja radiación, una mayor eficiencia cuántica fotosintética en *Brunellia* y *Alchornea* respecto a *Montanoa*, así como bajas tasas de respiración en oscuridad, menores tasas máximas de fotosíntesis bajo luz saturante, bajos puntos de compensación y de saturación por luz, son características de plantas que por períodos prolongados han permanecido en ambientes con importantes diferencias en la cantidad de luz que reciben (Barker et al. 1997) para *Brunellia* en el sotobosque o por el contrario, ocupando claros del dosel de diferente tamaño, como en *Alchornea* y *Montanoa*, respectivamente. Estas diferencias lumínicas implican para *Brunellia* maximizar la fotosíntesis bajo las condiciones de luz del sotobosque, lo que requiere maximizar la cantidad de luz absorbida así como el rendimiento cuántico para la asimilación de CO₂ y minimizar la pérdida respiratoria de carbono. Así mismo, plantas de sotobosque presentan puntos de compensación de luz extremadamente bajos (entre 1-5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) lo que se debe principalmente a muy bajas tasas de respiración en oscuridad (Björkman 1981). Sin embargo, en las especies de ambientes muy sombreados, son estos mismos requerimientos de bajas pérdidas respiratorias los que restringen la capacidad fotosintética en las plantas que crecen a niveles lumínicos relativamente bajos frente a una mayor disponibilidad de luz (Sims y Pearcy 1991; Chazdon 1992).

En este tipo de plantas, se han propuesto diferentes mecanismos para maximizar la captura de luz, relacionados a incrementos en el contenido o cambios en la relación de clorofila a/b, así como en la estequiometría entre los FSI y FSII en las hojas (Björkman 1981; Anderson et al. 1988; Chazdon et al. 1996). Por otro lado, a pesar de que el rendimiento cuántico (ϕ_a) sería el mismo para plantas de cualquier especie o régimen de luz, las condiciones ambientales del sotobosque favorecerían que este parámetro en plantas de sombra pudiera ser más alto gracias a que la mayor concentración de CO₂ cerca del piso del bosque atenuaría la disminución que en la eficiencia fotoquímica produce la fotorrespiración por la actividad oxigenasa de la Rubisco. Además, altos valores de g_s característicos de plantas del sotobosque en relación a los valores de fotosíntesis, producirían altas presiones intercelulares de CO₂, lo que incrementaría el rendimiento cuántico en condiciones naturales (Pfitsch y Pearcy 1989). Por otra parte, los niveles de luz para saturar la fotosíntesis en plantas del sotobosque están dentro del rango de 200-500 mol m⁻² s⁻¹ y estudios tanto en plántulas de árboles como en plantas del sotobosque muestran que la fotosíntesis neta a luz saturante (A_{max}) está entre 1 y 5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Fetcher et al. 1994), del 5 al 50% de los valores típicos medidos para plantas tropicales de hábitats soleados o de hojas del dosel de los árboles (Chazdon et al. 1996). A pesar de la correlación entre la A_{max} que varía linealmente con el contenido de nitrógeno foliar, al parecer la baja A_{max} en plantas de sombra es el resultado de las menores concentraciones por área de enzimas fotosintéticas y componentes transportadores de electrones (Anderson y Osmond 1987). Esto posee un significado adaptativo clave, como es un menor costo en respiración para su construcción y su mantención, sin afectar la tasa de fotosíntesis a bajas intensidades lumínicas (Williams et al. 1989; Sims y Pearcy 1991). También se ha sugerido, para las

especies obligadas de sombra, que la limitación para alcanzar altas tasas de fotosíntesis saturadas por luz, podría en parte atribuirse a una baja capacidad genética en sintetizar mayores niveles de ribulosa bisfosfato carboxilasa-oxigenasa, la enzima que fija el CO₂ en el ciclo de Calvin (Björkman 1981).

En el sotobosque, la sobrevivencia de las plantas al parecer depende más de prevenir el daño por herbívoros o por patógenos que el mantenimiento de una alta tasa fotosintética (Kitajima 1994, 1996). Por el contrario, en ambientes sucesionales tempranos, las altas A_{max} en las plantas ofrecen una ventaja competitiva en especies pioneras de rápido crecimiento, reflejando esto una alta disponibilidad de recursos -principalmente luz- en los claros del dosel (Chazdon et al. 1996; Ackerly et al. 1996). Respecto a los valores de A_{max} encontrados en el campo y laboratorio en los juveniles de *M. quadrangularis*, diferentes especies clasificadas como pioneras o tempranas en la sucesión presentan valores dentro del rango determinado, de ca. 10-12 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$:

Especie	A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Referencia
<i>Cecropia obtusifolia</i>	9.9	Strauss-DeBenedetti y Bazzaz (1991)
<i>Ficus insipida</i>	9.4	Strauss-DeBenedetti y Bazzaz (1991)
<i>Heliocarpus sp.</i>	8.0	Fetcher et al. (1987)
<i>Ochroma lagopus</i>	9.0	Fetcher et al. (1987)
<i>Macaranga hypoleuca</i>	10.1	Barker et al. (1997)
<i>Celaenodendron mexican</i>	10.5	Huante y Rincón (1998)

La mayor capacidad fotosintética en plantas bajo altos niveles de radiación se ha correlacionado con un incremento del contenido de nitrógeno foliar. La naturaleza de la relación A_{max}/N varía considerablemente entre los grupos de especies (Reich et al. 1994) y por lo tanto, otros factores en las hojas podrían potencialmente determinar las A_{max} en las

El crecimiento de las plantas depende de la intercepción de la luz y la eficiencia con la cual la energía absorbida por las hojas es transformada en materia seca (Oquist 1987). La fotoinhibición ocurre, más probablemente, cuando la luz es saturante y una disminución en la eficiencia cuántica podría tener poco o ningún impacto inmediato en la asimilación de carbono (C), a menos que la disminución sea tan grande que aumente el punto de saturación de luz más allá de la luz incidente en las hojas. En este caso, si el nivel de luz incidente en un tejido fotoinhibido llega a ser limitante para la fotosíntesis, la asimilación potencial de C podría disminuir en la planta (Long et al. 1994). Esto se debe a que a niveles de radiación limitantes, las tasas fotosintéticas son notablemente afectadas por la eficiencia cuántica y este podría ser el caso en el medio del dosel (follaje) de plantas, en que la fotosíntesis mayoritariamente ocurra a niveles de luz por debajo de aquellos requeridos para saturarla (Ort y Baker 1988). Baker et al. (1989) estudiaron los efectos de la fotoinhibición en la ganancia total de C para un cultivo en el campo y encontraron que una reducción del 50% en la eficiencia cuántica -sin un cambio en la máxima tasa fotosintética saturada por luz- podría llevar a una reducción sustancial en la ganancia de C a lo largo del día. En base a esto, se ha postulado que una fotoinhibición crónica podría reducir el crecimiento en las plantas (Baker et al. 1989). Similares conclusiones se han obtenido de otros estudios en que utilizan modelos de simulación para analizar posibles impactos de una fotoinhibición inducida por estrés en la ganancia de C en el dosel de plantas y en suspensiones de algas (Long et al. 1994). Hasta ahora no ha sido descrito el impacto que podrían tener la fotoinhibición y el proceso de la aclimatación a la luz sobre los procesos ecológicos (e.g. la regeneración o la sucesión) en las especies de árboles de los bosques tropicales montanos.

Para estimar el efecto de la fotoinhibición y la aclimatación a la luz en la asimilación y ganancia de C total en las especies analizadas en el presente trabajo, consideraremos que la tasa fotosintética en las hojas varía a lo largo del día siguiendo el patrón diurno de radiación. Estudios empíricos han demostrado que la respuesta de la asimilación de CO₂ (*A*) al flujo de fotones (*I*) en plantas superiores se puede describir por medio de una hipérbola no rectangular (Marshall y Biscoe 1980; Terashima y Saeki 1985). Las constantes de esta relación son la pendiente (máxima eficiencia cuántica, ϕ), la asíntota (tasa de fotosíntesis saturada por luz, *A_{sat}*) y la convexidad (tasa de curvatura hacia la asíntota, θ):

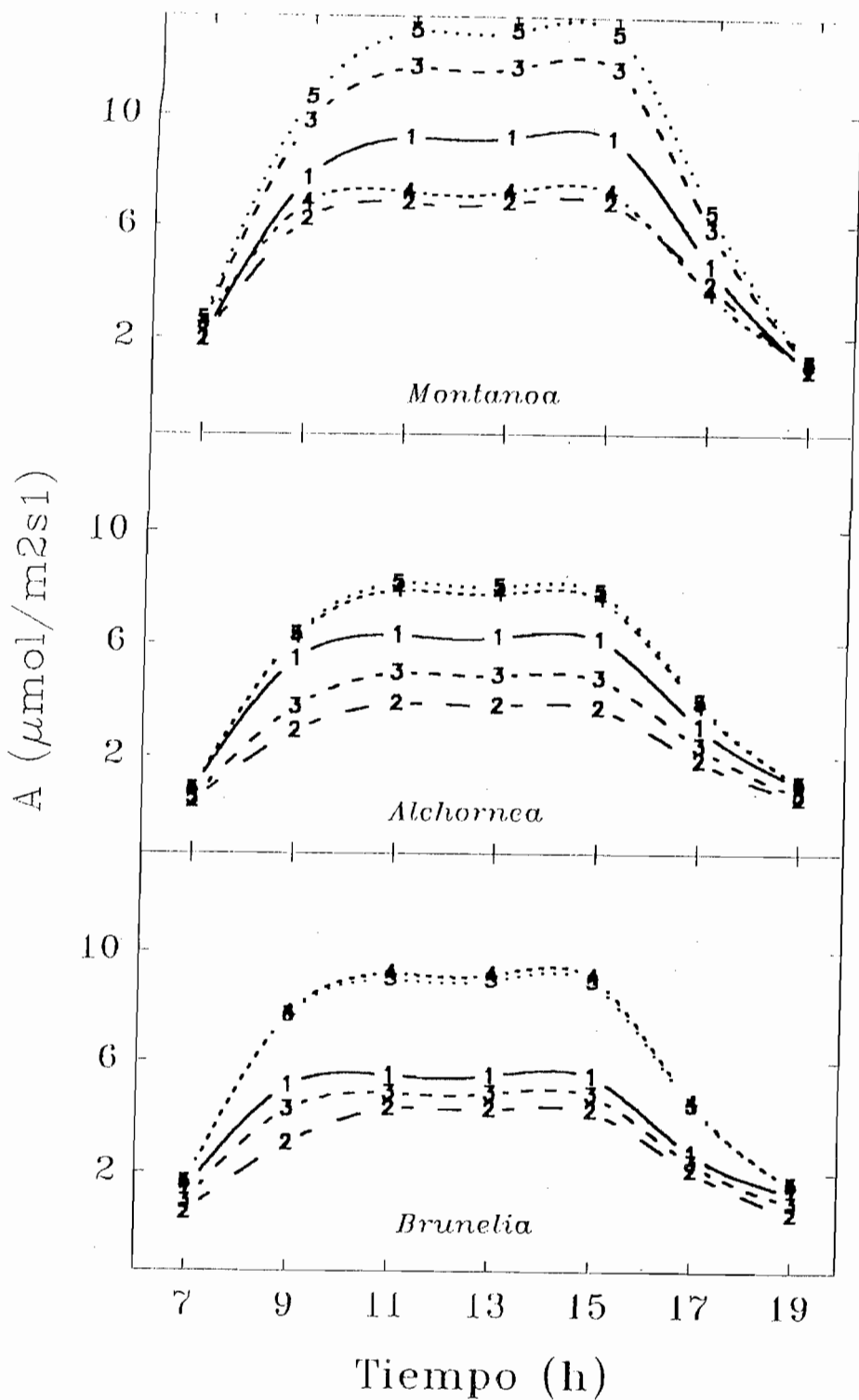
$$A = \frac{\phi I + A_{sat} - \sqrt{(\phi I + A_{sat})^2 - 4\theta (\phi I A_{sat})}}{2\theta}$$

En valores altos de θ ($\rightarrow 1$) se presenta una notable transición en la influencia de ϕ y *A_{sat}*, con respecto a *I*, mientras que a valores bajos ($\rightarrow 0$) esta transición puede extenderse al rango total de *I*. La heterogeneidad en los complejos de los FSII fotoinhibidos podría llevar a una disminución en θ acoplada a la disminución en ϕ , extendiendo con esto la influencia de una disminución en ϕ hacia mayores flujos de fotones, como se ilustra en el siguiente ejemplo: Con una *A_{sat}* de 25 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ es posible encontrar que una disminución de 50% en ϕ (desde 0.055 a 0.028) produce solo una leve disminución en *A* a plena exposición solar (2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Si esta disminución en ϕ está acoplada con una disminución del 10% en θ (de 0.095 a 0.0855) la disminución a plena luz solar en *A* podría alcanzar el 26% (Long et al. 1994).

Tomando los valores de los parámetros fotosintéticos A_{sat} , ϕ y θ en las plantas a lo largo del proceso de aclimatación a la luz, al permanecer 0, 5, 18, 45 y 90 días a plena exposición solar (Tabla 3) y con los niveles de radiación fotosintética (I) correspondientes a un curso diario típico para un claro del bosque montano tropical (Figura 2) se encuentra una importante disminución en las tasas de asimilación de CO_2 (A) a lo largo del día, cuando el nivel de fotoinhibición en las hojas se manifiesta como un bajo rendimiento cuántico, acompañado por una menor tasa de fotosíntesis máxima en las plantas. A lo largo del día, las consecuencias del nivel o grado de esta fotoinhibición sobre la ganancia de C puede comprenderse estimando la diferencia de A entre las curvas 1 y 2, es decir, entre los días 0 y 5 de someter las plantas a plena exposición solar (todos los siguientes valores son tomados de la Tabla 3: *Montanoa*, A_{sat} de 10.22 a 7.57 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y ϕ de 0.046 a 0.045; *Alchornea*, A_{sat} de 6.96 a 4.30 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y ϕ de 0.056 a 0.026) y *Brunellia*, A_{sat} de 6.08 a 4.80 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y ϕ de 0.050 a 0.021). Esto puede observarse en la figura de la página siguiente, en que la curva 1 (día 0) aparece por sobre las curvas 2 y 3 (días 5 y 18, respectivamente) debido a la reducción en las plantas fotoinhibidas en los dos primeros parámetros (A_{sat} y ϕ) sin cambiar o modificar un valor para θ de 0.95.

