

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

**RELACIONES HIDRICAS Y DE CARBONO EN PLANTAS
EPIFITAS DE UNA SELVA NUBLADA TROPICAL, LA MUCUY,
ESTADO MERIDA.**

**Trabajo presentado ante la Universidad de Los Andes como
requisito parcial para optar al título de
LICENCIADO EN BIOLOGIA**

GLADYS LILIANA ALVAREZ PRIETO.

MERIDA - VENEZUELA
Octubre 1996

INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DE LA BACHILLER GLADYS LILIANA ALVAREZ PRIETO.

En Mérida a los 17 días del mes de octubre de mil novecientos noventa y seis, a las 10:00 a.m. se reunieron los profesores: Aura Azócar, Michele Ataroff y Mario Farifias de la Facultad de Ciencias, quienes forman el Jurado nombrado por el Departamento de Biología y aprobado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el trabajo Especial de Grado que sobre el tema: **Relaciones Hidricas y de Carbono en Plantas Epítitas de una selva nublada tropical, La Mucuy, Estado Mérida.** presentó la Bachiller

GLADYS LILIANA ALVAREZ PRIETO

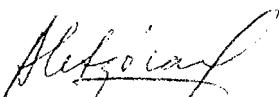
para optar al título de:

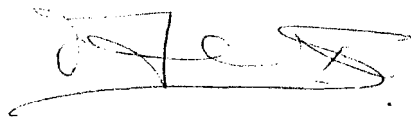
LICENCIADA EN BIOLOGIA

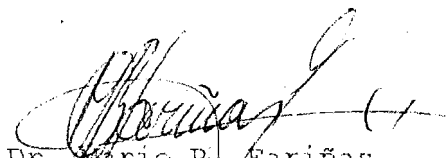
en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó la Bachiller **GLADYS LILIANA ALVAREZ PRIETO.**

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

Finalmente el Jurado lo declaró APROBADO, con una calificación de Veinte (20) puntos.


Dra. Aura Azócar I
(Tutor)


Dra. Michele Ataroff
(Jurado)


Dr. Mario R. Farifias
(Jurado)

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Aura Azócar, por su valiosa asesoría, su constante apoyo y paciencia; y al Dr. Fermin Rada, quien guió los primeros pasos de esta tesis, por su invaluable colaboración y orientación.

Al Prof. Carlos Garcia, por su colaboración en el campo y en el laboratorio, y su desinteresada ayuda.

A los Srs. David Dugarte, Hely Saúl Rangel, Luis y Alexander Nieto, por su indispensable colaboración en el trabajo de campo, y en el mantenimiento y reparación de los equipos.

A la Srta. Zulay Méndez, por su colaboración en el laboratorio en la determinación del contenido de nitrógeno foliar, y por su compañerismo y amistad.

Al Lic. Angel P. Yañez e Ivan Akirov, por la identificación de las especies.

A la Sra. Nancy Gavidia, por su colaboración y paciencia.

A mi familia, por su ayuda y comprensión.

A Isabel Vilanova, Mercedes Burguera, Marino Cabrera, por brindarme su colaboración y su amistad.

A todo el personal del C.I.E.L.A.T. y a todas las personas que de una u otra forma ayudaron en la realización de esta tesis.

Al Consejo de desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico (C.D.C.H.T.) de la Universidad de los Andes (Proyectos C704-95-01-F y C-703-95-01-A), por su apoyo logístico durante la realización de esta tesis.

Al Instituto Nacional de Parques, por permitirnos trabajar en la Estación La Mucuy del Parque Nacional Sierra Nevada (autorización A-950426 y 27)

INDICE GENERAL.

	Página
RESUMEN	i
LISTA DE FIGURAS	ii
LISTA DE TABLAS	vi
INTRODUCCION	1
MATERIALES Y METODOS	15
SITIO DE ESTUDIO	15
Clima	15
Geología	18
Vegetación	18
DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES	19
MEDICIONES EN EL CAMPO	20

VARIABLES MICROCLIMÁTICAS	20
VARIABLES DE RESPUESTAS DE LAS PLANTAS	21
MEDICIONES EN EL LABORATORIO	26
Curvas presión- volumen	26
Contenido de nitrógeno foliar	29
Contenido de clorofila	29
RESULTADOS	31
Cursos diarios de variables microclimáticas y de respuestas de las plantas	33
Eficiencia de uso de agua (EUA) y eficiencia intrínseca de uso de agua (EIUA)	51
Variación del potencial hídrico y sus componentes	52
Relación entre la conductancia estomática (Gs) y los cambios en el estatus hídrico del ambiente y de la hoja	58
Relación entre la asimilación (A) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA)	63

Contenido de nitrógeno foliar	66
Contenido de clorofila	70
DISCUSION	71
Mecanismos de regulación estomática	71
Potenciales hídricos y sus componentes	75
Contenido de nitrógeno	80
Contenido de clorofila	82
Respuesta fotosintética	83
Relación A/Gs	88
Eficiencia de uso de agua (EUA) y eficiencia intrínseca de uso de agua (EIUA).....	92
CONCLUSIONES	94
REFERENCIAS	96

RESUMEN

Las epífitas son uno de los principales elementos florísticos de las selvas nubladas. En este tipo de ambiente, el periodo de sequía puede no representar un mayor problema para una planta terrestre, más no así para las epífitas, cuyo sustrato puede estar limitado al humus que se acumula en las ramas de los árboles, donde la disponibilidad de agua disminuye más rápidamente que en el suelo. El objetivo de este trabajo, es comparar el balance hídrico y de carbono entre dos especies de epífitas, y entre dos formas de crecimiento (epífita y terrestre) de una misma especie, a lo largo de un periodo en el cual existen diferencias en la disponibilidad de agua. Las especies escogidas fueron el helecho epífita *Polypodium fraxinifolium*, y la hemiepífita *Anthurium nymphaeifolium*, con la cual se hicieron comparaciones entre las formas epífitas y terrestres. Se realizaron cursos diarios de variables microclimáticas (temperatura del aire y humedad relativa), radiación fotosintéticamente activa, asimilación de CO_2 (A), conductancia foliar (Gs), transpiración (E) y potencial hídrico foliar (Ψ_f). Además, se realizaron curvas presión-volumen, determinación del contenido de nitrógeno foliar y contenido de clorofila.

A pesar de las diferencias entre los sustratos de epífitas y terrestres, el periodo de sequía afectó de la misma manera a las tasas de Gs y E en las tres plantas, mostrando una importante reducción de estas variables en el periodo seco. *A. nymphaeifolium* epífita presentó tasas de Gs y E ligeramente menores que la forma terrestre, así como Ψ_f más negativos, sobre todo en el periodo seco. En esta planta el control estomático fue mayor, y estuvo mediado principalmente por Ψ_f , mientras que en *A. nymphaeifolium* terrestre Gs fue débilmente influenciada por los cambios en el DPV. *P. fraxinifolium* presentó las mayores tasas de Gs y E, y los Ψ_f más negativos, lo que indica que es más tolerante al déficit hídrico, y en esta planta la apertura estomática es controlada débilmente por Ψ_f y por el DPV. Las tres plantas presentaron ajuste osmótico durante el periodo seco, sin embargo, la capacidad de ajuste osmótico fue superior en las epífitas. Las principales diferencias entre *A. nymphaeifolium* epífita y terrestre, fueron el resultado de las diferencias en el ambiente de luz. *A. nymphaeifolium* epífita presentó mayores tasas de A, punto de saturación de luz dos veces mayor, y menor contenido de clorofila que la planta terrestre, lo que indica que está adaptada a un ambiente con mayor cantidad de luz. En las tres plantas, la respuesta fotosintética frente a la radiación, disminuyó en el periodo seco debido al estrés hídrico, sin embargo, en promedio las tasas fotosintéticas se mantuvieron similares, o aumentaron en el periodo seco en el caso de *A. nymphaeifolium* terrestre, debido a la mayor cantidad de luz recibida. La disminución de la respuesta fotosintética, no parece estar relacionada con la disminución de la conductancia foliar, ya que la relación entre la concentración de CO_2 interno y ambiental (ci/ca), presenta solo una ligera disminución en el periodo seco.

SUMMMARY

Epiphytes are one of the cloud forest's main botanical elements. In such an ecosystem, the dry season may affect terrestrial species, but not in the same way as it affects epiphytes whose substrate may be limited to humus accumulated on the tree branches. For the epiphytes, water availability decreases faster than in plants growing on soil. This work focuses on the study of water and carbon balance between two species of epiphytes. Also, a comparison between epiphytic and terrestrial forms of one species was carried out. The study was done during a period where differences in water availability were observed. The studied species were : the hemiepiphytic *Anthurium nymphaeifolium* and the epiphytic fern *Polypodium fraxinifolium*. Daily courses of air, temeprature and humidity, P.A.R., CO₂ assimilation (A), leaf conductance (Gs), transpiration (E) and leaf water potential (Ψ_f) were carried out. Pressure-volume curves and determination of leaf nitrogen and chlorophyll content were also done.

In spite of substrate differences between epiphytic and terrestrial species, Gs and E significantly decreases during the dry season affecting all studied species. In its epiphytic growth form, *A. nymphaeifolium* showed slightly lower Gs and E rates compared to the terrestrial form, probably due to more negative Ψ_f . The terrestrial *A. nymphaeifolium* was more influenced by changes in VPD. *P. fraxinifolium* showed highest Gs and E rates, together with lower Ψ_f . This indicates that this species is more tolerant to low water availability. Stomatal activity is controlled by both Ψ_f and VPD. All three species showed osmotic adjustment during the dry season, with a greater capacity to adjust in the epiphytes. Main differences between epiphytic and terrestrial *A. nymphaeifolium* were observed in terms of light saturation point, and lower chlorophyll content compared to the terrestrial plant. This indicates that *A. nymphaeifolium* is best suited to high light environments. The photosynthetic response to PAR decreased in all three plants during the dry period, due to water stress. However, mean photosynthetic rates were similar, or increased in the case of the terrestrial *A. nymphaeifolium* due to an increase in light availability. The decrease in photosynthetic response to PAR was not related to a decrease in leaf conductance since the relation between internal CO₂ and environmental CO₂ concentrations (C_i/C_a) showed a very slight decrease during the dry period.