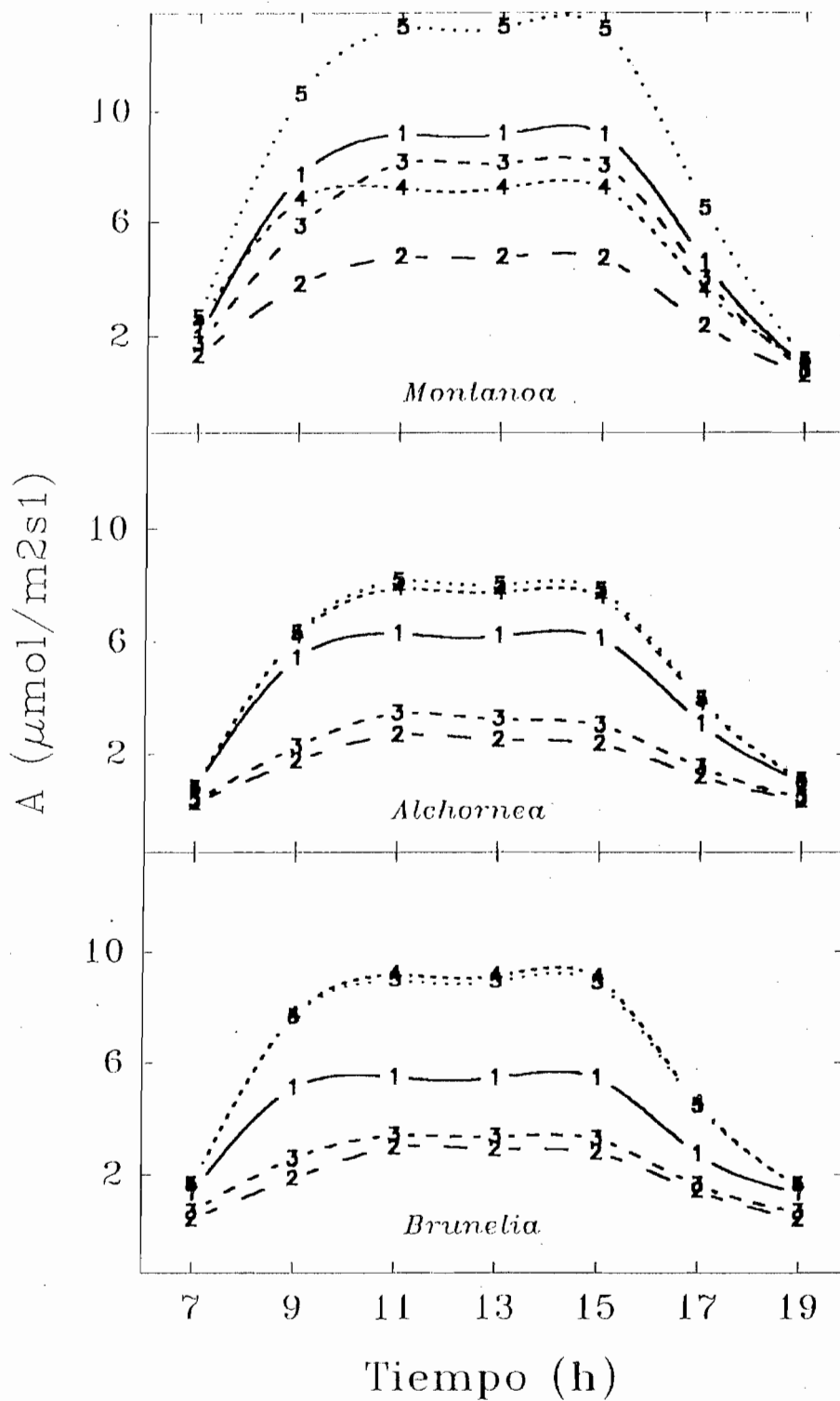
Para el día 0 (curva 1) y el 5 (curva 2) la disminución en A para *Montanoa*, entre las 11 a.m. y las 15 p.m. con niveles de luz sobre 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, en promedio significa un 25% menos en la ganancia de C, mientras que para *Alchornea* y *Brunellia* esta disminución es de ca. 39% y 22%, respectivamente. Para el día 18 (curva 3) *Montanoa* es la única que presenta una mayor ganancia de C, de ca. un 28% mas que el estimado el día 0 (curva 1) mientras que en las otras dos especies, con A_{sat} bajas y ϕ menores, el grado de fotoinhibición da como resultado una ganancia de C menor entre las 11 a.m. y las 15 p.m.

(*Alchornea* con ca. 22% y *Brunellia* un 12% menos) que lo estimado para el día 0, previo al inicio del experimento de aclimatación fotosintética a la luz. Como se desprende de la ecuación general para calcular la asimilación de CO₂ y como se estimará a continuación, esta pérdida de ganancia potencial de C en las plantas es aún mayor si, producto de la fotoinhibición, también se reduce el valor de θ (los valores de θ se asignaron de forma arbitraria, tomándose un θ de 0.95 como referencia sólo para estandarizar esta variable en una similar curvatura en la respuesta fotosintética a la luz en las tres especies).



Estimación de la asimilación (Λ) de carbono a lo largo de un curso diario para los días 0 (1), 5 (2), 18 (3), 45 (4) y 90 (5) de plena exposición solar. Los parámetros fotosintéticos para la ecuación (A_{sat} , ϕ y $\theta = 0.95$) en cada uno de los días fueron obtenidos de la Tabla 3.

Cuando se hace menor la convexidad o curvatura en la respuesta de A a la luz, por ejemplo, pasando θ de 0.95 a sólo 0.80, como de hecho ocurre para todas las especies el día 5 y sólo se presenta para *Alchornea* y *Brunellia* el día 18, la disminución en A alcanza valores más importantes que los estimados previamente, lo que puede observarse en la figura de la página siguiente. Para los mismos valores de A_{sat} y ϕ de los días 5 y 18 (Tabla 3) con los que se estimó previamente el efecto de la fotoinhibición en la ganancia diaria de C en las plantas entre las 11 a.m. y las 15 p.m., pero asignando un valor para θ de 0.80, esto significaría para *M. quadrangularis* un 50%, para *A. grandiflora* un 64% y para *B. integrifolia* un 57% menos en la ganancia de C para el día 5 (curva 2) en comparación con la asimilación potencial de C en las plantas no fotoinhibidas, antes de ser expuestas a plena exposición solar el día 0 (curva 1). Para el día 18 (curva 3) es menor el efecto de la fotoinhibición en la ganancia de C , debido a la progresiva recuperación a valores más altos en los parámetros fotosintéticos y por la aclimatación en las plantas, representando entre un 50 y 58% menos para *Alchornea* y entre 40 y 50% para *Brunellia*. Además, al final del experimento de aclimatación a la luz, los valores estimados de A para las plantas a los 90 días de plena exposición solar, son ca. 30, 42 y 64% más altas en *Alchornea*, *Brunellia* y *Montanoa*, respectivamente, en comparación con los valores de A estimados para las mismas plantas el día 0 (tabla 3). Es decir, se encontró que en el proceso de aclimatación fotosintética, el mayor incremento de asimilación o ganancia potencial de C , correspondería a *Brunellia*, la especie del sotobosque, presentando *Montanoa* una leve fotoinhibición, sólo transitoria y una aclimatación mas rápida que las otras especies. *Alchornea* presentaría el nivel de fotoinhibición más importante y el potencial de aclimatación más bajo entre todas las especies.



Estimación de la asimilación (A) de C a lo largo de un curso diario para los días 0 (1), 5 (2), 18 (3), 45 (4) y 90 (5) de plena exposición solar. Valores de los parámetros fotosintéticos (A_{sat} y ϕ) para la ecuación en los días señalados son obtenidos de la Tabla 3 ($\theta = 0.80$).

En las tres especies estudiadas, la similitud de la respuesta fotosintética a la mayor disponibilidad de luz, en cuanto a: 1) la rápida reducción en las A_{\max} en los primeros días de plena exposición solar, 2) una posterior recuperación e incremento en ellas, así como 3) los cambios en los puntos de compensación y de saturación de luz, sugiere que estas especies se aclimatan a los mayores niveles de radiación y que todas podrían responder de una manera similar frente a la formación de claros por aperturas del dosel del bosque. Una respuesta similar de aclimatación fotosintética en plantas frente a la apertura del dosel se describió en tres especies del género *Miconia*, a pesar de las diferencias entre ellas en la forma de crecimiento y en la distribución ecológica dentro del bosque en Costa Rica (Newell et al. 1993). La apertura del dosel por la caída de árboles no provocó cambios en la A_{\max} en las 2 semanas posteriores, pero 4 meses después, las A_{\max} en las tres especies llegaron a ser casi el doble comparadas con las determinadas previamente bajo el dosel. Además, no se observaron cambios significativos en la respiración y en la eficiencia cuántica después de la apertura del dosel, lo que sugiere que la aclimatación en estas especies se realiza mediante la producción de hojas nuevas (Newell et al. 1993). En otro estudio realizado con plántulas de 5 especies de árboles de la familia Moraceae (Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1991) se encontró que, a pesar de manifestar inicialmente algún grado de daño foliar cuando fueron transferidas desde baja a alta radiación, plantas de especies de los géneros *Cecropia*, *Ficus* y *Brosimum* mostraron entre 3 y 5 meses una completa aclimatación de la capacidad fotosintética. Por el contrario, en *Poulsenia* y *Pseudolmelia* se observó poco o ningún incremento en la A_{\max} , sugiriendo diferencias en el potencial de respuesta, así como limitaciones morfológicas o bioquímicas para la aclimatación fotosintética en estas especies (Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1991).

Una aclimatación exitosa a la luz desde baja hasta alta radiación pareciera estar claramente relacionada a un incremento coordinado en la actividad de carboxilación y del transporte de electrones. Esta aclimatación a altos niveles de luz también estaría asociada a cambios en la ultraestructura del cloroplasto y en la razón de las clorofilas a:b (Boardman 1977; Langenheim et al. 1984; Mulkey et al. 1991). La aclimatación de A_{\max} posterior a transferir plantas desde baja a alta radiación puede afectarse fuertemente por el suministro de nutrientes (Bungard et al. 1997). En plántulas de *Flindersia brayleyana*, especie arbórea del bosque lluvioso australiano, en alta radiación pero con un suministro bajo o alto de nutrientes, se observó una disminución en la eficiencia cuántica y en la A_{\max} sólo en plantas cultivadas con suministro bajo de nutrientes (Thompson et al. 1988). Castro et al. (1995) al cultivar plántulas de especies de árboles tropicales en ambientes que a medio día presentan rangos de luz con sombreado total (100-140) o parcial (400-600) o plena luz solar (1500-1800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) encuentran una reducción tanto en F_v/F_M como en la eficiencia cuántica en *Dipterix panamensis*, un árbol emergente del dosel. En esta especie, la fotoinhibición crónica por daño en el aparato fotosintético se relaciono con el contenido de nitrógeno foliar, el que no varió en plantas a pleno sol o parcialmente a la sombra. Este fue significativamente mayor en las plantas a pleno sol de *Ochroma lagopus* e *Inga edulis*, especies que no mostraron los síntomas de fotoinhibición (Castro et al. 1995). La mayor disponibilidad de nutrientes se ha asociado con protección al daño fotooxidativo en plantas en altos niveles de luz (Demmig-Adams y Adams 1992) efecto que sugiere un enlace fisiológico entre el potencial de aclimatación y la susceptibilidad a la fotoinhibición (Langenheim et al. 1984) y pudiera ser un importante factor en la capacidad de las especies de ocupar y permanecer expuestas a niveles de luz excesivos en los claros del dosel.

Los resultados de los experimentos bajo condiciones controladas que pretendían caracterizar más específicamente el proceso de aclimatación fotosintética a los mayores niveles de radiación (en hojas sometidas a niveles de luz progresivamente mayores a las 0, 2.5 y 5 h evaluando los cambios en las tasas fotosintéticas, transpiratorias, el grado de disminución en el rendimiento cuántico máximo y la recuperación, al final del período de iluminación de 5 hs en plantas a los 0, 45 y 90 días de haber sido colocadas a plena exposición solar, reflejan claramente importantes diferencias entre las especies en la actividad fotosintética, en limitaciones estomáticas e hídricas frente a una prolongada exposición a altos niveles de luz para mantener altas tasas fotosintéticas y las consecuencias del exceso de energía lumínica en las hojas. Para el inicio del experimento de aclimatación (día 0) las tasas de asimilación de CO₂ en *M. quadrangularis* permanecen entre 8-10 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹ para las hojas bajo todos los niveles de luz, sin disminuir a las 2.5 y 5 hs. Por el contrario, en *B. integrifolia*, se encontró una disminución a las 5 hs y entre las 2.5 y 5 hs para los niveles de luz de 1050 y 1400 μmol m⁻² s⁻¹, respectivamente. La especie que presentó una notable reducción en las tasas de fotosíntesis fue *A. grandiflora*, principalmente para los niveles de radiación sobre 700 μmol m⁻²s⁻¹. Esta disminución en la fotosíntesis se explica directamente por una rápida caída en las conductancias estomáticas, sugiriendo que las limitaciones para mantener prolongadas tasas de fotosíntesis a niveles altos de luz podrían estar relacionadas a problemas en el flujo de agua en los tallos en esta especie (e.g. por baja conductividad hidráulica) y en la capacidad de mantener altas tasas transpiratorias (e.g. por cierre de estomas). Estas diferencias en la capacidad de mantener la conductividad o el flujo de agua en las plantas, entre especies pioneras y otras especies más tolerantes a sombra, ha sido descrita en relación con la adaptación de árboles tropicales a

diferentes regímenes de luz (Tyree et al. 1998). Además, un aspecto importante que se observó en *A. grandiflora* en el experimento de iluminación por 5 hs, en las hojas sometidas a los niveles mayores de luz, fue un deterioro en la nervadura central que rápidamente tomó una coloración café-oscura, indicando la ocurrencia de daño en el sistema conductor de agua, probablemente por una cavitación o embolismo en el xilema provocado por la alta demanda transpiratoria. En plantas expuestas, repentinamente, a períodos prolongados de altos niveles de luz, es frecuente, una rápida disminución en el potencial hídrico foliar que ocurre como consecuencia de la pérdida del balance entre la tasa de absorción de agua y la tasa de transpiración (Tyree y Sperry 1989). Además, si el sistema radical o la disponibilidad de agua son insuficientes en mantener el estado hídrico foliar bajo condiciones de alto déficit de presión de vapor (generalmente acompañado por altas temperaturas) se genera una demanda evaporativa mayor bajo altos niveles de luz, lo que podría predisponer a las plantas a fallas en el transporte de agua en el xilema a través de la cavitación y embolismo en los tallos (Tyree y Sperry 1989). Este tipo de daño provoca una pérdida en la conductancia hidráulica por área foliar y generalmente podría presentarse después de un período prolongado (ca. 3 hs) bajo altos niveles de luz junto a una demanda evaporativa alta por incremento en la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV). La pérdida de turgencia en hojas expuestas bajo estas condiciones, es un mecanismo que permite disminuir la carga de radiación y las temperaturas foliares, así como mejorar la eficiencia en el uso de agua especialmente en especies de hoja ancha (Valladares et al. 1997). En los cursos realizados en condiciones naturales, esta pérdida de turgencia se observó al medio día, en las horas de mayor radiación tanto en los juveniles de *A. grandiflora* como de *M. quadrangularis*, lo que principalmente podría evitar la cavitación

del xilema. Esta respuesta, en que la pérdida de turgencia en las hojas contribuye en generar una fuerza suficiente para tomar agua desde el suelo y reducir el DPV (a través de la disminución en la carga de radiación y temperaturas foliares) evitando una deshidratación excesiva, se ha descrito en plantas de especies pioneras, frecuentemente bajo prolongados incrementos de luz en claros de bosques tropicales (Chiarello et al. 1987; Schultz y Matthews 1997). En los experimentos de laboratorio, en que las hojas permanecían por 5 hs en la misma posición y nivel de luz, no se presentó este importante mecanismo de evasión a la radiación excesiva, deshidratación y calentamiento foliar, explicando esto el daño foliar provocado por cavitación en el xilema en *A. grandiflora*. Se desconoce la frecuencia e importancia ecológica de este tipo de mecanismo en los claros, en evitar el daño en las plantas del bosque montaño tropical frente a un incremento prolongado de la luz en la época más seca del año.

Respecto a lo anterior, *A. grandiflora* y *B. integrifolia* presentaron los niveles más bajos de la razón F_V/F_M y un incremento normal para este parámetro en el período de recuperación nocturno, evidencias de un leve efecto fotoinhibitorio reversible y una natural recuperación al exceso de radiación, respectivamente. Estos resultados sugieren que en estas especies se presentaría, por un lado, un eficiente mecanismo de disipación de la energía lumínica absorbida por la hoja y por otro, un eficiente sistema de reparación de los FSII, que inactivos por el exceso de luz, resultarían con daño en las proteínas del centro de reacción. Ambos mecanismos (Demmig-Adams et al. 1995; Aro et al. 1993) podrían explicar la alta eficiencia fotoquímica de los FSII en las hojas en niveles altos de luz, a pesar de la disminución en la tasa de fotosíntesis y el nivel de recuperación del período nocturno en *A. grandiflora*. En *B. integrifolia*, a pesar de mantener las tasas de fotosíntesis

y la conductancia estomática, los valores bajos en F_v/F_M después del período de luz y una menor recuperación después del período nocturno, sugieren en esta especie una menor capacidad o eficiencia de ambos mecanismos. Las diferencias observadas para ambas especies, reflejarían, en parte, las condiciones lumínicas a las que más frecuentemente se hallan expuestas las plantas en condiciones naturales, consistente con el comportamiento ecológico de estas especies. *A. grandiflora*, ocupando claros pequeños debe estar sometida, solo hacia el medio día, a períodos de 3-5 hs de altos niveles de radiación, mientras que *B. integrifolia* estaría en el sotobosque sometida a baja radiación a lo largo del día, incrementada breve y levemente solo por los rayos de sol, con una duración y un nivel de radiación relativamente bajos y muy excepcionalmente, por un repentino y permanente nivel mayor de luz solar directa producto de la formación de un claro en el dosel. Claramente, cada especie de acuerdo al ambiente que ocupa, presenta respuestas diferentes para hacerle frente a estos patrones y cambios en la intensidad de luz, haciendo posible diferenciar distintos mecanismos (Dau 1994): A corto plazo, en las adaptaciones de minutos a horas para *A. grandiflora* (disipación térmica de energía o “quenching” dependiente de pII, coordinación de las actividades de los diferentes componentes del sistema fotosintético entre FSII, FSI, ATPasa, Ciclo de Calvin y protección contra daño) y en el largo plazo, de horas a días para las plantas de *B. integrifolia* (síntesis de proteínas, cambios ultraestructurales en los cloroplastos y de composición de pigmentos foliares).