LISTA DE FIGURAS.

Figura	Página
1.- Ubicación del sitio de estudio.....	16
2.- Climadiagrama de la Mucuy	17
3.- Diagrama del sistema de intercambio de gases	22
4.- Diagrama de una curva presión-volumen típica	28
5.- Variación mensual de la precipitación durante el lapso de medición (años 94-95).....	32
6.- Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>P. fraxinifolium</i> en la época húmeda y seca	34
7.- Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>A. nymphaeifolium</i> epífita en la época húmeda y seca	35
8.- Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>A. nymphaeifolium</i> terrestres en la época húmeda y seca	36
9.- Valores promedio para la estación húmeda (EH) y seca (ES) de las variables de respuestas de las plantas para <i>P. fraxinifolium</i>	39
10.- Valores promedio para la estación húmeda (EH) y seca (ES) de las	

variables de respuestas de las plantas para <i>A. nymphaeifolium</i> epífita.....	40
11.- Valores promedio para la estación húmeda (EH) y seca (ES) de las variables de respuestas de las plantas para <i>A. nymphaeifolium</i> terrestre..	41
12.- Variación mensual de la conductancia foliar en <i>P. fraxinifolium</i> , <i>A. nymphaeifolium</i> epífita y terrestre.....	42
13.- Relación entre la transpiración (E) y la conductancia foliar (Gs) en <i>P. fraxinifolium</i>	44
14.- Relación entre la transpiración (E) y la conductancia foliar (Gs) en <i>A. nymphaeifolium</i> epífita	45
15.- Relación entre la transpiración (E) y la conductancia foliar (Gs) en <i>A. nymphaeifolium</i> terrestre	46
16.- Variación mensual de la transpiración en <i>P. fraxinifolium</i> , <i>A. nymphaeifolium</i> epífita y terrestre.....	47
17.- Variación mensual de la asimilación en <i>P. fraxinifolium</i> , <i>A. nymphaeifolium</i> epífita y terrestre.....	50
18.- Variación mensual del potencial hídrico foliar en <i>P. fraxinifolium</i> , <i>A. nymphaeifolium</i> epífita y terrestre.....	53
19.- Variación mensual del potencial osmótico de saturación en <i>P. fraxinifolium</i> , <i>A. nymphaeifolium</i> epífita y terrestre.....	55

20.- Variación mensual del potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor de saturación en <i>P. fraxinifolium</i> , <i>A. nymphaeifolium</i> epífita y terrestre.....	56
21.- Variación mensual de la capacidad de ajuste osmótico (Ψ^{100} - Y^o) en <i>P. fraxinifolium</i> , <i>A. nymphaeifolium</i> epífita y terrestre.....	57
22.- Relación entre la conductancia foliar (Gs) y la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV) en <i>P. fraxinifolium</i> , <i>A. nymphaeifolium</i> epífita y terrestre.....	59
23.- Relación entre la conductancia (Gs) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f) en <i>P. fraxinifolium</i>	60
24.- Relación entre la conductancia (Gs) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f) en <i>A. nymphaeifolium</i> epífita.....	61
25.- Relación entre la conductancia (Gs) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f) en <i>A. nymphaeifolium</i> terrestre.....	62
26.- Relación entre la tasa de asimilación de CO ₂ (A) y la radiación fotosintéticamente activa para <i>P. fraxinifolium</i>	64
27.- Relación entre la tasa de asimilación de CO ₂ (A) y la radiación fotosintéticamente activa para <i>A. nymphaeifolium</i> epífita.....	65

28.- Relación entre la tasa de asimilación de CO ₂ (A) y la radiación fotosintéticamente activa para <i>A. nymphaeifolium</i> terrestre.....	65
29.- Variación mensual del contenido de nitrógeno foliar en <i>P. fraxinifolium</i>	67
30.- Variación mensual del contenido de nitrógeno foliar en <i>A. nymphaeifolium</i> epífita.....	68
31.- Variación mensual del contenido de nitrógeno foliar en <i>A. nymphaeifolium</i> terrestre.....	69
32.- Relación entre la tasa de asimilación (A) y la conductancia foliar (Gs) para <i>P. fraxinifolium</i>	89
33.- Relación entre la tasa de asimilación (A) y la conductancia foliar (Gs) para <i>A. nymphaeifolium</i> epífita.....	90
34.- Relación entre la tasa de asimilación (A) y la conductancia foliar (Gs) para <i>A. nymphaeifolium</i> terrestre.....	91

LISTA DE TABLAS.