Esta adaptación a largo plazo, es lo que se manifiesta a los 45 y 90 días como un incremento en la máxima capacidad fotosintética y en presentar una disminución menor en la razón F_v/F_M al someter las hojas en las tres especies a los períodos prolongados de radiación alta. Al permanecer en y aclimatarse a plena radiación solar, todas las especies

presentan a lo largo de los diferentes niveles de radiación, un incremento en las tasas máximas de fotosíntesis con una mayor eficiencia fotoquímica de los FSII, lo que podría entenderse como un incremento en el rendimiento cuántico junto a una mayor capacidad fotoprotectiva por disipación térmica de la energía en exceso. Esto último, es lo que sugiere la mayor disminución en la razón F'_v/F'_M -principalmente en *Alchornea* y *Brunellia*- cuando las plantas han permanecido por 90 días a plena exposición solar (Figura 18) indicando un papel mayor del ciclo de las xantofilas en las hojas aclimatadas a radiación alta, con un mayor nivel de consumo o “quenching” no-fotoquímico y por tanto, una mayor capacidad de disipación térmica de la energía absorbida. Además, debido a que las hojas de plantas parcial (*Alchornea*) o totalmente (*Brunellia*) tolerantes a sombra, presentan una menor capacidad para utilizar la luz absorbida en la fotosíntesis -y una mayor necesidad de fotoprotección bajo exposición de altos niveles de luz- compensarían esto con un mayor incremento en la disipación de la energía absorbida. En las tres especies, las plantas aclimatadas por 90 días, no solo presentan una mayor capacidad para utilizar la luz absorbida para la fotosíntesis (e.g. mayores tasas de fotosíntesis máxima, puntos de saturación de luz, etc.) sino también una mayor habilidad para presentar un rápido y pronunciado incremento en disipar el exceso de energía en la antena colectora de luz.

Respecto al incremento en las tasas máximas de fotosíntesis, encontradas en las tres especies al permanecer bajo plena exposición solar por 90 días, muestra la importancia de los niveles de radiación en el que crecen las plantas y su relación con el mejor desempeño fotosintético al aclimatarse a los mayores niveles de luz. Ejemplo de lo anterior, es que en ocho especies del género *Acer* spp. la respuesta fotosintética bajo regímenes de luz que simulan las condiciones lumínicas del borde y del centro de los claros, respectivamente, una

misma especie muestra incrementos de la tasa máxima de fotosíntesis en un rango entre 20 y 138% para las plántulas en los mayores niveles de luz (Lei y Lechowicz 1997). La principal característica de las plantas con mayor incremento en la A_{max} es que presentan una mayor y permanente apertura de los estomas bajo luz saturante (Lei y Lechowicz 1997). Como fue discutido previamente, a lo largo del período de aclimatación bajo plena luz solar en *M. quadrangularis*, así como en *A. grandiflora* y en menor medida en *B. integrifolia*, la capacidad de mantener altas A_{max} estaba relacionada directamente con los niveles de conductancia estomática en las plantas. Además, cuando las plantas se aclimatan a mayores niveles de luz, el hecho de mantener las tasas de transpiración y conductancia a lo largo del período de luz, sugiere que habrían modificaciones relacionadas con el balance hídrico, lo que permitiría mantener las tasas de fotosíntesis por períodos más largos, utilizando mejor los prolongados niveles de radiación alta sin un importante grado de fotoinhibición. Es importante destacar que en *B. integrifolia*, representante del estadio tardío en la sucesión, se encontró una significativa plasticidad fisiológica que le permite mantenerse con los niveles lumínicos del sotobosque dentro del banco de juveniles, con un significativo potencial para aclimatarse frente a un incremento repentino y permanente en los niveles de radiación. A pesar de que, en respuesta a la luz, una similar plasticidad y potencial de aclimatación fotosintética en *A. grandiflora* y *M. quadrangularis* tendría el efecto de que las plantas utilicen mejor altos niveles de luz y presenten menores efectos por fotoinhibición, es mucho mayor el significado ecológico de la aclimatación fotosintética para plantas del sotobosque. Resultados similares en la plasticidad de diferentes especies del bosque lluvioso tropical en Australia (Turnbull et al. 1993) sugieren que el grado con el cual las especies podrían aclimatarse a cambios en los niveles de luz no podría predecirse fácilmente en base al

estado sucesional de las especies. Por lo tanto, la sobrevivencia de plántulas después de la formación de claros, podría depender más de la competencia entre especies de la sucesión con altas tasas fotosintéticas (Langenhain et al. 1984) y la clasificación de la posición ecofisiológica de las especies en las comunidades de plantas podría describirse mejor con una evaluación tanto en la plasticidad como en la aclimatación al ambiente (Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1991).

Finalmente, como se estimó previamente para las especies en este trabajo, es importante estimar el efecto de la fotoinhibición en la ganancia de carbono en las plantas en condiciones naturales. Los resultados en este estudio sugieren que tanto la leve y diaria disminución en el rendimiento cuántico máximo (fotoinhibición reversible), así como una fotoinhibición crónica con una permanente disminución en la eficiencia fotosintética por varios días -provocada por diferentes estrés que limitan el metabolismo fotosintético- resultarían en importantes costos en términos de la adquisición potencial de carbono. Los valores estimados de pérdida de ganancia potencial de carbono asimilado cuando las plantas presentan un grado importante de fotoinhibición, muestran la importancia que tendría en la sucesión, que las plantas presenten una rápida recuperación y aclimatación fotosintética a la luz, y principalmente, para la regeneración de las especies del sotobosque.

Respuesta de inducción fotosintética frente a incrementos en los niveles de luz

En la respuesta a un incremento repentino y transitorio en el nivel de luz -simulando lo que ocurre con un rayo de sol en el estrato más bajo del bosque- la inducción fotosintética fue más rápida para las especies pioneras, principalmente en *M. quadrangularis*, en comparación con *B. integrifolia*, a pesar de ser esta última una especie

tardía en la sucesión y que en sus estadios juveniles, se halla más frecuentemente en el sotobosque. Estas diferencias en la respuesta de inducción fotosintética entre las especies pioneras y tardías no corresponde a lo esperado y propuesto como hipótesis en esta tesis, en que se postulaba encontrar una inducción mayor en plantas del sotobosque. A pesar de esto, los resultados son similares a los descritos en la inducción fotosintética en juveniles de dos especies de árboles en un bosque lluvioso de Costa Rica, en cuanto a que este parámetro es mayor, es decir, se encuentra una inducción más rápida (T_{90} de 9 min.) en *Cecropia obtusifolia*, una especie pionera en comparación a la inducción más lenta en una especie clímax, *Dipteryx panamensis*, con un T_{90} de 16 min. (Pooter y Oberbauer 1993). La explicación para estos resultados, podría estar en las diferencias de longevidad en las hojas entre las especies, que probablemente es mucho mayor en las plantas del sotobosque, que permanecerían con las mismas hojas por períodos más prolongados (como sería el caso de *B. integrifolia*) que en plantas pioneras en los claros con un recambio de hojas mayor y por tanto de vida más corta, como son *A. grandiflora* y *M. quadrangularis*. Ejemplo de lo anterior son los tiempos de inducción determinados en plantas tolerantes a sombra, en ocho especies del sotobosque de la Isla Barro Colorado en Panamá, en que a pesar de que los estados iniciales de la inducción fotosintética (T_{50}) ocurren dentro de 1 y 3 min., el estado final de inducción (T_{90}) esta entre 3-5 min. para las especies con hojas de vida corta y entre 10-36 min. para las especies con hojas más longevas (Kursar y Coley 1993). No está claro el factor fisiológico que estaría limitando la rapidez de la inducción en hojas de vida larga y a la vez que factores favorecen una mejor respuesta y utilización de los flecos de luz, determinada como inducción fotosintética. Por ahora, se ha descrito en algunas especies que en la respuesta a luz fluctuante o constante, sería el resultado de una aclimatación

fisiológica mucho más que morfológica en las plantas (Watling et al. 1997). Sin embargo, la respuesta fotosintética más rápida al incremento transitorio de luz en las especies de claros grandes y pequeños, *M. quadrangularis* y *A. grandiflora*, respectivamente, en comparación a las plantas de *B. integrifolia*, podría ser una consecuencia más de las diferencias entre las especies en las tasas de A_{\max} y no estar directamente relacionado a la respuesta a flecos de luz. Al parecer, algunas características en las hojas (el peso específico y el nitrógeno foliar) podrían conferir ventajas en la carboxilación para la utilización de incrementos transitorios de luz y por tanto, no estaría directamente reflejado en una mejor inducción fotosintética en las plantas (Lei y Lechowicz, 1997).

Contrario a los resultados anteriores, en plántulas crecidas bajo condiciones controladas y constantes niveles de luz, se ha descrito que las aclimatadas a sombra exhiben mayor eficiencia en el uso de los rayos de sol (Chazdon y Percy 1986; Ögren y Sundin 1996). Otros resultados en condiciones de campo -con especies de un bosque en Panamá- indican que son indistinguibles las respuestas de inducción fotosintética de plantas de una misma especie crecidas en claros o en el sotobosque (Kursar y Coley 1993). Sin embargo, recientemente, en un estudio en el campo sobre la respuesta fotosintética en seis especies de arbustos de la familia Rubiaceae en tres ambientes de diferente disponibilidad de luz en la Isla de Barro Colorado en Panamá (Valladares et al. 1997) se encontró que las especies del sotobosque presentan la más rápida inducción fotosintética, alcanzando un 90% de la A_{\max} dentro de los 4-8 min. de exposición a luz saturante. Así mismo, el estado de inducción fotosintética después de 60 seg. de incremento en los niveles de luz fue significativamente superior en las especies del sotobosque (ca. 50%) que en las especies encontradas en los claros (ca. 30%). Estas diferencias en los resultados, pueden explicarse por los tratamientos

de luz, usualmente simulando la radiación total en los claros y en los ambientes sombreados del sotobosque, pero sin el efecto del incremento transitorio de luz por los flecos. Regímenes constantes de radiación podrían afectar las respuestas estomáticas dinámicas en ciertas especies frente a niveles transitorios de luz, como ha sido descrito previamente por Tinoco-Ojanguren y Percy (1992) y convertirse en un factor importante en la inducción fotosintética, principalmente en las especies del sotobosque. En esta tesis, al encontrar una relación directa entre el ambiente del bosque que ocupan las especies seleccionadas, sotobosque, claros pequeños y grandes y por tanto el nivel de luz que reciben en condiciones naturales, con la menor, intermedia y mayor respuesta de inducción fotosintética, respectivamente, determinada frente a un incremento transitorio en los niveles de luz, esta en contraposición a una de las hipótesis propuesta. Tomando en cuenta el fundamento de esta hipótesis, en que un incremento en la eficiencia en el uso de los flecos de luz por las plantas aclimatadas a luz baja (sotobosque) se debería a una mayor capacidad relativa en el transporte de electrones, lo que durante un rayo de sol permitiría generar un reservorio de metabolitos que podrían utilizarse posteriormente a la iluminación en la fijación de CO₂ (Ögren y Sundin 1996) se discutirá a continuación la importancia de la conductancia estomática y de las limitaciones del intercambio de gases en la respuesta e inducción fotosintética en plantas frente a incrementos transitorios de los niveles de luz.

Para *B. integrifolia*, los mecanismos que estarían restringiendo los tiempos de inducción fotosintética, estarían relacionados, por un lado, con las bajas conductancias determinadas en estas plantas, que debido a los bajos niveles de radiación previos al incremento de luz, tendrían como consecuencia una lenta apertura de los estomas. Además, la menor inducción de la fotosíntesis en esta especie, podría estar relacionada con una lenta

activación de la Rubisco, que a pesar de no haber sido determinado en estas plantas, esta descrito en otras especies como el factor primario en limitar las tasas de asimilación durante los primeros 5-15 min. de inducción (Seemann et al. 1988; Pearcy 1990). Las bases bioquímicas de las limitaciones en la inducción fotosintética, estarían relacionadas además de la activación por luz de las enzimas del ciclo de Calvin y de la Rubisco, así como por la “construcción” de los metabolitos fotosintéticos intermediarios en la asimilación de CO₂. Sin embargo, la inducción de 5 enzimas del ciclo de Calvin que exhiben activación por luz ocurre entre 1-2 min. después del incremento de luz (Paercy 1988) lo que es muy rápido para dar cuenta incluso de una pequeña parte de las limitaciones encontradas en la respuesta de inducción fotosintética en *B. integrifolia*. En esta tesis, en todas las especies se encontró una significativa relación entre la respuesta de inducción fotosintética y la conductancia estomática inicial en el nivel de luz previo a la inducción, de sólo 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En las plantas de *B. integrifolia*, se presentaron las más bajas conductancias, solo ca. 45% de las que presentó *M. quadrangularis*. Estos resultados concuerdan con estudios previos de otras especies tropicales que sugieren el importante papel de los estomas en la respuesta de inducción fotosintética (Tinoco-Ojanguren y Pearcy 1993). Este papel de los estomas en limitar el uso de niveles fluctuantes de luz es probable que varíe entre las especies así como con las condiciones ambientales debido a la variabilidad observada en la respuesta de los estomas y en la tasa de la apertura estomática en niveles altos de luz (Percy y Sims 1994).

Finalmente, la adaptación en plantas a un ambiente de luz puede ser interpretada en términos de beneficios (*e.g.*, con la ganancia fotosintética de carbono) y costos de varias características, y la adaptación a la luz resultaría en una situación donde la razón de beneficios/costos se hace máxima (Björkman 1981). En los ambientes de sombra, se tendría

poco “retorno” si se invierte en incrementar la capacidad de las reacciones fotosintéticas y los recursos son mejor invertidos en la captura de luz. Lo contrario es cierto en los ambientes de alta luminosidad en que el transporte de electrones, la capacidad de carboxilación y la conductancia estomática son maximizadas (Pearcy y Sims 1994). En esta tesis, la especie del sotobosque fue menos eficiente en la utilización fotosintética del incremento de luz que las especies provenientes de ambientes de luz intermedios o altos, en claros pequeños y grandes, respectivamente. No existe información para responder cuales son las adaptaciones bioquímicas y fisiológicas frente a los aspectos de luz fluctuante en términos de costos y beneficios (Pearcy y Sims 1994). Porqué la especie de claros grandes, como es *M. quadrangularis*, aclimatada a plena luz solar, es más eficiente en cuanto a la utilización fotosintética de los incrementos en la luz, en comparación a las otras dos especies de ambientes con menor disponibilidad de luz, es un aspecto que no está totalmente explicado. Mantener abiertos los estomas en el sotobosque podría tener un costo menor en términos de transpiración y permitir una rápida respuesta fotosintética frente a impredecibles rayos de sol. En los claros, en que la humedad frecuentemente es menor, los altos costos en transpiración al mantener abiertos los estomas estarían forzando a las plantas a coordinar la conductancia estomática con los niveles de luz. Esto último ha sido sugerido como una explicación para las diferencias en los componentes estomáticos de la respuesta de inducción y de la pérdida de inducción entre plantas de sol y de sombra (Pearcy 1990). Sin embargo y a pesar de estos antecedentes, no existe una hipótesis para explicar algunas de las diferencias bioquímicas encontradas en la habilidad para utilizar luz fluctuante entre plantas de altos y bajos niveles de luz (Valladares et al. 1997).

Conclusiones

En relación a las especies de árboles en sus estadios juveniles en el sotobosque y en los claros de la sucesión en un bosque montano tropical, se determinó:

1.- Que los ambientes de sotobosque y de claros difieren en cuanto a la variabilidad ambiental que presentan, principalmente en la cantidad de luz. Estas diferencias en los ambientes en la sucesión se relacionaron con la presencia en las especies de características metabólicas y fisiológicas que les permiten ocupar preferencialmente cada uno de estos ambientes. Así, en la especie pionera *M. quadrangularis*, una mayor capacidad fotosintética en ambientes con altos niveles de radiación (claros grandes) podría estar relacionada con adaptaciones específicas, tales como una alta conductividad hidráulica del xilema (K_h), alta conductancia estomática (g_s) y mayores tasas de fotosíntesis (A_{max}) asociadas con un alto contenido de nitrógeno (N) y un bajo peso específico foliar.

2.- En baja radiación, las especies parcial (*A. grandiflora*) y totalmente (*B. integrifolia*) tolerantes a sombra son más eficientes en utilizar la luz que la especie pionera. Sin embargo, a mayores niveles de radiación, entre las tres especies se encuentran diferencias en las máximas tasas de fotosíntesis y en la capacidad de mantenerlas bajo prolongados períodos en luz saturante, así como en el efecto sobre el rendimiento cuántico máximo a mayores niveles de luz y la rapidez con que ocurre su recuperación en oscuridad. Moderadas tasas de fotosíntesis y valores mas bajos en F_v/F_M sugieren una sensibilidad mayor a los altos niveles de luz en las primeras especies que en *M. quadrangularis*.

3.- Frente a incrementos en los niveles de luz, la respuesta de aclimatación fotosintética y el nivel de fotoinhibición es diferente para cada estrategia de regeneración: Las especies más tolerantes a sombra presentaron mayor disminución en el rendimiento cuántico máximo del FSII que en la pionera, *M. quadrangularis*. Esta menor eficiencia fotoquímica frente al incremento en los niveles de luz se manifiesta más rápidamente en las primeras pero es transitoria para todas las especies gracias a que la respuesta de *aclimatación fotosintética en las plantas es acompañada por cambios en el ángulo foliar, pérdida de las hojas preexistentes y producción de hojas nuevas con una capacidad fotosintética distinta, aclimatadas a las nuevas condiciones lumínicas.*

4.- Las especies presentan de acuerdo al ambiente que ocupan, respuestas diferentes para hacerle frente a los patrones y cambios en la intensidad de luz, *siendo posible proponer y diferenciar distintos mecanismos: En las adaptaciones en el corto plazo de minutos a horas, para A. grandiflora con plantas en claros pequeños, podrían ser importantes la disipación térmica de energía dependiente de pHI, la coordinación de las actividades de los diferentes componentes del sistema fotosintético (FSII, FSI, ATPasa, Ciclo de Calvin) y la fotoprotección contra el daño. A largo plazo, para B. integrifolia la síntesis de proteínas, cambios ultraestructurales en los cloroplastos y de composición de los pigmentos foliares en las hojas podrían ser importantes para plantas del sotobosque, en que la aclimatación fotosintética ocurriría dentro de horas a días y por períodos más prolongados.*

5.- Frente a niveles permanentemente altos de luz, una disminución en el rendimiento cuántico máximo observada en las plantas involucraría procesos de protección, daño y reparación, clasificándose en: A.- Una disminución transitoria y la completa recuperación diurna en F_v/F_M (fotoinhibición diurna reversible) en que estaría involucrada un incremento en la tasa de disipación térmica de energía (K_D) asociada a las xantofilas, y B.- La dependiente de estrés por exceso de luz -con una mayor y prolongada disminución en F_v/F_M - en que se requieren varios días para la completa recuperación de las plantas. lo que involucra el daño y reparación de la proteína D1 de los centros de reacción de los FSII.

6.- Frente a incrementos transitorios en los niveles de luz, la respuesta en las especies mostró un patrón diferente al esperado: *M. quadrangularis* junto a la especie parcialmente tolerante a sombra, *A. grandiflora*, presentan una mejor y más rápida respuesta de inducción fotosintética en comparación a la de *B. integrifolia*. Esto podría explicarse por una mayor conductancia estomática en las primeras, así como por diferencias entre las especies, principalmente en la rapidez de la respuesta.

Las especies en la sucesión del bosque montano tropical, frente a un incremento en los niveles o en condiciones de luz contrastantes, presentan diferente capacidad de aclimatación fotosintética, distintos niveles de fotoinhibición y de tolerancia a exceso de luz. Estas diferencias reflejan limitaciones ó ventajas en el proceso fotosintético para cada estrategia de regeneración de las especies en el ambiente donde se encuentran, explicarían el efecto del régimen y la cantidad de luz en la actividad y en la capacidad fotosintética en las plantas, así como el papel en modular la sucesión en los bosques tropicales montanos.

BIBLIOGRAFÍA

Ackerly D (1996) Canopy structure and dynamics: Integration of growth processes in tropical pioneer trees. En: Mulkey SS, Chazdon RL y Smith AP (eds.) Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman and Hall, London. pp 619-658

Adams WW III, Demmig-Adams B, Winter K y Schreiber U (1990) The ratio of variable to maximum chlorophyll fluorescence from photosystem II, measured in leaves at ambient temperature and at 77 K, as an indicator of the photon yield of photosynthesis. *Planta* 180:166-174

Adams WW III, Demmig-Adams B, Verhoeven AS y Barker DH (1995) "Photoinhibition" during winter stress: involvement of sustained xanthophyll cycle-dependent energy dissipation. *Aust J Plant Physiol* 22:261-276

Agati G, Mazzinghi P, Fusi F y Ambrosini I (1995) The F685/F730 chlorophyll fluorescence ratio as a tool in plant physiology: Response to physiological and environmental factors. *J Plant Physiol* 145:228-238

Alexandre DY (1991) Comportement hydrique au cours de la saison sèche et place dans la succession de trois arbres guyanais: *Trema micrantha*, *Goupia glabra* et *Eperua grandiflora*. *Ann Sci For* 48:101-112

Anderson JM y Osmond CB (1987) Shade-sun responses: Compromises between acclimation and photoinhibition. *Topics in Photosynthesis, Vol 9, Photoinhibition*. Kule DJ, Osmond CB y Arntzen CJ (eds.) Elsevier, Amsterdam, pp 1-38

Anderson JM, Chow WS y Goodchild DJ (1988) Thylakoid membrane organisation in sun/shade acclimation. *Aust J Plant Physiol* 15:11-26

Anderson JM, Park YI y Chow WS (1997) Photoinactivation and photoprotection of photosystem II in nature. *Physiol Plant* 100:214-223

Araus JL, Alegre L, Tapia L, Calafell R y Serret M (1986) Relationships between photosynthetic capacity and leaf structure in several shade plants. *Amer J Bot* 73:1760-1770

Aro E-M, Virgin I y Anderson JM (1993) Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim Biophys Acta* 1143:113-134

Aylett GP (1985) Irradiance interception, leaf conductance and photosynthesis in Jamaican upper montane rain forest trees. *Photosynthetica* 19:323-327

Baker NR (1991) A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol Plant* 81:563-570

- Baker NR, Bradbury M, Farage PK, Ireland CR y Long SP (1989) Measurements of quantum yield of carbon assimilation and chlorophyll fluorescence for assessment of photosynthetic performance of crop plants in the field. *Philos Trans R Soc London Ser B* 323:295-308
- Barker DH y Adams WVIII (1997) The xanthophyll cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorrhiza*. *Oecologia* 109:352-361
- Barker MG, Press MC y Brown ND (1997) Photosynthetic characteristics of dipterocarp seedlings in three tropical rain forest light environments: a basis for niche partitioning? *Oecologia* 112:453-463
- Ball MC, Butterworth JA, Roden JS, Christian R y Egerton JJG (1994) Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology. *Aust J Plant Physiol* 22:311-319
- Bazzaz FA (1979) The physiological ecology of plant succession. *Ann Rev Ecol Syst* 10:351-371
- Bazzaz FA (1984) Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. En: Medina E, Mooney HA y Vásquez-Yanes C (eds) *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, Dr W Junk, The Hague pp 233-243
- Bazzaz FA y Pickett STA (1980) Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Ann Rev Ecol Syst* 11:287-310
- Bazzaz FA y Carlson RW (1982) Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54:313-316
- Bilger W y Björkman O (1994) Relationships among violaxanthin deepoxidation, thylakoid membrane conformation, and nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching in leaves of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Planta* 193:238-246
- Boardman NK (1977) Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann Rev Plant Physiol* 28:355-377
- Björkman O (1981) Responses to different quantum flux densities. En: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB y Ziegler H (eds) *Physiological Plant Ecology I*, vol 12A. (Encyclopedia of plant physiology, new series) Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 57-107
- Björkman O y Demmig B (1987) Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170:489-504
- Björkman O, Demmig B y Andrews TJ (1988) Mangrove photosynthesis: response to high irradiance stress. *Aust J Plant Physiol* 15:43-61

Isjörkman O y Demmig-Adams B (1994) Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. En: Schulze DE y Caldwell MM (eds.) Ecophysiology of photosynthesis. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 17-47

Brooks JR, Hinckley TM, Ford DE y Sprugel DG (1991) Foliage dark respiration in *Abies amabilis*: variation within the canopy. *Tree Physiol* 9:325-338

Brooks JR, Sprugel DG y Hinckley TM (1996) The effects of light acclimation during and after leaf foliage expansion on photosynthesis of *Abies amabilis* foliage within canopy. *Oecologia* 107:21-32

Bruijnzeel LA y Veneklaas EJ (1998) Climate conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology* 79:3-9

Bungard RA, McNeil D y Morton JD (1997) Effects of nitrogen on the photosynthetic apparatus of *Clematis vitalba* grown at several irradiances. *Aust J Plant Physiol* 24:205-214

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

Castro Y, Fetcher N y Fernández DS (1995) Chronic photoinhibition in seedlings of tropical trees. *Physiol Plant* 94:560-565

Cavelier J (1990) Tissue water relations in elfin cloud forest tree species of Serranía de Macuira, Guajira, Colombia. *Trees* 4:155-163

Cavelier J (1996) Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. En: Mulkey SS, Chazdon RL y Smith AP (eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, London. pp 399-439

Clark DA y Clark DB (1992) Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecol Monogr* 62:315-344

Connel JH, Lowman MD y Noble IR (1997) Subcanopy gaps in temperate and tropical forests. *Aust J Ecol* 22:163-168

Chabot BF y Chabot JF (1977) Effects of light and temperature on leaf anatomy and photosynthesis in *Fragaria vesca*. *Oecologia* 26:363-377

Chazdon RL (1986) Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. *J Ecol* 74:995-1012

Chazdon RL (1988) Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Adv Ecol Res* 18:1-63

- Chazdon RL y Fetcher N (1984a) Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *J Ecol* 72:553-564
- Chazdon RL y Fetcher N (1984b) Light environments of tropical forests. En: Medina E, Mooney IIA y Vásquez-Yanes C (eds.) *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, W. Junk, The Hage, pp 27-36
- Chazdon RL y Pearcy RW (1986) Photosynthetic responses to light variation in rain forest species. I. Induction under constant and fluctuating light condition. *Oecologia* 69:517-523
- Chazdon RL y Field CB (1987) Determinants of photosynthetic capacity in six rainforest *Piper* species. *Oecologia* 73:222-230
- Chazdon RL, Pearcy RW, Lec D y Fetcher N (1996) Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. En: Mulkey SS, Chazdon RL y Smith AP (eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, London. pp 5-55
- Chiariello NR, Field CB y Mooney IIA (1987) Midday wilting in a tropical pioneer tree. *Funct Ecol* 1:3-11
- Dau H (1994) Short-term adaptation of plants to changing light intensities and its relation to photosystem II photochemistry and fluorescence emission. *J Photochem Photobiol B Biol* 26:3-27
- Demmig-Adams B (1990) Carotenoids and photoprotection in plants: a role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochim Biophys Acta* 1020:1-24
- Demmig-Adams B, Adams WW III, Winter K, Meyer A, Schreiber U, Pereira JS, Krüger A, Czygan F-C y Lange OL (1989) Photochemical efficiency of photosystem II, photon yield of O₂ evolution, photosynthetic capacity, and carotenoid composition during the midday depression of net CO₂ uptake in *Arbutus unedo* growing in Portugal. *Planta* 177:377-387
- Demmig-Adams B y Adams WW III (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 43:599-626
- Demmig-Adams B, Adams WW III, Logan BA y Verhoeven AS (1995) Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem II efficiency in plants acclimated to light stress. *Aust J Plant Physiol* 22:249-260
- Denslow JS (1987) Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann Rev Ecol Syst* 18:431-451
- Dolman AJ, Gash JHC, Roberts J y Shuttleworth WJ (1991) Stomatal and surface conductance of tropical rainforest. *Agric For Meteorol* 5:303-318

Ehleringer JR y Cooper TA (1992) On the role of orientation in reducing photoinhibitory damage in photosynthetic-twig desert shrubs. *Plant Cell Environ* 15:301-306

Eickmeier WG, Casper C y Osmond CB (1993) Chlorophyll fluorescence in the resurrection plant *Selaginella lepidophylla* (Hook. & Grev.) Spring during high-light and desiccation stress, and evidence for zeaxanthin-associated photoprotection. *Planta* 189:30-38

Endler JA (1993) The color of light in forest and its implications. *Ecol Monog* 63:1-27

Eskling M, Arvidsson P-O y Akerlund H-E (1997) The xanthophyll cycle, its regulation and components. *Physiol Plant* 100:806-816

Farquahr GD y Sharkey TD (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol* 33:317-345

Fetcher N, Strain BR y Oberbauer SF (1983) Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia* 58:314-319

Fetcher N, Oberbauer SF, Rojas G y Strain BR (1987) Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Rev Biol Trop* 35:97-110

Fetcher N, Oberbauer SF y Chazdon RL (1994) Physiological ecology of plants at La Selva. *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest*. McDade L, Bawa KS, Hespenheide H y Hartshorn G (eds.) University of Chicago Press, Chicago, pp 128-141

Field CB y Mooney HA (1986) The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En: Givnish TJ (ed.) *On the Economy of Plant Form and Function*, Cambridge Univ Press, New York, pp 25-55

Franklin LA, Seaton GR, Lovelock CE y Larkum WD (1996) Photoinhibition of photosynthesis on a coral reef. *Plant Cell Environ* 19:825-836

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

Granier A y Colin F (1990) Effects d'une sécheresse édaphique sur le fonctionnement hydrique d'*Abies bornmulleriana* en conditions naturelles. *Ann Sci For* 47:189-200

Granier A, Iluc R y Collin F (1992) Transpiration and stomatal conductance of two rain forest species growing in plantations (*Simaruba amara* and *Goupia glabra*) in French Guyana. *Ann Sci For* 49:17-24

- Horton P, Ruban AV y Walters RG (1994) Regulation of light harvesting in green plants: Indication by nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence. *Plant Physiol* 106:415-420
- Huante P y Rincón E (1998) Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113:53-66
- Huc R y Guehl JM (1989) Environmental control of CO₂ assimilation rate and leaf conductance in two species of the tropical rain forest of French Guiana (*Jacaranda copaia* D. Don and *Eperua falcata* Aubl.) *Ann Sci For* 46S:443-447
- Huc R, Ferhi A y Guehl JM (1994) Pioneer and late stage tropical rainforest tree species (French Guiana) growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential. *Oecologia* 99:297-305
- Joshi SC (1995) Species specific diurnal changes in chlorophyll fluorescence in tropical deciduous and evergreen plants growing in the field during summer. *Photosynthetica* 31:549-557
- Kamaluddin M y Grace J (1992) Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. *Ann Bot* 69:47-52
- Kitajima K (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419-428
- Kitajima K (1996) Ecophysiology of tropical tree seedlings. En: Mulkey SS, Chazdon RL y Smith AP (eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, London. pp 559-596
- Kitajima K, Mulkey SS y Wright SJ (1997) Seasonal leaf phenotypes in the canopy of a tropical dry forest: photosynthetic characteristics and associated traits. *Oecologia* 109:213-214
- Kok B (1956) On the inhibition of photosynthesis by intense light. *Biochim Biophys Acta* 21:234-244
- Königer M, Harris GC, Virgo A y Winter K (1995) Xanthophyll-cycle pigments and photosynthetic capacity in tropical forest species: a comparative field study on canopy, gap and understory plants. *Oecologia* 104:280-290
- Krause GH (1988) Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiol Plant* 74:566-574
- Krause GH y Weis E (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 42:313-349