Tabla	Página
1 Eficiencia de uso de agua (EUA) y Eficiencia intrínseca de uso de agua (EIUA)	51
2 Contenido de clorofila.....	70

INTRODUCCIÓN

Las selvas nubladas son ecosistemas muy particulares, que se caracterizan por la frecuente presencia de nubes o neblinas a nivel de la vegetación, recibiendo así una cantidad adicional de humedad por medio de la condensación de gotas de agua, lo que se denomina precipitación horizontal. Pero al mismo tiempo, la persistencia de nubes influye en la interacción con la atmósfera, reduciendo la radiación solar y el déficit de vapor (Hamilton *et al*, 1993)

El arreglo espacial de la vegetación en las selvas nubladas está caracterizado por una estructura de múltiples estratos, donde los principales elementos que se encuentran son los árboles del dosel, leñosas y las hierbas del sotobosque, soportando todas las especies, pero en particular las del dosel, una alta densidad y diversidad de epífitas (Ataroff, 1994). La actividad biótica, por sí misma, determina gradientes de los parámetros ambientales, entre el suelo y la parte superior del dosel en los densos bosques lluviosos (Lüttge, 1989). Como una consecuencia obvia de la estructura del bosque, la humedad incrementa desde el dosel superior hacia el piso del bosque, además la velocidad del viento disminuye y la temperatura del aire muestra menores variaciones diarias y estacionales (Medina, 1986 b; Klüge *et al*, 1989). Otro importante factor que varía a lo largo de los estratos del bosque es la concentración de CO₂, la cual incrementa en el piso del bosque, como una consecuencia de las altas tasas de respiración del suelo, y de su restricción para desplazarse desde el suelo (Medina, 1986b; Lüttge, 1989)

La estructura multiestratificada del bosque determina un ambiente de luz muy complejo. Existe un perfil vertical de intensidad de radiación, que consiste en la reducción exponencial de la cantidad de luz que llega al piso del bosque, alcanzando valores que oscilan entre el 0.1 y 1.9 % del total de la radiación que se recibe en el dosel superior (Chazdon y Fetcher, 1984). En los estratos inferiores del bosque, los flecos de luz cumplen un rol muy importante como entrada de energía para la fotosíntesis, constituyendo, en algunos casos, más del 80% de la radiación recibida por las plantas, con intensidades que oscilan entre el 10 y el 70% de máxima luz solar (Chazdon y Fetcher, 1984; Evans, 1966; Grubb y Whitmore, 1967; Kirschbaum y Pearcy, 1988; Kirschbaum, 1988; citados en Lüttge, 1989).

Quizás la característica más extraordinaria de las selvas nubladas, sea la alta presencia de epífitas (Medina, 1986b). Las epífitas son responsables de mucha de la biodiversidad que hacen de estos bosques unos de los ecosistemas más complejos de la tierra (Gentry y Dodson, 1987 citados en Benzing, 1990). Su abundancia es más pronunciada en los bosques de montaña, especialmente en las selvas nubladas, donde encuentran el hábitat óptimo para su desarrollo, y por lo tanto es aquí donde presentan su mayor densidad y diversidad. Se piensa que su abundancia está relacionada con la precipitación horizontal en combinación con la alta humedad relativa predominante a nivel microclimático (Grubb y Whitmore, 1966; citado en Stadtmüller, 1987). Su ocurrencia en los sitios más secos es menos común, sin embargo no necesariamente son poco abundantes (Benzing, 1990).

Alrededor del 10% de las plantas vasculares son epífitas y pueden constituir la tercera parte e incluso más del 50% del total de la flora vascular en algunos bosques pluviales neotropicales y sus efectos en la dinámica del bosque son de extraordinaria importancia. La biomasa foliar (y por lo tanto la capacidad fotosintética) de las epífitas, vasculares y no vasculares, puede igualar e incluso sobrepasar la de los porófitos. Ellas desempeñan un importante rol hidrológico dentro del ecosistema, debido a su capacidad de interceptar y retener agua proveniente de la precipitación horizontal. Además proporcionan refugio y alimento a gran cantidad de la fauna, incluyendo la mayoría de las especies de insectos que habitan el planeta. (Benzing, 1990)

Se consideran plantas epífitas aquellas que crecen sobre otros árboles y sus raíces no tienen contacto con el suelo. El epifitismo no establece relaciones metabólicas entre la epífita (visitante) y el porófito (huésped) como las de simbiosis o parasitismo. Sin embargo el epifitismo se identifica como parasitismo del espacio, ya que el fuerte o pesado crecimiento de epífitas puede afectar al porófito, compitiendo por luz o imponiendo estrés mecánico (Lüttge, 1989).

Se sostiene ampliamente que la fuerte competencia por luz ha sido el principal factor que ha dirigido la evolución de las epífitas vasculares (Klüge *et al*, 1989). Ascender el dosel en busca de sitios más iluminados, y perder el contacto de sus raíces con el suelo, implicó una gran restricción en cuanto al balance hídrico. La mayoría de los autores coinciden en que la disponibilidad de agua parece ser el factor más importante que limita el desarrollo de las epífitas, constituyendo la mayor barrera para su crecimiento y supervivencia.

Las epífitas solo pueden adquirir agua durante o inmediatamente después de la lluvia, o absorbiendo el rocío durante la noche o por medio de la precipitación horizontal (Goh y Klüge, 1989; Klüge *et al*, 1989). Es por eso que su mayor abundancia es en sitios en donde la alta humedad, las demandas evaporativas y las pérdidas por transpiración son bajas, y donde la frecuente y abundante lluvia permite un rápido reemplazo de las pérdidas de agua (Klüge *et al*, 1989. Para las epífitas solo una pequeña cantidad de precipitación es suficiente para saturar sus requerimientos hídricos. Pero si estas no pueden almacenar grandes cantidades de agua en sus tejidos requieren de un frecuente reabastecimiento (Medina, 1989b).

A pesar de la alta humedad que caracteriza las selvas nubladas, los periodos de sequía pueden ser más comunes de lo que se asume corrientemente (García, 1992). Aunque estos periodos entre lluvias no representan un mayor problema para las plantas terrestres, ya que poseen un abastecimiento más continuo de agua porque en el suelo la disponibilidad disminuye muy lentamente; en las epífitas el sustrato puede estar limitado al humus que se acumula en las ramas de los árboles, donde la disponibilidad de agua disminuye rápidamente, por lo tanto ellas están en riesgo de sufrir de estrés hídrico, y requieren de adaptaciones ecológicas para evadir o reducir este estrés que puede ser el resultado de una deficiencia temporal de agua.

Las epífitas presentan diferentes tipos de adaptaciones fisiológicas y morfológicas que les han permitido conquistar este hábitat, ellas exhiben varios mecanismos, algunos de ellos únicos, para contrarrestar la sequía y adquirir iones esenciales, cuya especialización no ha sido superada en el reino vegetal, lo que sugiere que éstas plantas

han estado bajo fuerte presión selectiva. Sin embargo en muchos casos, las características entre plantas epífitas y terrestres se solapan ampliamente, así como importantes aspectos de su hábitat (Benzing, 1990).

Son muy pocas las características comunes que poseen las, aproximadamente, 25.000 especies de epífitas que existen. Entre los grupos con el mayor número de representantes epífitos se encuentran los helechos, y tres familias de monocotiledóneas: las orquídeas como el grupo más exitoso en la colonización de hábitats epifíticos; las Bromeliaceas, en donde casi la mitad de sus miembros son epífitas y las Aráceas especialmente los géneros *Anthurium* y *Philodendron*. Generalmente, las epífitas Angiospermas se concentran en familias consideradas avanzadas en términos de morfología reproductiva, siendo igual para los helechos pero con algunas excepciones.(Benzing, 1990).

Los helechos epífitos presentan dos tipos principales de adaptaciones. Un tipo lo representan los helechos nidos que colectan humus alrededor de las raíces, y el otro grupo lo conforman aquellos que pueden tolerar una sequía temporal por adaptaciones morfológicas (gruesas cutículas y pubescencia), y metabólicas que les permiten prevenir excesivas pérdidas transpiratorias (Klüge *et al*, 1989). La principal característica entre las orquídeas epífitas es la presencia de tejidos almacenadores de agua, tanto en hojas como en tallos, además de otras adaptaciones anatómicas que les ayudan a conservar agua (Goh y Klüge, 1989). Las principales adaptaciones en las bromelias son la disposición arrosetada de las hojas formando tanques recolectores de agua y la presencia de tricomas especializados en la absorción de agua y nutrientes (Benzing, 1989; Smith, 1989).

En las aráceas, al contrario de las bromelias y las orquideas, el epifitismo no es ni avanzado ni versátil. La forma epífita de las Aráceas se basa, principalmente, en dos tipos de adaptaciones: retención de humus en sus raíces y el hemiepifitismo secundario. Las hemiepífitas secundarias, comienzan su ciclo de vida creciendo como plantas terrestres, y se convierten en epífitas cuando consiguen adherirse perfectamente a un árbol y pierden sus antiguas raíces y tallos trepadores (Benzing, 1989).

Además de las características anatómicas y fisiológicas que le permiten evadir el estrés hídrico, está el hecho de que un gran número de epífitas utiliza la vía fotosintética CAM, con una mayor eficiencia de uso de agua, preferentemente sobre la vía C₃, mientras que no existen o no se han reportado casos de plantas C₄, lo que puede estar relacionado con la optimización de costos de la inversión en epifitismo en relación a los beneficios (Lüttge, 1989).

La distribución de las epífitas vasculares con distintas vías fotosintéticas en varios niveles del bosque o en diferentes bosques que reciben diferentes montos de lluvia, es el resultado de un compromiso ecológico entre los requerimientos por altas radiaciones y el suministro de agua (Medina, 1986b). Las plantas que se encuentran en los sitios más expuestos, o plantas de sol, son generalmente plantas CAM, o tienen fuentes accesorias de humedad. Las especies adaptadas a los micrositos más húmedos son C₃, asimilan vigorosamente pero están sujetas a los fluctuantes suministros de humedad, por lo que pueden presentar hojas xeromórficas, reducción del tallo, mecanismos para almacenar agua, ser poikilohídricas o deciduas (Benzing, 1990; Zotz y Winter, 1994a).