- Krause GH y Winter K (1996) Photoinhibition of photosynthesis in plants growing in natural tropical forest gaps: A chlorophyll fluorescence study. *Botanica Acta* 109:456-462
- Kubiske ME y Pregitzer KS (1997) Ecophysiological responses to simulated canopy gaps of two tree species of contrasting shade tolerance in elevated CO₂. *Funct Ecol* 11:24-32
- Kursar TA y Coley PD (1993) Photosynthetic induction times in shade-tolerant species with long and short-lived leaves. *Oecologia* 93:165-170
- Langenheim JH, Osmond CB, Brooks A y Ferrar PJ (1984) Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species. *Oecologia* 63:215-224
- Lamprecht H (1954) Estudios silviculturales en la selva nublada de La Mucuy. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela
- Larcher W (1995) *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany
- Lawlor DW (1993) *Photosynthesis: molecular, physiological and environmental processes*. Longman Scientific and Technical, Burnt Mill, Harlow, England
- Le Gouallec J-L, Cornic G y Briantais J-M (1991) Chlorophyll fluorescence and photoinhibition in a tropical rainforest understory plant. *Photosynth Res* 27:135-142
- Lee DW (1987) The spectral distribution of radiation in two neotropical rainforests. *Biotropica* 19:161-166
- Lei TT y Lechowicz MJ (1997) The photosynthetic response of eight species of *Acer* to simulated light regimes from the centre and edges of gaps. *Funct Ecol* 11 (1):16-23
- Lichtenthaler HK, Burkart S, Schindler C y Stober F (1992) Changes in photosynthetic pigments and *in vivo* chlorophyll fluorescence parameters under photoinhibitory growth conditions. *Photosynthetica* 27:343-353.
- Long SP, Humphries S y Falkowski PG (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 45:633-662
- Lovelock CE, Jebb M y Osmond CB (1994) Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. *Oecologia* 97:297-307
- Ludlow MM y Björkman O (1984) Paraheliotropic leaf movement in *Siratro* as a protective mechanism against drought-induced damage to primary photosynthetic reactions: damage by excessive light and heat. *Planta* 161:505-518

- Marshall B y Biscoe PV (1980) A model for C_3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *J Exp Bot* 120:29-39
- Medina E (1984) Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. En *Physiology of Plants of the Wet Tropics* (E Medina, Mooney HA y Vásquez-Yanes C, eds.) W Junk, The Hague, pp. 139-154
- Medina E (1991) Deforestation in the tropics: Evaluation of experiences in the Amazon basin focusing on atmosphere-forest interactions. En: Mooney et al. (eds) *Ecosys. Exp.* Jhon Wiley & Sons, pp 23-43
- Medina E, Cuevas E y Weaver PL (1981) Composicion foliar y transpiracion de especies leñosas del Pico del Este, Sierra de Luquillo, Puerto Rico. *Acta Científica Venezolana* 32: 159-165
- Meinzer F, Goldstein G y Jaimes M (1984) The effect of atmospheric humidity on stomatal control of gas exchange in two tropical coniferous species. *Can J Bot* 62:591-595
- Meinzer FC, Goldstein G, Jackson P, Holbrook NM, Gutiérrez MV y Cavelier J (1995) Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species: the influence of boundary layer and hydraulic properties. *Oecologia* 101:514-522
- Mulkey SS, Smith AP y Wright SJ (1991) Comparative life history and physiology of two understory Neotropical herbs. *Oecologia* 58:26-32
- Mulkey SS, Chazdon RL y Smith AP (1996) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*, Chapman and Hall, London
- Nebel A y Matilde P (1992) Longevity and senescence of needles in *Pinus cembra* L. *Trees* 6:156-161
- Newell EA, McDonald EP, Stain BR y Denslow JS (1993) Photosynthetic responses of *Miconia* species to canopy openings in a lowland tropical rainforest. *Oecologia* 94:49-56
- Niinemets U y Tenhunen JD (1997) A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant Cell Environ* 20:845-866
- Oberbauer SF y Strain BR (1984) Photosynthesis and successional status of Costa Rican rain forest trees. *Photosyn Res* 5:227-232
- Oberbauer SF y Strain BR (1985) Effects of light regimes on the growth and physiology of *Pentaclethra maculosa* (Mimosaceae) in Costa Rica. *J Trop Ecol* 1:303-320

- Oberbauer SF y Strain BR (1986) Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology and morphology of *Pentaclethra maculosa* (Mimosaceae). *Am J Bot* 73:409-416
- Oberbauer SF, Clark DB, Clark DA y Quesada M (1988) Crown light environments of saplings of two species of rain forest emergent trees. *Oecologia* 75:207-212
- Ögren E y Rosenqvist E (1992) On the significance of photoinhibition of photosynthesis in the field and its generality among species. *Photosyn Res* 33:63-71
- Ögren E y Sundin U (1996) Photosynthetic response to dynamic light: a comparison of species from contrasting habitats. *Oecologia* 106:18-27
- Öquist G, Anderson JM, McCaffery S y Chow WS (1992) Mechanistic differences in photoinhibition of sun and shade plants. *Planta* 188:422-430
- Ort DR y Baker NR (1988) Consideration of photosynthetic efficiency at low light as a major determinant of crop photosynthetic performance. *Plant Physiol Biochem* 26:555-565
- Osmond CB (1981) Photorespiration and photoinhibition: some implications for the energetics of photosynthesis. *Biochim Biophys Acta* 639:77-98
- Osmond CB (1994) What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. En: Baker NR y Bowyer JR (eds.) *Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field*. Bios Oxford, pp 1-24
- Osmond CB y Chow WS (1988) Ecology of photosynthesis in the sun and shade: summary and pronostications. *Aust J Plant Physiol* 15:1-9
- Osmond CB y Grace SC (1995) Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? *J Exp Bot* 46:1351-1362
- Paterson DL y Bazzaz FA (1978) Life cycle characteristics of *Aster pilosus* in early successional habitats. *Ecology* 59:1005-1013
- Pearcy RW (1983) The light environment and growth of C₃ and C₄ tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58:19-25
- Pearcy RW (1987) Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory. *Funct Ecol* 1:169-178
- Pearcy RW (1988) Photosynthetic utilisation of lightflecks by understory plants. *Aust J Plant Physiol* 15:223-238

- Pearcy RW (1990) Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 41:421-453
- Pearcy RW y Sims DA (1994) Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. En: Caldwell MM y Pearcy RW (eds.) *Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above and below ground*. Academic Press, San Diego, pp 145-174
- Pfitsch WA y Pearcy (1989) Daily carbon gain by *Adenocaulon bicolor*, a redwood forest understory herb, in relation to its light environment. *Oecologia* 80:465-470
- Pfündel E y Bilger W (1994) Regulation and possible function of the violaxanthin cycle. *Photosynthesis Research* 42:89-109
- Poorter L y Oberbauer SF (1993) Photosynthetic induction responses of two rainforest tree species in relation to light environment. *Oecologia* 96:193-199
- Pérez AM (1989) Caracterización ecoanatómica del leño de 40 especies del bosque La Mucuy, Estado Mérida, Venezuela. *Rev Forest Venez* No. 33:43-51
- Pérez AM (1993) Anatomía e identificación de 40 maderas del bosque La Mucuy, Estado Mérida, Venezuela. *Pittieria* No. 20:5-77
- Popma P y Bongers F (1988) The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* 75:625-632
- Sarmiento G, Monasterio M, Azócar A, Castellanos E y Silva J (1971) Vegetación natural de la cuenca de los ríos Chama-Capazón. Editado por ULA-CORPOANDES, Mérida.
- Scholes JD, Press MC y Zipperlen SW (1997) Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. *Oecologia* 109:41-48
- Schultz HR y Matthews MA (1997) High vapour pressure deficit exacerbates xylem cavitation and photoinhibition in shade-grown *Piper auritum* H.B. & K. during prolonged sunflecks. *Oecologia* 110:312-319
- Schulze E-D, Fuchs MI y Fuchs M (1977) Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO₂ uptake in different crown layers. *Oecologia* 29:43-61
- Seaton GGR y Walker DA (1990) Chlorophyll fluorescence as a measure of photosynthetic carbon assimilation. *Proc Royal Soc Lond B* 242:29-35

Setlik I, Allakhverdiev SI, Hedbal L, Setlikova L y Klimov VV (1990) Three types of photosystem II photoinactivation. I. Damaging processes on the acceptor side. *Photosyn Res* 23:39-48

Sims DA y Pearcy RW (1991) Photosynthesis and respiration in *Alocasia macrorrhiza* following transfers to high and low light. *Oecologia* 86:447-453

Smith H (1982) Light quality, photoreception and plant strategy. *Ann Rev Plant Physiol* 33:481-518

Smith WK, Vogelmann TC, Delucia EH, Bell DT y Shepherd KA (1997) Leaf form and photosynthesis: Do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide?. *Bioscience* 47:785-793

Strauss-Debenedetti S y Bazzaz FA (1991) Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia* 87:377-387

Strauss-Debenedetti S y Bazzaz F (1996) Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. En: Mulkey SS, Chazdon RL y Smith AP (eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, London. pp 162-186

Terashima Y y Saeki T (1985) A new model for leaf photosynthesis incorporating the gradients of light environment and of chloroplasts within a leaf. *Ann Bot* 56:489-499

Teskey RO, Grier CC y Hinkley TM (1984) Change in photosynthesis and water relations with age and season in *Abies amabilis*. *Can J For Res* 14:77-84

Thayer SS y Björkman O (1990) Leaf xanthophyll content and composition in sun and shade determined by HPLC. *Photosyn Res* 23:331-343

Thompson WA, Stocker GC y Kriedemann PE (1988) Growth and photosynthetic response to light and nutrients of *Flindersia brayleyana* F. Muell., a rainforest tree with broad tolerance to sun and shade. *Aust J Plant Physiol* 15:299-315

Tinoco-Ojanguren C y Pearcy RW (1992) Dynamic stomatal behavior and its role in carbon gain during lightflecks of a gap phase and an understory *Piper* species acclimated to high and low light. *Oecologia* 92:222-228

Tinoco-Ojanguren C y Pearcy RW (1993) Stomatal versus biochemical limitations to CO₂ assimilation during transient light in sun and shade-acclimated *Piper* species. *Oecologia* 94:395-402

Tyree MT y Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 40:19-38

- Tyree MT y Ewers FW (1996) Hydraulic architecture of woody tropical plants. En: Mulkey SS, Chazdon RL y Smith AP (eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, London. pp 217-243
- Tyree MT, Velez V y Dalling JW (1998) Growth dynamics of root and shoot hydraulic conductance in seedlings of five neotropical tree species: scaling to show possible adaptation to differing light regimes. *Oecologia* 114:293-298
- Turnbull MII, Doley D y Yates D (1993) The dynamics of photosynthetic acclimation to changes in light quantity and quality in three Australian rainforest tree species. *Oecologia* 94:218-228
- Valladares F, Allen MT y Pearcy RW (1997) Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111:505-514
- Van Grondelle R, Dekker JP, Glibro T y Sundstrom V (1994) Energy transfer and trapping in photosynthesis. *Biochim Biophys Acta* 1187:1-65
- Villaquirán AG y Calderón O (1987) Evaluación del impacto de una corta total en la selva nublada, Edo. Mérida. Tesis, Fac. Ing. For., Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Wallace LL y Dunn EL (1980) Comparative photosynthesis of three gap successional tree species. *Oecologia* 45:331-340
- Walling JR, Ball MC y Woodrow IE (1997a) The utilization of lightflecks for growth in four Australian rain-forest species. *Funct Ecol* 11:231-239
- Walling JR, Robinson SA, Woodrow IE y Osmond CB (1997b) Responses of rainforest understorey plants to excess light during sunflecks. *Aust J Plant Physiol* 24:17-25
- Whitmore TC (1975) *Tropical Rain Forest*. Oxford University Press, London, pp 1-282
- Whitmore TC (1992) *Introduction to Tropical Rainforest*. Clarendon Press, Oxford, pp 226
- Williams K, Field CB y Mooney HA (1989) Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environments in rainforest plants of *Piper*. *Amer Nat* 133:198-211
- Zipperlen SW y Press MC (1996) Photosynthesis in relation to growth and seedling ecology of two dipterocarp rain forest tree species. *J Ecol* 84:863-876
- Zotz G y Winter K (1993) Short-term photosynthesis measurements predict leaf carbon balance in tropical rain-forest canopy species. *Oecologia* 101: 409-412

ANEXO

Cursos de parámetros ambientales (temperaturas del aire y suelo, radiación total y fotosintéticamente activa, precipitación) en un claro de 200 m², los días 960523/960524/960629/960705/960706, y en el sotobosque entre los días 960705/960706.

Fecha	Hr	cantidad	unidad	condato	uni	Fecha	Hr	ca/dato	uni			
INTEGRADA												
AT=pp total												
3T=radia inte												
3H=rad total												
3L=rad min												
4M= temp 0 mt med												
4H=temp 0 mt max												
4L=tem 0 mt min												
6M=temp 5 mt med												
6H=temp 5 mt max												
6L=temp 5 mt min												
7MHL=temp 10 mt MMM												
960523	1045	3T	169.6	WM	3H	1160	WM	1E+06	1039	3L	0.0	WM
960523	1100	3T	183.3	WM	3H	1344	WM	1E+06	1057	3L	270.5	WM
960523	1115	3T	85.41	WM	3H	407.9	WM	1E+06	1112	3L	236.8	WM
960523	1130	3T	92.86	WM	3H	746.7	WM	1E+06	1126	3L	184.1	WM
960523	1145	3T	128.2	WM	3H	813.6	WM	1E+06	1130	3L	444.0	WM
960523	1200	3T	131.2	WM	3H	916.5	WM	1E+06	1159	3L	398.8	WM
960523	1149	4M	17.09	C	4H	17.25	C	1E+06	1200	4L	16.89	C
960523	1101	6M	23.42	C	6H	27.96	C	1E+06	1148	6L	20.94	C
960523	1105	7M	20.54	C	7H	22.41	C	1E+06	1148	7L	19.48	C
960523	1215	3T	105.6	WM	3H	1110	WM	1E+06	1200	3L	357.8	WM
960523	1230	3T	115.6	WM	3H	613.4	WM	1E+06	1222	3L	407.7	WM
960523	1245	3T	100.4	WM	3H	717.9	WM	1E+06	1232	3L	324.6	WM
960523	1300	3T	79.63	WM	3H	323.8	WM	1E+06	1255	3L	311.9	WM
960523	1248	4M	17.35	C	4H	17.44	C	1E+06	1259	4L	17.26	C
960523	1201	6M	23.90	C	6H	27.02	C	1E+06	1225	6L	21.06	C
960523	1254	7M	20.77	C	7H	21.96	C	1E+06	1225	7L	19.82	C
960523	1315	3T	77.27	WM	3H	331.5	WM	1E+06	1313	3L	289.2	WM
960523	1330	3T	93.02	WM	3H	547.4	WM	1E+06	1321	3L	278.2	WM
960523	1345	3T	78.71	WM	3H	797.6	WM	1E+06	1342	3L	255.5	WM
960523	1400	3T	71.66	WM	3H	433.4	WM	1E+06	1348	3L	241.0	WM
960523	1354	4M	17.49	C	4H	17.59	C	1E+06	1358	4L	17.41	C
960523	1301	6M	22.12	C	6H	23.96	C	1E+06	1328	6L	19.70	C
960523	1336	7M	20.12	C	7H	20.74	C	1E+06	1343	7L	19.31	C
960523	1415	3T	43.45	WM	3H	252.1	WM	1E+06	1401	3L	135.0	WM
960523	1430	3T	30.79	WM	3H	141.5	WM	1E+06	1430	3L	106.8	WM
960523	1445	3T	57.43	WM	3H	388.2	WM	1E+06	1445	3L	142.3	WM
960523	1500	3T	149.9	WM	3H	1131	WM	1E+06	1451	3L	242.8	WM
960523	1459	4M	17.80	C	4H	17.63	C	1E+06	1423	4L	17.57	C
960523	1441	6M	18.94	C	6H	22.80	C	1E+06	1402	6L	16.77	C
960523	1429	7M	18.80	C	7H	21.58	C	1E+06	1455	7L	17.33	C
960523	1515	3T	32.14	WM	3H	327.4	WM	1E+06	1504	3L	232.6	WM
960523	1530	3T	124.3	WM	3H	1076	WM	1E+06	1519	3L	221.8	WM
960523	1545	3T	115.0	WM	3H	1029	WM	1E+06	1537	3L	220.5	WM
960523	1600	3T	72.74	WM	3H	945.8	WM	1E+06	1548	3L	162.6	WM
960523	1558	4M	17.70	C	4H	17.76	C	1E+06	1551	4L	17.63	C
960523	1502	6M	22.69	C	6H	28.07	C	1E+06	1521	6L	19.08	C
960523	1501	7M	20.40	C	7H	21.91	C	1E+06	1524	7L	19.24	C
960523	1615	3T	40.64	WM	3H	279.2	WM	1E+06	1603	3L	111.5	WM
960523	1630	3T	25.92	WM	3H	137.9	WM	1E+06	1630	3L	35.42	WM