Ya que el balance de carbono integra muchas funciones de la planta, proporciona una herramienta conceptual muy útil así como una aproximación práctica para conocer el funcionamiento de una planta en un ambiente en particular (Percy *et al*, 1987). Las mediciones de CO₂ proporcionan no sólo un valor instantáneo de productividad, sino también una prueba *in vivo* de las limitaciones de la asimilación fotosintética, permitiendo una valoración cuantitativa de los efectos de las variables ambientales en los diferentes pasos en la vía de difusión (Long, 1985).

Numerosos factores pueden afectar a la fotosíntesis y el intercambio de gases a nivel de las hojas. En el caso de las epífitas, se podrían mencionar como los principales limitantes el estrés lumínico producido por la baja radiación y a su variabilidad por debajo del dosel; y como ya se ha descrito anteriormente el estrés hídrico y de nutrientes. De estas variables ambientales la luz y el agua son fundamentales para el proceso fotosintético; mientras que el agua es más importante por sus efectos indirectos en el intercambio de CO₂ que cualquier limitación directa, ya que es el medio de todos los procesos metabólicos (Long, 1985).

A largo plazo (días y semanas), el intercambio de dióxido de carbono y de vapor de agua entre la planta y la atmósfera están controlados por cambios en el área foliar y por el desarrollo del aparato fotosintético en el mesófilo de la hoja, y a corto plazo (horas a días) por el ajuste de la capacidad fotosintética y cambios en la apertura estomática. La regulación del intercambio de gases es importante para el funcionamiento de la planta en el campo, porque mantiene el crecimiento, sin desecación, en una atmósfera en cuyo gradiente para la toma de CO₂ entre el aire ambiental y los espacios intercelulares es de

0.1 mPaPa^{-1} , mientras que el gradiente en la concentración de vapor de agua entre un tejido vivo hidratado y la atmósfera es para la mayoría de las situaciones mayor de 10 mPaPa^{-1} (Schulze, 1986).

Los estomas deben balancear la necesidad de la hoja de permitir la entrada de CO_2 para la fotosíntesis, mientras que limitan las pérdidas transpiratorias de vapor de agua. Este compromiso es efectivo si las condiciones que favorecen la rápida asimilación tienden a elevar la conductancia estomática y aquellas que favorecen la rápida transpiración tienden a disminuirla (Long, 1985).

Las tres respuestas más importantes de los estomas que permiten explicar el intercambio de gases bajo condiciones de sequía son:

a) Una respuesta directa (feedforward) a la diferencia en la fracción molar de vapor de agua entre la hoja y el aire. b) Una respuesta indirecta (feedback) vía el estatus hídrico de la hoja por el cual se produce un cierre de los estomas cuando el turgor se hace cero en el mesófilo. c) Una respuesta al funcionamiento de la raíz mediado probablemente por el ácido abscísico, de acuerdo al estatus hídrico del suelo. La respuesta al estatus hídrico del suelo es difícil de separar de la del estatus hídrico foliar ya que estos pueden cambiar paralelamente (Farquhar y Sharkey, 1982; Schulze y Hall, 1982; Schulze, 1986).

A medida que avanza el estrés hídrico, la tasa de asimilación, generalmente, disminuye en, virtualmente, la misma proporción que la tasa de transpiración (o la conductancia foliar) (Farquhar *et al*, 1989). La disminución de la tasa de asimilación a medida que decrece el potencial hídrico, proviene de efectos simultáneos sobre la conductancia en fase gaseosa (conductancia estomática) y sobre la conductancia del

mesófilo. Generalmente una disminución de la conductancia en la fase gaseosa precede a la de la conductancia mesofilar (Long, 1985). Sin embargo, se ha hipotetizado que no es la conductancia estomática la que influye sobre la tasa de asimilación de CO₂, sino más bien la capacidad de los cloroplastos de fijar CO₂ en el mesófilo, la que influye sobre la apertura y cierre estomático (Wong *et al*, 1979 citado en Rada, 1993)

La conductancia del mesófilo, o interna, es difícil de interpretar puesto que su magnitud está determinada por procesos completamente separados, tanto de transporte en fase líquida a los sitios de carboxilación, como por componentes enzimáticos que dependen de la actividad de procesos bioquímicos y fotoquímicos, cuya importancia relativa está determinada por las condiciones ambientales. Existen numerosas evidencias de que procesos dentro del mesófilo constituyen la principal limitación de la fotosíntesis. (Farquhar y Sharkey, 1982; Long, 1985)

El potencial químico del agua afecta la fotosíntesis sólo cuando la deshidratación es muy extrema (Schulze, 1986). El potencial hídrico al cual se produce la inhibición de la asimilación fotosintética de CO₂, varía considerablemente entre especies (Long, 1985). Existen evidencias de que el metabolismo de la planta no responde directamente al potencial hídrico *per se* sino más bien a factores que varían concertadamente con éste tales como el turgor. Se ha demostrado que la fotosíntesis es sensible a cambios en la presión osmótica y del volumen celular. Por otro lado la humedad del aire y el estatus hídrico del suelo pueden actuar sobre la asimilación por un proceso independiente de la apertura estomática y que aún se desconoce (Schulze, 1986).