	1501	7M	20.40	C	7H	21.91	C	1621	7L	19.24	C
	1615	3T	40.64	WM	3H	279.2	WM	1603	3L	111.5	WM
	1630	3T	25.92	WM	3H	137.9	WM	1630	3L	95.42	WM
860523	1645	3T	29.47	WM	3H	176.1	WM	1640	3L	96.14	WM
	1700	3T	30.14	WM	3H	102.2	WM	1646	3L	55.82	WM
	1700	4M	17.75	C	4H	17.79	C	1607	4L	17.70	C
	1658	6M	19.06	C	6H	22.07	C	1601	6L	17.41	C
	1700	7M	18.21	C	7H	19.86	C	1601	7L	17.14	C
	1715	3T	11.71	WM	3H	67.06	WM	1711	3L	39.47	WM
	1730	3T	6.202	WM	3H	39.47	WM	1715	3L	16.58	WM
	1745	3T	5.056	WM	3H	24.19	WM	1739	3L	12.70	WM
	1800	3T	2.447	WM	3H	15.94	WM	1748	3L	2.154	WM
	1800	4M	17.62	C	4H	17.72	C	1701	4L	17.52	C
	1800	6M	16.02	C	6H	17.00	C	1701	6L	15.63	C
	1800	7M	15.93	C	7H	16.80	C	1701	7L	15.64	C
	1800	4M	17.14	C	4H	17.53	C	1806	4L	17.35	C
	1859	6M	15.27	C	6H	15.64	C	1501	6L	14.76	C
	1857	7M	15.33	C	7H	15.64	C	1801	7L	14.96	C
	2000	4M	17.27	C	4H	17.35	C	1801	4L	17.19	C
	1856	6M	14.77	C	6H	14.87	C	1832	6L	14.69	C
	1900	7M	14.82	C	7H	14.88	C	1825	7L	14.73	C
	2100	4M	17.11	C	4H	17.19	C	2001	4L	17.06	C
	2054	6M	14.74	C	6H	14.82	C	2011	6L	14.68	C
	2037	7M	14.78	C	7H	14.85	C	2012	7L	14.72	C
	2200	4M	17.03	C	4H	17.06	C	2102	4L	16.99	C
	2156	6M	14.61	C	6H	14.73	C	2105	6L	14.44	C
	2156	7M	14.69	C	7H	14.77	C	2103	7L	14.57	C
	2300	4M	16.97	C	4H	17.00	C	2202	4L	16.93	C
	2251	6M	14.37	C	6H	14.49	C	2203	6L	14.09	C
860523	2300	7M	14.49	C	7H	14.63	C	2204	7L	14.25	C
860524	0	4M	16.89	C	4H	16.84	C	2301	4L	16.86	C
	2347	6M	14.17	C	6H	14.25	C	2305	6L	14.03	C
	2352	7M	14.23	C	7H	14.29	C	2304	7L	14.11	C
860524	100	4M	16.81	C	4H	16.86	C	1	4L	16.76	C
	54	6M	13.87	C	6H	14.08	C	2	6L	13.63	C
	37	7M	13.98	C	7H	14.19	C	14	7L	13.81	C
	200	4M	16.71	C	4H	16.77	C	101	4L	16.69	C
	200	6M	13.73	C	6H	13.92	C	106	6L	13.63	C
	112	7M	13.83	C	7H	14.00	C	107	7L	13.74	C
	300	4M	16.65	C	4H	16.67	C	201	4L	16.63	C
	237	6M	13.69	C	6H	13.74	C	211	6L	13.63	C
	254	7M	13.72	C	7H	13.81	C	215	7L	13.65	C
	400	4M	16.60	C	4H	16.64	C	302	4L	16.56	C
	355	5M	13.66	C	6H	13.72	C	323	6L	13.48	C
	332	7M	13.70	C	7H	13.78	C	354	7L	13.62	C
	500	4M	16.53	C	4H	16.56	C	401	4L	16.52	C
	453	6M	13.69	C	6H	13.74	C	417	6L	13.57	C
	436	7M	13.72	C	7H	13.78	C	417	7L	13.65	C
	500	4M	16.50	C	4H	16.52	C	501	4L	16.46	C
	600	6M	13.06	C	6H	13.70	C	501	6L	11.82	C

	552	7M	13.26	C	7H	13.72	C	503	7L	12.23	C
	645	3T	1.150	WM	3H	7.632	WM	645	3L	1.559	WM
	700	3T	2.642	WM	3H	12.11	WM	556	3L	7.810	WM
	645	4M	16.31	C	4H	16.46	C	602	4L	16.19	C
	657	6M	11.90	C	6H	12.15	C	611	6L	11.69	C
	637	7M	12.11	C	7H	12.29	C	612	7L	11.90	C
660524	715	3T	3.143	WM	3H	19.35	WM	715	3L	10.62	WM
	730	3T	10.10	WM	3H	66.53	WM	730	3L	19.50	WM
	745	3T	20.61	WM	3H	95.90	WM	744	3L	69.79	WM
	800	3T	14.47	WM	3H	60.29	WM	745	3L	48.29	WM
	752	4M	16.15	C	4H	16.19	C	702	4L	16.13	C
	728	6M	12.94	C	6H	14.07	C	748	6L	12.11	C
	701	7M	12.99	C	7H	13.90	C	800	7L	12.25	C
	815	3T	23.32	WM	3H	143.0	WM	814	3L	67.17	WM
	830	3T	18.19	WM	3H	141.7	WM	815	3L	45.11	WM
	845	3T	10.51	WM	3H	45.64	WM	845	3L	39.75	WM
	900	3T	11.15	WM	3H	53.81	WM	847	3L	37.52	WM
	855	4M	16.24	C	4H	16.21	C	854	4L	16.15	C
	801	6M	14.20	C	6H	14.70	C	814	6L	13.63	C
	844	7M	14.20	C	7H	14.48	C	817	7L	13.80	C
	915	3T	14.91	WM	3H	66.09	WM	905	3L	49.72	WM
	900	AT	1.000	MM							
	930	3T	3.278	WM	3H	52.12	WM	915	3L	17.88	WM
	930	AT	1.000	MM							
	945	3T	3.423	WM	3H	17.73	WM	930	3L	12.19	WM
	945	AT	1.000	MM							
	1000	3T	3.450	WM	3H	16.02	WM	953	3L	9.751	WM
	947	4M	16.31	C	4H	16.32	C	906	4L	16.27	C
	959	6M	13.82	C	6H	14.40	C	904	6L	13.52	C
	944	7M	13.89	C	7H	14.26	C	907	7L	13.63	C
	1015	3T	4.271	WM	3H	24.29	WM	1015	3L	13.85	WM
	1001	AT	1.000	MM							
	1030	3T	7.899	WM	3H	39.15	WM	1030	3L	24.41	WM
	1045	3T	12.25	WM	3H	59.31	WM	1045	3L	39.33	WM
	1030	AT	1.000	MM							
	1100	3T	17.01	WM	3H	76.22	WM	1100	3L	58.44	WM
	1045	4M	16.24	C	4H	16.29	C	1004	4L	16.21	C
	1050	6M	13.86	C	6H	14.41	C	1100	6L	13.60	C
	1006	7M	13.84	C	7H	14.32	C	1057	7L	13.67	C
	1115	3T	19.16	WM	3H	79.14	WM	1107	3L	66.47	WM
	1130	3T	19.59	WM	3H	95.65	WM	1130	3L	68.73	WM
	1145	3T	22.81	WM	3H	104.4	WM	1133	3L	64.95	WM
	1200	3T	22.00	WM	3H	148.9	WM	1200	3L	63.98	WM
	1146	4M	16.25	C	4H	16.27	C	1144	4L	16.22	C
	1104	6M	12.93	C	6H	14.77	C	1105	6L	11.86	C
	1127	7M	13.04	C	7H	14.56	C	1105	7L	12.38	C
	1127	AT	1.000	MM							
	1215	3T	36.05	WM	3H	170.6	WM	1203	3L	118.4	WM
	1230	3T	36.99	WM	3H	180.7	WM	1218	3L	111.9	WM
	1230	AT	1.000	MM							

	1245	3T	29.61	WM	3H	141.6	WM	1245	3L	104.7	WM
	1300	3T	44.47	WM	3H	233.6	WM	1300	3L	142.3	WM
	1245	4M	16.24	C	4H	16.27	C	1300	4L	16.22	C
	1200	6M	13.18	C	6H	15.20	C	1250	6L	12.80	C
	1244	7M	13.47	C	7H	14.29	C	1300	7L	12.56	C
	1201	AT	1.000	WM							
800624	1315	3T	66.10	WM	3H	312.4	WM	1311	3L	234.4	WM
800629	700	3T	3.710	WM	3H	25.80	WM	700	3L	8.099	WM
	645	4M	15.35	C	4H	15.41	C	608	4L	15.35	C
	654	6M	12.85	C	6H	13.08	C	601	6L	12.71	C
	645	7M	12.71	C	7H	12.93	C	602	7L	12.54	C
	715	3T	9.574	WM	3H	45.14	WM	709	3L	26.05	WM
	730	3T	10.35	WM	3H	48.02	WM	727	3L	34.33	WM
	745	3T	15.43	WM	3H	68.26	WM	745	3L	48.11	WM
	800	3T	24.91	WM	3H	147.5	WM	746	3L	66.95	WM
	758	4M	15.33	C	4H	15.35	C	703	4L	15.30	C
	748	6M	12.86	C	6H	13.44	C	800	6L	12.58	C
	717	7M	12.74	C	7H	13.58	C	755	7L	12.35	C
	815	3T	27.71	WM	3H	287.9	WM	814	3L	58.45	WM
	830	3T	50.75	WM	3H	408.1	WM	821	3L	75.27	WM
	845	3T	33.04	WM	3H	310.5	WM	836	3L	86.43	WM
	900	3T	72.03	WM	3H	610.0	WM	854	3L	95.50	WM
	845	4M	15.35	C	4H	15.42	C	856	4L	15.29	C
	804	6M	14.26	C	6H	15.81	C	859	6L	13.33	C
	808	7M	13.58	C	7H	14.30	C	859	7L	13.08	C
	915	3T	83.10	WM	3H	614.8	WM	901	3L	146.5	WM
	930	3T	52.06	WM	3H	289.4	WM	919	3L	177.2	WM
	945	3T	51.68	WM	3H	236.2	WM	945	3L	184.2	WM
	1000	3T	114.7	WM	3H	981.8	WM	957	3L	235.2	WM
	945	4M	15.59	C	4H	15.72	C	958	4L	15.43	C
	901	6M	15.82	C	6H	18.32	C	1000	6L	14.82	C
	918	7M	14.85	C	7H	16.77	C	1000	7L	14.28	C
	1015	3T	108.4	WM	3H	834.6	WM	1000	3L	289.0	WM
	1030	3T	113.3	WM	3H	1036	WM	1030	3L	287.4	WM
	1045	3T	172.9	WM	3H	1184	WM	1040	3L	399.1	WM
	1100	3T	137.8	WM	3H	1212	WM	1051	3L	313.0	WM
	1100	4M	15.93	C	4H	16.16	C	1058	4L	15.72	C
	1001	6M	18.25	C	6H	18.89	C	1040	6L	16.90	C
	1009	7M	16.98	C	7H	18.30	C	1040	7L	15.57	C
	1115	3T	127.8	WM	3H	1249	WM	1114	3L	305.1	WM
	1130	3T	208.3	WM	3H	1303	WM	1125	3L	378.4	WM
	1145	3T	155.9	WM	3H	1203	WM	1134	3L	281.6	WM
	1200	3T	91.98	WM	3H	978.3	WM	1152	3L	281.4	WM
	1200	4M	16.38	C	4H	16.60	C	1156	4L	16.16	C
	1101	6M	18.60	C	6H	22.60	C	1133	6L	18.00	C
	1109	7M	13.11	C	7H	19.76	C	1128	7L	17.00	C
	1215	3T	91.42	WM	3H	418.5	WM	1210	3L	285.9	WM
	1230	3T	81.18	WM	3H	681.0	WM	1222	3L	206.5	WM

	1245	3T	92.26	WM	3H	1486.	WM	1243	3L	205.1	WM
	1300	3T	206.4	WM	3H	1488.	WM	1251	3L	386.0	WM
	1259	4M	16.67	C	4H	16.78	C	1300	4L	16.61	C
	1206	6M	19.04	C	6H	21.95	C	1251	6L	17.90	C
	1234	7M	17.81	C	7H	19.20	C	1253	7L	17.02	C
	1315	3T	211.1	WM	3H	1493.	WM	1300	3L	353.3	WM
	1330	3T	200.2	WM	3H	1482.	WM	1316	3L	371.5	WM
	1345	3T	126.2	WM	3H	1446.	WM	1338	3L	301.1	WM
	1400	3T	70.23	WM	3H	456.2	WM	1356	3L	223.1	WM
	1400	4M	17.12	C	4H	17.32	C	1357	4L	16.78	C
	1301	6M	19.84	C	6H	22.40	C	1304	6L	17.76	C
	1352	7M	18.10	C	7H	19.56	C	1317	7L	16.83	C
060620	1415	3T	47.35	WM	3H	222.3	WM	1410	3L	164.8	WM
	1430	3T	47.66	WM	3H	296.1	WM	1429	3L	144.4	WM
	1445	3T	111.4	WM	3H	1221.	WM	1438	3L	252.9	WM
	1500	3T	140.8	WM	3H	1240.	WM	1450	3L	276.6	WM
	1445	4M	17.22	C	4H	17.32	C	1402	4L	17.15	C
	1443	6M	19.10	C	6H	21.04	C	1452	6L	16.96	C
	1423	7M	17.09	C	7H	18.69	C	1452	7L	16.35	C
	1515	3T	63.54	WM	3H	362.5	WM	1500	3L	159.0	WM
	1530	3T	38.53	WM	3H	165.9	WM	1519	3L	146.5	WM
	1545	3T	27.88	WM	3H	158.2	WM	1530	3L	84.38	WM
	1600	3T	33.81	WM	3H	210.6	WM	1557	3L	108.3	WM
	1554	4M	17.16	C	4H	17.19	C	1521	4L	17.10	C
	1557	6M	17.39	C	6H	18.71	C	1501	6L	16.63	C
	1541	7M	16.66	C	7H	17.80	C	1601	7L	16.12	C
	1615	3T	34.82	WM	3H	186.1	WM	1602	3L	107.0	WM
	1630	3T	22.02	WM	3H	113.7	WM	1618	3L	57.58	WM
	1645	3T	10.13	WM	3H	57.22	WM	1630	3L	31.14	WM
	1700	3T	7.164	WM	3H	40.24	WM	1700	3L	24.15	WM
	1651	4M	17.03	C	4H	17.10	C	1604	4L	16.83	C
	1659	6M	16.39	C	6H	17.21	C	1605	6L	15.68	C
	1659	7M	15.93	C	7H	16.41	C	1605	7L	15.42	C
	1715	3T	11.91	WM	3H	53.58	WM	1715	3L	40.47	WM
	1730	3T	10.40	WM	3H	56.80	WM	1717	3L	30.69	WM
	1745	3T	4.591	WM	3H	31.75	WM	1730	3L	11.28	WM
	1800	3T	3.819	WM	3H	23.15	WM	1757	3L	11.18	WM
	1746	4M	16.83	C	4H	16.83	C	1701	4L	16.73	C
	1800	6M	15.36	C	6H	15.84	C	1705	6L	14.82	C
	1756	7M	15.03	C	7H	15.40	C	1701	7L	14.65	C
	1815	3T	2.299	WM	3H	17.12	WM	1800	3L	2.656	WM
	1815	AT	1.000	MM							
	1800	4M	16.67	C	4H	16.75	C	1802	4L	16.58	C
060620	1858	6M	14.77	C	6H	14.90	C	1805	6L	14.69	C
060705	700	3T	3.383	WM	3H	19.57	WM	656	3L	7.015	WM
	645	4M	14.77	C	4H	14.84	C	602	4L	14.70	C
	657	6M	9.943	C	6H	10.22	C	700	6L	9.797	C
	604	7M	9.934	C	7H	10.22	C	700	7L	9.738	C

	715	3T	6.361	WM	3H	37.22	WM	715	3L	17.60	WM
	730	3T	9.802	WM	3H	47.80	WM	727	3L	33.06	WM
	745	3T	11.64	WM	3H	49.09	WM	735	3L	41.60	WM
	800	3T	12.90	WM	3H	69.15	WM	758	3L	45.42	WM
	751	4M	14.69	C	4H	14.71	C	701	4L	14.69	C
	739	6M	10.96	C	6H	11.64	C	800	6L	10.25	C
	701	7M	10.94	C	7H	11.72	C	800	7L	10.25	C
	815	3T	51.31	WM	3H	374.1	WM	815	3L	71.20	WM
	830	3T	85.10	WM	3H	468.2	WM	826	3L	120.8	WM
	845	3T	49.84	WM	3H	513.0	WM	838	3L	124.9	WM
	900	3T	39.00	WM	3H	104.7	WM	858	3L	122.5	WM
	850	4M	14.79	C	4H	14.83	C	900	4L	14.69	C
	901	6M	14.05	C	6H	15.21	C	839	6L	11.74	C
	901	7M	14.01	C	7H	15.10	C	829	7L	11.98	C
	915	3T	91.90	WM	3H	690.0	WM	904	3L	135.0	WM
060705	930	3T	115.7	WM	3H	731.6	WM	829	3L	165.5	WM
	945	3T	129.6	WM	3H	812.6	WM	944	3L	161.4	WM
	1000	3T	180.3	WM	3H	796.2	WM	949	3L	360.4	WM
	949	4M	15.10	C	4H	15.33	C	859	4L	14.83	C
	901	6M	17.00	C	6H	19.42	C	859	6L	14.69	C
	901	7M	16.16	C	7H	17.93	C	959	7L	14.20	C
	1015	3T	193.8	WM	3H	959.5	WM	1014	3L	354.8	WM
	1030	3T	151.2	WM	3H	961.2	WM	1027	3L	219.1	WM
	1045	3T	122.4	WM	3H	1110.	WM	1043	3L	218.1	WM
	1100	3T	143.9	WM	3H	1134.	WM	1059	3L	286.4	WM
	1050	4M	15.62	C	4H	15.88	C	1100	4L	15.34	C
	1001	6M	19.28	C	6H	20.32	C	1044	6L	18.03	C
	1036	7M	18.13	C	7H	19.06	C	1049	7L	17.18	C
	1115	3T	186.4	WM	3H	1182.	WM	1106	3L	258.4	WM
	1130	3T	139.3	WM	3H	1168.	WM	1119	3L	283.2	WM
	1145	3T	169.4	WM	3H	1205.	WM	1133	3L	250.0	WM
	1200	3T	245.0	WM	3H	1187.	WM	1155	3L	311.6	WM
	1149	4M	16.12	C	4H	16.40	C	1159	4L	15.89	C
	1101	6M	20.65	C	6H	22.72	C	1200	6L	18.89	C
	1125	7M	19.77	C	7H	21.13	C	1159	7L	18.61	C
	1215	3T	200.2	WM	3H	1213.	WM	1203	3L	228.1	WM
	1230	3T	107.2	WM	3H	1159.	WM	1228	3L	223.6	WM
	1245	3T	136.2	WM	3H	1205.	WM	1233	3L	220.7	WM
	1300	3T	160.2	WM	3H	1214.	WM	1253	3L	221.0	WM
	1247	4M	16.74	C	4H	16.96	C	1300	4L	16.42	C
	1201	6M	21.01	C	6H	23.23	C	1201	6L	18.40	C
	1228	7M	20.18	C	7H	21.50	C	1254	7L	18.90	C
	1315	3T	227.6	WM	3H	1207.	WM	1311	3L	301.4	WM
	1330	3T	269.0	WM	3H	1134.	WM	1316	3L	715.1	WM
	1345	3T	201.4	WM	3H	1160.	WM	1334	3L	217.0	WM
	1400	3T	242.9	WM	3H	1086.	WM	1350	3L	262.9	WM
	1345	4M	17.22	C	4H	17.45	C	1358	4L	16.95	C
	1302	6M	23.43	C	6H	24.95	C	1316	6L	22.10	C
	1335	7M	21.87	C	7H	23.02	C	1316	7L	20.86	C
	1415	3T	249.0	WM	3H	1047.	WM	1404	3L	944.6	WM

	1430	3T	232.8	WM	3H	1015.	WM	1429	3L	309.6	WM
	1445	3T	218.7	WM	3H	878.3	WM	1437	3L	229.7	WM
	1500	3T	222.5	WM	3H	882.2	WM	1459	3L	226.6	WM
	1455	4M	17.57	C	4H	17.64	C	1448	4L	17.45	C
	1402	6M	22.42	C	6H	24.13	C	1424	6L	20.78	C
	1434	7M	20.70	C	7H	21.53	C	1410	7L	20.00	C
	1515	3T	216.1	WM	3H	881.9	WM	1500	3L	230.5	WM
	1530	3T	204.1	WM	3H	895.4	WM	1516	3L	780.9	WM
	1545	3T	188.4	WM	3H	904.9	WM	1531	3L	722.6	WM
	1600	3T	185.4	WM	3H	910.2	WM	1559	3L	298.8	WM
	1555	4M	17.62	C	4H	17.64	C	1528	4L	17.58	C
	1554	6M	21.68	C	6H	23.18	C	1511	6L	20.32	C
	1534	7M	18.96	C	7H	20.79	C	1509	7L	18.16	C
	1615	3T	180.2	WM	3H	878.7	WM	1601	3L	213.6	WM
	1630	3T	121.1	WM	3H	831.2	WM	1616	3L	211.5	WM
	1645	3T	91.80	WM	3H	700.7	WM	1632	3L	167.5	WM
	1700	3T	108.6	WM	3H	647.4	WM	1658	3L	173.7	WM
	1645	4M	17.57	C	4H	17.60	C	1619	4L	17.53	C
960705	1658	6M	20.13	C	6H	22.77	C	1603	6L	18.06	C
	1647	7M	18.81	C	7H	20.34	C	1603	7L	17.30	C
	1715	3T	45.83	WM	3H	388.4	WM	1709	3L	113.0	WM
	1730	3T	33.73	WM	3H	286.4	WM	1730	3L	69.73	WM
	1745	3T	45.14	WM	3H	334.8	WM	1730	3L	113.3	WM
	1800	3T	23.75	WM	3H	124.8	WM	1746	3L	78.30	WM
	1756	4M	17.16	C	4H	17.54	C	1701	4L	17.35	C
	1759	6M	17.37	C	6H	18.07	C	1701	6L	16.19	C
	1755	7M	16.84	C	7H	17.85	C	1701	7L	16.01	C
	1815	3T	15.10	WM	3H	104.5	WM	1815	3L	36.55	WM
	1830	3T	15.81	WM	3H	107.0	WM	1815	3L	40.19	WM
	1845	3T	3.884	WM	3H	48.92	WM	1830	3L	4.054	WM
	1800	4M	17.22	C	4H	17.35	C	1801	4L	17.08	C
	1859	6M	15.82	C	6H	16.89	C	1804	6L	15.09	C
960705	1900	7M	15.45	C	7H	16.12	C	1801	7L	14.82	C
960706	700	3T	1.272	WM	3H	6.081	WM	700	3L	3.888	WM
	645	4M	13.98	C	4H	14.07	C	601	4L	13.91	C
	657	6M	7.406	C	6H	7.648	C	656	6L	7.253	C
	620	7M	7.583	C	7H	7.846	C	636	7L	7.353	C
	715	3T	1.743	WM	3H	7.837	WM	715	3L	6.090	WM
	730	3T	2.193	WM	3H	10.73	WM	730	3L	7.845	WM
	745	3T	3.619	WM	3H	18.54	WM	745	3L	10.86	WM
	800	3T	11.60	WM	3H	68.20	WM	751	3L	18.70	WM
	745	4M	13.85	C	4H	13.91	C	702	4L	13.79	C
	749	6M	7.796	C	6H	8.374	C	800	6L	7.462	C
	707	7M	8.114	C	7H	9.324	C	800	7L	7.662	C
	815	3T	27.68	WM	3H	291.0	WM	815	3L	26.78	WM
	830	3T	91.63	WM	3H	395.2	WM	830	3L	283.7	WM
	845	3T	104.3	WM	3H	450.3	WM	843	3L	354.0	WM
	900	3T	113.9	WM	3H	504.8	WM	900	3L	353.3	WM

	845	4M	13.84	C	4H	13.93	C	858	4L	13.78	C
	802	6M	10.51	C	6H	11.88	C	800	6L	8.485	C
	801	7M	10.74	C	7H	12.23	C	856	7L	9.318	C
	815	3T	133.2	WM	3H	558.9	WM	814	3L	503.5	WM
	830	3T	148.4	WM	3H	622.8	WM	829	3L	525.5	WM
	845	3T	162.2	WM	3H	674.1	WM	845	3L	523.3	WM
	1000	3T	171.4	WM	3H	707.6	WM	858	3L	660.2	WM
	854	4M	14.13	C	4H	14.44	C	1000	4L	13.63	C
	901	6M	14.58	C	6H	17.21	C	1000	6L	12.17	C
	901	7M	14.68	C	7H	18.50	C	1000	7L	12.24	C
	1015	3T	184.3	WM	3H	761.6	WM	1015	3L	705.0	WM
	1030	3T	185.4	WM	3H	801.8	WM	1028	3L	762.7	WM
	1045	3T	204.7	WM	3H	835.0	WM	1044	3L	800.2	WM
	1100	3T	212.9	WM	3H	868.1	WM	1059	3L	834.2	WM
	1045	4M	14.65	C	4H	15.24	C	1059	4L	14.42	C
	1001	6M	19.26	C	6H	20.28	C	1043	6L	17.07	C
	1001	7M	17.93	C	7H	18.91	C	1015	7L	16.47	C
	1115	3T	220.4	WM	3H	885.0	WM	1115	3L	868.8	WM
	1130	3T	226.7	WM	3H	822.9	WM	1130	3L	882.8	WM
	1145	3T	232.6	WM	3H	844.0	WM	1143	3L	821.0	WM
	1200	3T	238.1	WM	3H	963.3	WM	1159	3L	939.9	WM
960706	1145	4M	15.0	C	4H	16.14	C	1200	4L	15.25	C
	1101	6M	20.13	C	6H	21.67	C	1137	6L	18.68	C
	1105	7M	18.5	C	7H	18.44	C	1144	7L	17.87	C
	1215	3T	244.5	WM	3H	1018.	WM	1214	3L	939.4	WM
	1230	3T	247.4	WM	3H	1036.	WM	1230	3L	805.6	WM
	1245	3T	237.2	WM	3H	1213.	WM	1244	3L	184.2	WM
	1300	3T	162.0	WM	3H	1330.	WM	1248	3L	222.8	WM
	1254	4M	16.62	C	4H	17.00	C	1300	4L	16.16	C
	1201	6M	21.02	C	6H	23.18	C	1242	6L	18.65	C
	1255	7M	18.22	C	7H	20.23	C	1241	7L	17.87	C
	1315	3T	252.7	WM	3H	1174.	WM	1305	3L	224.1	WM
	1330	3T	216.5	WM	3H	1152.	WM	1323	3L	174.7	WM
	1345	3T	248.9	WM	3H	1101.	WM	1335	3L	270.0	WM
	1400	3T	251.3	WM	3H	1069.	WM	1354	3L	530.6	WM
	1358	4M	17.23	C	4H	17.45	C	1400	4L	17.00	C
	1301	6M	21.61	C	6H	23.59	C	1355	6L	19.55	C
	1326	7M	19.86	C	7H	21.04	C	1355	7L	18.78	C
	1415	3T	215.5	WM	3H	1182.	WM	1406	3L	247.1	WM
	1430	3T	228.2	WM	3H	1062.	WM	1416	3L	331.3	WM
	1445	3T	241.7	WM	3H	1040.	WM	1436	3L	439.9	WM
	1500	3T	197.4	WM	3H	1005.	WM	1445	3L	170.8	WM
	1446	4M	17.52	C	4H	17.56	C	1444	4L	17.44	C
	1401	6M	22.28	C	6H	23.65	C	1411	6L	21.00	C
	1454	7M	20.30	C	7H	20.85	C	1427	7L	18.37	C
	1515	3T	217.8	WM	3H	892.9	WM	1500	3L	638.2	WM
	1530	3T	191.9	WM	3H	889.3	WM	1526	3L	198.8	WM
	1545	3T	185.4	WM	3H	839.7	WM	1531	3L	323.5	WM
	1600	3T	188.1	WM	3H	774.8	WM	1546	3L	715.8	WM
	1600	4M	17.50	C	4H	17.53	C	1501	4L	17.45	C

	1556	6M	21.71	C	6H	23.16	C	1509	6L	20.33	C
	1535	7M	19.69	C	7H	20.51	C	1508	7L	18.80	C
	1615	3T	183.4	WM	3H	343.7	WM	1610	3L	285.1	WM
	1630	3T	162.0	WM	3H	775.1	WM	1621	3L	164.9	WM
	1645	3T	147.8	WM	3H	697.1	WM	1635	3L	199.6	WM
	1700	3T	139.0	WM	3H	689.4	WM	1646	3L	236.6	WM
	1658	4M	17.42	C	4H	17.46	C	1606	4L	17.40	C
	1652	6M	20.51	C	6H	22.00	C	1617	6L	18.54	C
	1700	7M	18.78	C	7H	19.56	C	1618	7L	17.86	C
	1715	3T	110.0	WM	3H	617.4	WM	1710	3L	242.6	WM
	1730	3T	40.66	WM	3H	429.9	WM	1721	3L	68.72	WM
	1745	3T	64.20	WM	3H	473.4	WM	1734	3L	163.2	WM
	1800	3T	39.20	WM	3H	215.2	WM	1745	3L	104.4	WM
	1757	4M	17.34	C	4H	17.40	C	1706	4L	17.27	C
	1757	6M	18.17	C	6H	20.12	C	1711	6L	17.11	C
	1800	7M	17.31	C	7H	19.20	C	1711	7L	16.10	C
	1815	3T	35.41	WM	3H	245.8	WM	1802	3L	75.43	WM
	1830	3T	16.71	WM	3H	92.38	WM	1816	3L	51.30	WM
	1945	3T	9.054	WM	3H	58.41	WM	1933	3L	9.478	WM
	1800	4M	17.17	C	4H	17.27	C	1803	4L	17.04	C
	1900	6M	15.89	C	6H	17.44	C	1804	6L	14.75	C
060706	1957	7M	15.38	C	7H	16.49	C	1804	7L	14.49	C