Recientes revisiones sobre nutrición mineral en plantas naturales no mencionan a las epífitas (Chapin, 1980). Los pocos trabajos existentes sobre este tema no son concluyentes en relación a la existencia o no de un estrés nutricional en epífitas, ya que existen evidencias que apoyan ambas suposiciones. En tal sentido es más adecuado aceptar que existe una gran variedad de estatus nutricionales entre las epífitas, así como en las plantas terrestres, los cuales son reflejo de la gran variabilidad tanto en tiempo como en espacio de los recursos nutricionales dentro del dosel. Por un lado los iones en solución dentro del dosel no están uniformemente distribuidos, generalmente diluidos, y solo esporádicamente disponibles especialmente en los sitios más secos. Por otra parte, los sustratos de las epífitas son generalmente más acido-orgánicos que los de la flora terrestre (Benzing, 1990). Putz y Holbrook (1986) encontraron en humus de epífitas del género *Ficus*, concentraciones de nitrógeno cinco veces superiores y de fósforo diez veces superiores que las del suelo.

Algunas de las causas de la naturaleza oligotrófica del sustrato de muchas epífitas incluyen 1) aridez que puede inhibir el funcionamiento de las raíces finas y obtener beneficios de microorganismos 2) sustrato muy superficial y 3) Los fluidos del dosel que pueden lavar las secreciones de las raíces, que para algunas plantas terrestres pueden ayudar a la absorción. El eutrofismo, probablemente, es más común en las epífitas de lo que se piensa, considerando su carencia de contacto con el suelo (Benzing, 1990).

Por ser las epífitas uno de los principales elementos florísticos de las selvas nubladas, cumplen un importante papel dentro de la dinámica de la comunidad. Sin embargo, ellas conforman un grupo de plantas poco estudiado en todos sus aspectos, por

que con este trabajo se pretende aportar información para el conocimiento de su ecofisiología, y además contribuir al entendimiento de las características que han permitido la colonización de estos habitats. En este estudio, además analizamos los cambios fisiológicos asociados con la transición desde la fase terrestre hacia la epífita en plantas hemiepífitas.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Comparar el balance hídrico y de carbono en especies de plantas epífitas y hemiepífitas, que crecen en una selva nublada, a lo largo de un periodo en el cual existen diferencias en la disponibilidad de agua dentro del sistema (época húmeda-época seca).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Estudiar las diferencias en el balance hídrico e intercambio de gases en individuos de una especie en dos fases como epífita y como terrestre.

Estudiar los efectos que pueden tener las diferencias en el comportamiento hídrico, principalmente el control estomático, entre plantas epífitas y hemiepífitas, sobre la asimilación de CO₂.

Estudiar el contenido de nitrógeno en dos especies de plantas epífitas y compararlo con plantas que crecen a nivel del suelo.

HIPOTESIS

HIPOTESIS GENERAL 1

Las plantas hemiepífitas que presentan formas de crecimiento diferentes dentro de la selva, por ejemplo una epífita y una a nivel del suelo como terrestre, mostrarán diferencias en el balance hídrico y en el intercambio de gases debido a las diferencias en los microambientes donde se encuentran.

HIPOTESIS ESPECÍFICAS

Teniendo las plantas epífitas una disponibilidad de agua limitada, debido al sustrato sobre el cual crecen, la sequía debe afectarlas en mayor grado que a las plantas terrestres. El control estomático debe jugar un papel más importante en las primeras para poder mantener un estado hídrico favorable.

Al tener la forma epífita un mayor control estomático (disminución de la conductancia foliar), en la época seca las tasas de asimilación serán menores que en las formas terrestres, debido a una mayor restricción en la incorporación de CO₂.

Al comparar plantas de una misma especie que crecen como epífitas y como terrestres, el contenido de nitrógeno debe ser menor en las primeras debido al menor volumen de sustrato que pueden explorar las raíces, y por lo tanto a las limitaciones hídricas que deben afectar el proceso de absorción de los nutrientes en el mismo.

HIPOTESIS GENERAL 2.

El intercambio de gases y el balance hídrico, deben mostrar diferencias importantes al comparar entre distintas familias de epífitas con distintas historias evolutivas y/o con diferentes características morfológicas.

HIPOTESIS ESPECIFICAS

Los helechos, forma de vida más primitiva que las angiospermas, por tener una menor eficiencia en el transporte de agua, así como también un menor control estomático, deben ser más tolerantes al estrés hídrico que plantas más evolucionadas de la familia Araceae.

MATERIALES Y MÉTODOS

SITIO DE ESTUDIO.