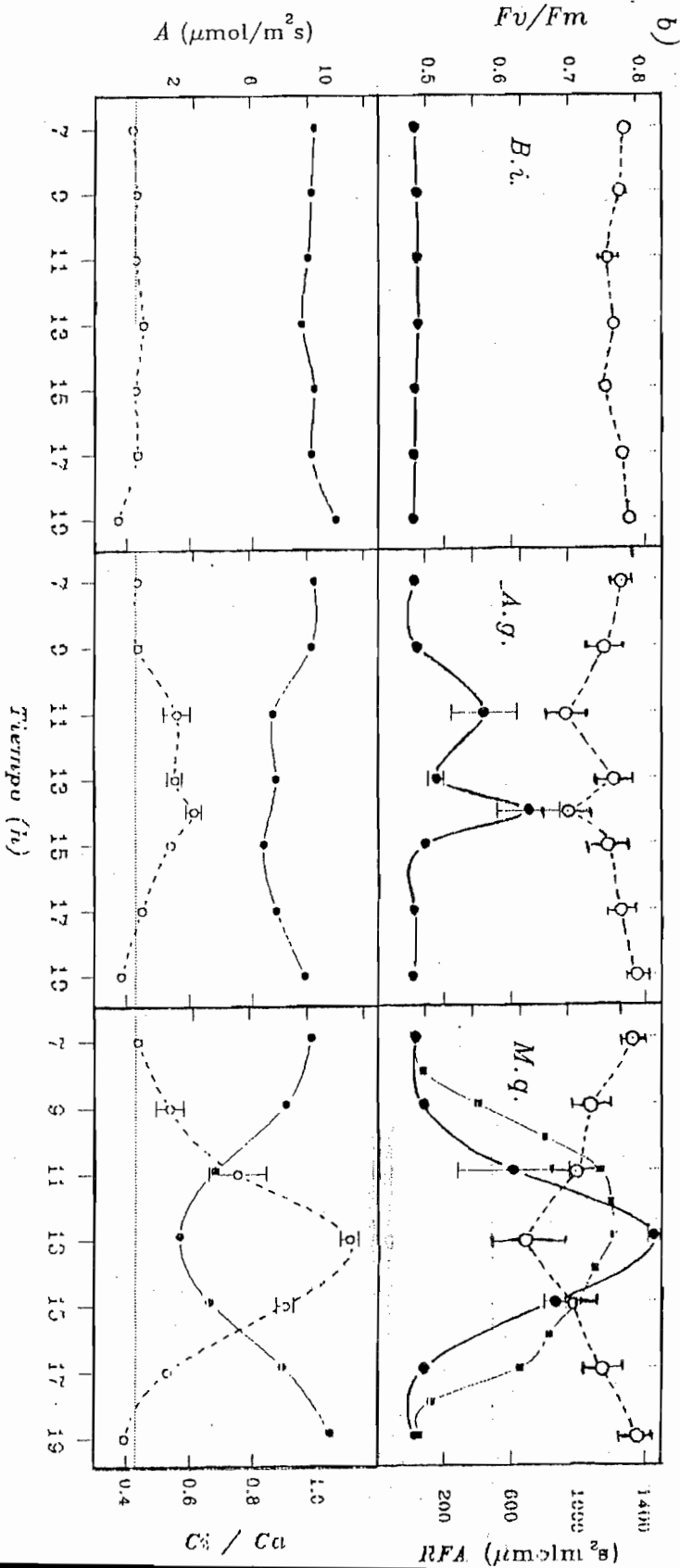
Datos climáticos Sotobosque

Hora	Radiación		H R		Temperaturas mV (°C)					Precipitación							
	Total	RFA	T seco	T hume	(%)	0 m	0	1.5	1.5	5	0 m	0	1.5	1.5	5	Total	Efectiva
11:30	20	13	17.2	14.8		.59	.61	.70	.72	.70	14.90	15.40	17.64	18.14	17.64		
12:30	17	12	17.0	15.0		.61	.64	.73	.74	.74	15.40	16.15	18.39	18.64	18.64		
13:30	8	11	17.0	16.2		.63	.65	.74	.72	.73	15.90	16.40	18.64	18.14	18.39		
*14:30	6	5	16.4	16.0		.63	.68	.70	.72	.71	15.90	17.14	17.64	18.14	17.89		
15:30	9	10	17.0	16.2		.63	.68	.70	.72	.71	15.90	17.14	17.64	18.14	17.89		
16:30	6	10	16.2	16.0		.64	.67	.71	.73	.73	16.15	16.89	17.89	18.39	18.39		
17:30	4	5	15.8	15.4		.63	.65	.66	.65	.66	15.90	16.40	16.65	16.40	16.65		
18:30	0	0	15.6	15.6		.60	.62	.61	.60	.60	15.15	15.65	15.40	15.15	15.15		
19:30	0	0	15.6	15.6	100	.63	.64	.60	.60	.61	15.90	16.15	15.15	15.15	15.40		
22:00	0	0	15.6	15.6	100	.64	.64	.63	.64	.65	16.15	16.15	15.90	16.15	16.40		
23:59	0	0	14.4	14.4	100	.64	.64	.61	.62	.62	16.15	16.15	15.40	15.65	15.65		
2:00	0	0	14.0	14.0	100	.64	.64	.59	.60	.60	16.15	16.15	14.90	15.15	15.15		
4:00	0	0	13.6	13.6	100	.65	.64	.57	.58	.57	16.40	16.15	14.41	14.66	14.41		
5:30	0	0	13.0	13.0	100	.66	.62	.55	.56	.55	16.65	15.65	13.91	14.16	13.91		
*6:30	0	0	10.0	10.0	100	.47	.49	.40	.42	.47	11.92	12.42	10.18	10.67	11.92		
7:30	1.5	0	13.2	13.2	100	.63	.62	.56	.57	.56	15.90	15.65	14.16	14.41	14.16		
8:30	3	0	13.4	13.4	100	.61	.62	.57	.57	.58	15.40	15.65	14.41	14.41	14.66		
9:30	5	5	13.4	13.4	100	.60	.61	.57	.58	.58	15.15	15.40	14.41	14.66	14.66		
10:30	5	6	13.6	13.6	100	.60	.61	.58	.59	.59	15.15	15.40	14.66	14.90	14.90		

ANEXO

Cursos diarios de fotosíntesis en juveniles de las especies *M. quadrangularis*, *A. grandiflora* y *B. integrifolia* (nombrada en estas tablas, equivocadamente como *Weinmania janni*, aunque es la misma especie utilizada en todos los experimentos) en condiciones naturales los días 960524/960629 y 960706.

Rendimiento cuántico máximo del FSII F_v/F_m (o), radiación fotosintética activa, RFA (\cdot), fotosíntesis neta, A (o) y la razón entre concentración interna y externa de CO_2 , C_i/C_a (\cdot) en *B. integrifolia*, (*B.i.*), *A. grandiflora* (*A.g.*) y *M. quadrangularis* (*M.q.*) el día 24.05.1996



Fotosíntesis La Mucuy Curso Diurno sábado 29.06.96

Hora	Referencias			Diferencial			
	CO2	H.R.		CO2	HR	Tf	RFA
7.00 am	300	5		-2	8	11.8	10
(A.g.)				-1	7	12.2	10
Algodon			-1,2	-2	8	12.0	10
Alcornea grandiflora (A.g.)				0	8	12.2	10
				-1	8	11.8	10
	300	5		-1	7	11.8	10
(M.g.)				1	8	12.0	20
Anime			0,4	0	5	11.6	20
Montanoa quadrangularis (M.g.)				1	8	11.8	20
				1	6	11.6	20
	300	5		-2	7	11.4	10
(W.j.)				-1	7	11.6	10
Sai-Sai			-1,2	-2	7	11.6	10
Weinmania janni (W.j.)				-1	7	11.4	10
				0	7	11.6	10
9.00 am	280	6		2	6	16.1	40
(A.g.)				0	5	16.5	30
Algodon			0	-1	6	16.5	30
				0	6	16.7	30
				-1	6	17.0	30
	285	6		8	5	17.2	80
(M.g.)				6	6	17.0	70
Anime			6,4	9	6	17.4	120
				5	6	17.4	80
				4	6	17.2	70
	283	7		1	6	14.9	40
(W.j.)				0	6	15.2	30
Sai-Sai			0,6	1	6	14.8	20
				0	6	15.0	40
				1	6	14.8	30
11:00am	290	4		4	5	20.6	50
(A.g.)				5	5	20.6	50
Algodon			3,6	3	5	20.4	40
				2	5	19.6	40
				4	5	20.6	40
	273	8	5	5	6	18.8	100
(M.g.)				18	7	19.2	350
Anime			17,3	14	7	17.2	280
				20	7	18.0	430
			25	25	7	18.9	1000

	280	4		0	4	20.6	40	
(W.j.)				1	4	20.4	40	
Sai-Sai			0,8	2	4	20.6	30	36
				0	4	20.2	40	
				1	4	20.6	30	
11:30	280	4		9	5	20.6	160	
W.j. (Curva A vs PAR)				7	4	20.6	180	198
			8	10	5	20.6	220	
			9,3	6	4	20.6	230	449
				11	5	20.6	600	
			11	11	4	20.6	800	783
				11	5	20.6	950	
13:00pm	271	5		4	4	22.0	60	
(A.g.)				7	4	22.5	70	
Algodon			6,2	6	4	22.5	60	70
				8	4	22.2	90	
				6	4	22.6	70	
A.g. (Curva A vs PAR) (Plantas en claro grande del camino)								
				8	6	18.5	340	
	266	6	7	6	6	17.2	200	240
				7	5	18.5	180	
				18	6	16.5	1180	
			16	15	6	18.5	980	1137
				15	5	16.7	1250	
	268	6		23	6	20.6	1430	
(M.q.)			21,3	21	6	20.7	1120	1200
Anime				20	6	20.7	1050	
			11	9	5	20.2	120	250
				13	4	20.0	280	
	273	4		3	5	22.3	50	
(W.j.)				2	4	22.4	40	
Sai-Sai			1,4	1	5	22.3	30	36
				1	4	22.6	30	
				0	5	22.4	30	
W.j. (Curva A vs PAR)								
			8,5	7	4	22.4	90	115
				10	4	22.5	140	
			11,5	12	4	22.4	200	220
				11	4	22.4	240	
15:00pm	284	6		0	5	17.4	20	
(A.g.)				-1	5	17.5	20	
Algodon			0,4	1	5	17.5	20	22
				0	5	17.4	20	
				2	5	17.4	30	
	270	5		2	5	19.6	40	
(M.q.)				3	5	19.8	40	

Anime			2	3	4	19.9	50	40
				2	4	20.0	50	
				0	4	20.3	20	
	290	7		-1	5	17.5	20	
(W.j.)				3	5	17.5	20	
Sai-Sai			0,4	-1	5	17.6	20	18
				0	5	17.4	10	
				1	4	17.5	20	
17:00pm	290	6		-1	5	17.8	20	
(A.g.)				-1	5	18.0	20	
Algodon			-0,4	1	5	17.4	20	18
				-1	5	17.8	20	
				0	5	17.4	10	
	284	6		-1	5	19.6	40	
(M.q.)				1	5	19.8	30	
Anime			-0,2	0	5	19.9	30	30
				-1	5	20.0	30	
				0	5	20.3	20	
	290	7		-1	5	17.6	20	
(W.j.)				0	5	17.2	10	
Sai-Sai			-0,6	-1	5	17.6	20	16
				0	5	17.4	10	
				-1	4	17.5	20	
19:00pm	286	6		-2	6	17.8	10	
(A.g.)				-1	6	18.0	10	
Algodon			-1,8	-2	6	17.4	10	10
				-3	6	17.8	10	
				-1	6	17.4	10	
	275	5		-1	5	19.6	10	
(M.q.)				-2	5	19.8	20	-2,2
Anime			-1,6	-1	5	19.9	20	
				-2	5	18.8	10	10
			14	-2	5	18.9	10	
	282	7		-3	6	16.8	10	
(W.j.)				-1	5	17.2	10	
Sai-Sai				-4	6	17.0	10	
				-1	6	17.2	10	
Lunes 01.07.96				-2	6	17.5	10	
(A.g.)	80	15.6	9	-6	(M.q.)	280/8		
310/10	100	16.3	8	-10	160	18.0	7	-11
	100	17.2	7	-11	150	18.5	7	-12
	30/40	17.8	7	-2	80	18.5	6	-4

Fotosíntesis La Mucuy Curao Diurno viernes 06.07.96

Hora	Referencias			Diferencial			RFA	
	CO2	H.R.		CO2	HR	Tf		
7.00 am	292	10		1	16	13.0	10	
(A.g.)				1	16	13.2	10	
Algodon			0,6	0	16	13.5	20	15
Alcornea grandiflora (A.g.)				0	16	13.7	20	
				1	16	13.5	20	
	290	12		1	20	12.5	30	
(M.q.)				2	20	12.8	30	
Anime			0,8	1	20	12.8	20	24
Montanoa quadrangularis (M.q.)				0	20	12.8	20	
				0	20	13.0	20	
	298	10		1	18	13.5	10	
(W.j.)				0	18	13.5	10	
Sai-Sai			0,2	0	18	13.5	20	15
Weinmania janni (W.j.)				-1	18	13.5	10	
				1	18	13.5	20	
9.00 am	304	12		2	20	17.8	40	
(A.g.)				1	22	18.0	30	
Algodon			1	0	22	18.2	30	32
				1	22	18.2	30	
				1	22	18.2	30	
	300	12		4	24	18.5	60	
(M.q.)				3	24	18.5	50	
Anime			4,5	3	24	18.5	50	60
				8	26	18.5	80	
			12	12	26	18.5	120	120
	288	12		0	20	14.9	30	
(W.j.)				1	20	15.2	30	
Sai-Sai			0,8	0	20	14.8	20	30
				2	20	15.0	40	
				1	20	14.8	30	
11:00am	275	12	3,5	3	22	23.8	40	40
(A.g.)				4	22	23.1	40	
Algodon			9	8	22	24.0	500	600
				10	26	23.5	700	
			13	12	26	23.4	900	1075
				14	26	23.4	1250	
	280	10		6	18	21.5	90	
(M.q.)			10	10	20	22.0	120	130
Anime				14	20	22.5	170	
			24.5	24	30	22.5	1250	1335
				25	32	22.8	1420	

	280	10		1	20	22.6	40	
(W.j.)				2	20	22.6	40	
Sai-Sai			1,2	2	20	22.6	30	36
				0	20	22.6	40	
				1	20	22.6	30	
11:30	280	12	2.5	2	22	23.0	60	65
W.j. (Curva A vs PAR)				3	22	23.0	70	
			10	10	22	23.0	300	300
				10	22	23.0	800	
			11,5	11	22	23.0	900	950
				14	22	23.0	950	
				13	22	23.0	1100	
13:00pm	275	10		8	28	22.0	100	
(A.g.)				6	28	22.5	100	
Algodon			7,2	4	30	22.5	80	146
				8	32	22.2	150	
				10	30	22.6	300	
A.g. (Curva A vs PAR)								
				7	28	22.0	200	
	276	12	8	8	30	22.0	350	350
				9	30	22.4	500	
				12	30	22.0	800	
			12	10	32	22.5	1100	1025
				14	32	22.5	1250	
	275	10		29	25	25.0	1380	
(M.q.)				36	30	25.0	1400	
Anime			32	32	30	25.0	1450	1465
				34	35	25.0	1500	
				35	36	25.0	1550	
	280	10		1	20	18.5	40	
(W.j.)				2	20	18.5	50	
Sai-Sai			2	4	20	18.5	60	42
				2	20	18.5	30	
				1	20	18.5	30	
W.j. (Curva A vs PAR)								
			6	6	20	24.0	120	120
			7	7	24	24.0	800	800
			11,5	12	30	24.0	1050	1125
				11	30	24.0	1200	
15:00pm	280	10		4	18	22.0	60	
(A.g.)				6	22	22.0	80	
Algodon			6	8	24	22.0	80	80
				8	26	22.0	100	
				4	3	22.0	80	
	275	10		20	36	24.0	700	
(M.q.)				22	36	24.0	750	

Anime			23,4	25	38	24.0	900	850
				24	38	24.0	900	
				26	40	24.0	1000	
	285	10		1	18	20.0	20	
(W.j.)				3	18	20.0	30	
Sai-Sai			0,8	-1	14	20.0	20	22
				0	14	20.0	20	
				1	16	20.0	20	
17:00pm	275	12		2	18	20.2	20	
(A.g.)				3	18	20.2	20	
Algodon			1,8	1	20	20.2	20	18
				1	20	20.2	10	
				2	22	20.2	20	
	266	12		1	22	20.4	20	
(M.q.)				2	24	20.4	30	
Anime			3,4	4	24	20.4	50	48
				4	24	20.4	60	
				6	26	20.4	80	
				12	28	20.4	160	
	275	12		0	18	17.5	20	
(W.j.)				2	20	17.5	20	
Sai-Sai			1	1	18	17.5	20	18
				2	20	17.5	20	
				0	18	17.5	10	
19:00pm	285	12		-1	16	17.8	20	
(A.g.)				-1	16	17.8	10	
Algodon			-1,4	-2	18	17.8	10	20
				-2	16	17.8	10	
				-1	14	17.8	20	
	275	12		0	18	19.6	20	
(M.q.)				-1	16	19.8	20	
Anime			-1	0	14	19.9	20	15
				-2	16	18.8	10	
				-2	14	18.9	10	
	282	12		-2	16	17.0	10	
(W.j.)				-1	18	17.0	10	
Sai-Sai			-2	-3	18	17.0	10	10
				-1	16	17.0	10	
				-2	18	17.0	10	
				6.5	30	15.6	120	
			(W.j.)	7,5	34	16.5	325	
			270/2	9	38	17.4	940	