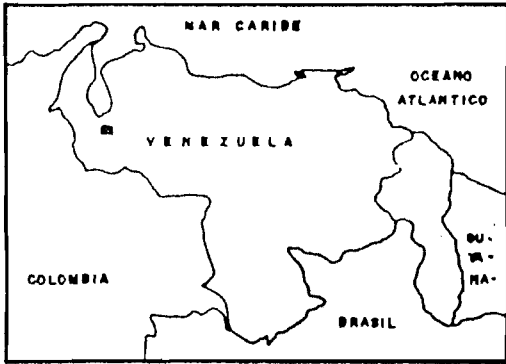
El sitio de estudio se ubica en la Cordillera de Los Andes, en el Parque Nacional Sierra Nevada, en la zona de La Mucuy (08° 37' 50'' N y 70° 2' 50'' O) (Fig. 1), a una altitud de 2300 msnm aproximadamente.

Clima

La Mucuy presenta una precipitación media anual de 2292.1 mm, que se distribuye de acuerdo a un régimen tetraestacional, presentándose las menores precipitaciones en el periodo entre Diciembre y Marzo. Sin embargo, tal como se observa en el climadiagrama de la figura 2, desde el punto de vista climático no existe déficit hídrico. La temperatura permanece relativamente constante durante todo el año, con un promedio de 13.58 °C.

Un factor climático de comprobada importancia para el mantenimiento de la selva nublada es la alta frecuencia de neblina así como la escasa insolación debido a altas nubosidades durante casi todo el año. Las neblinas son casi diarias, por lo que la humedad relativa se mantiene alta desde las primeras horas de la tarde, durante toda la noche, hasta la salida del sol (Sarmiento *et al*, 1971).

SITUACION RELATIVA NACIONAL .



SITUACION RELATIVA REGIONAL .

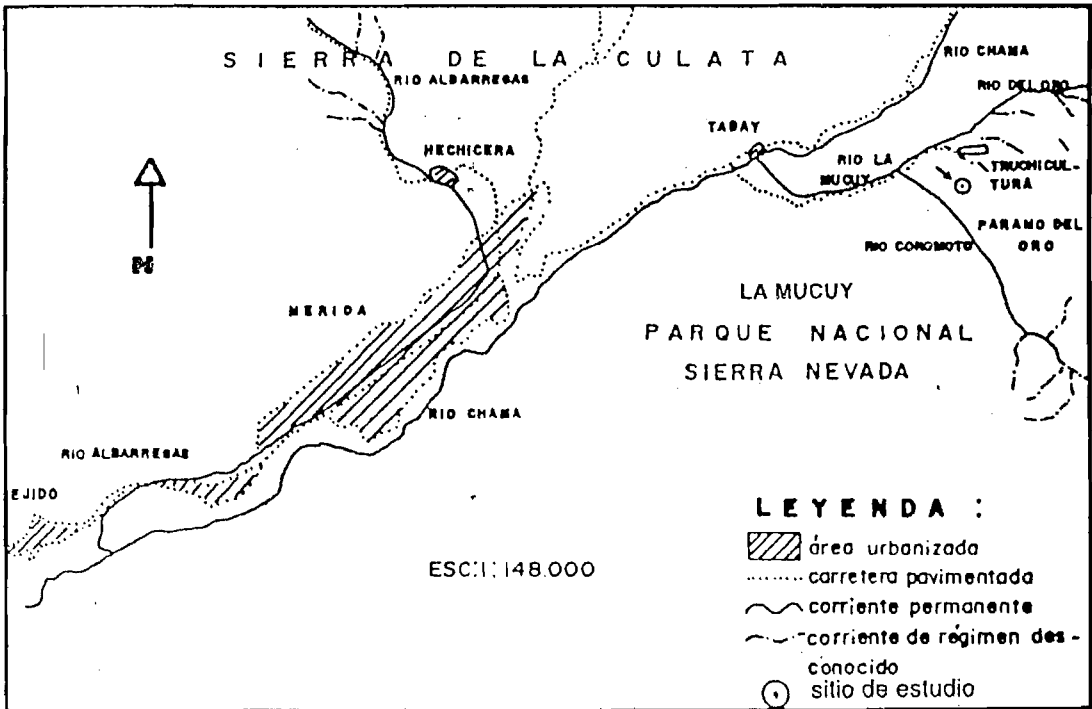
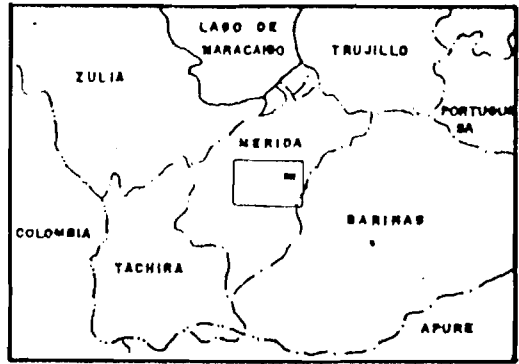


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio. (Tomado de: Chacón, 1995)

LA MUCUY

8°37'50"N
71°2'23"W

2300 m.s.n.m.
2292.1mm (pp anual)
13.58°C (temp. prom.)

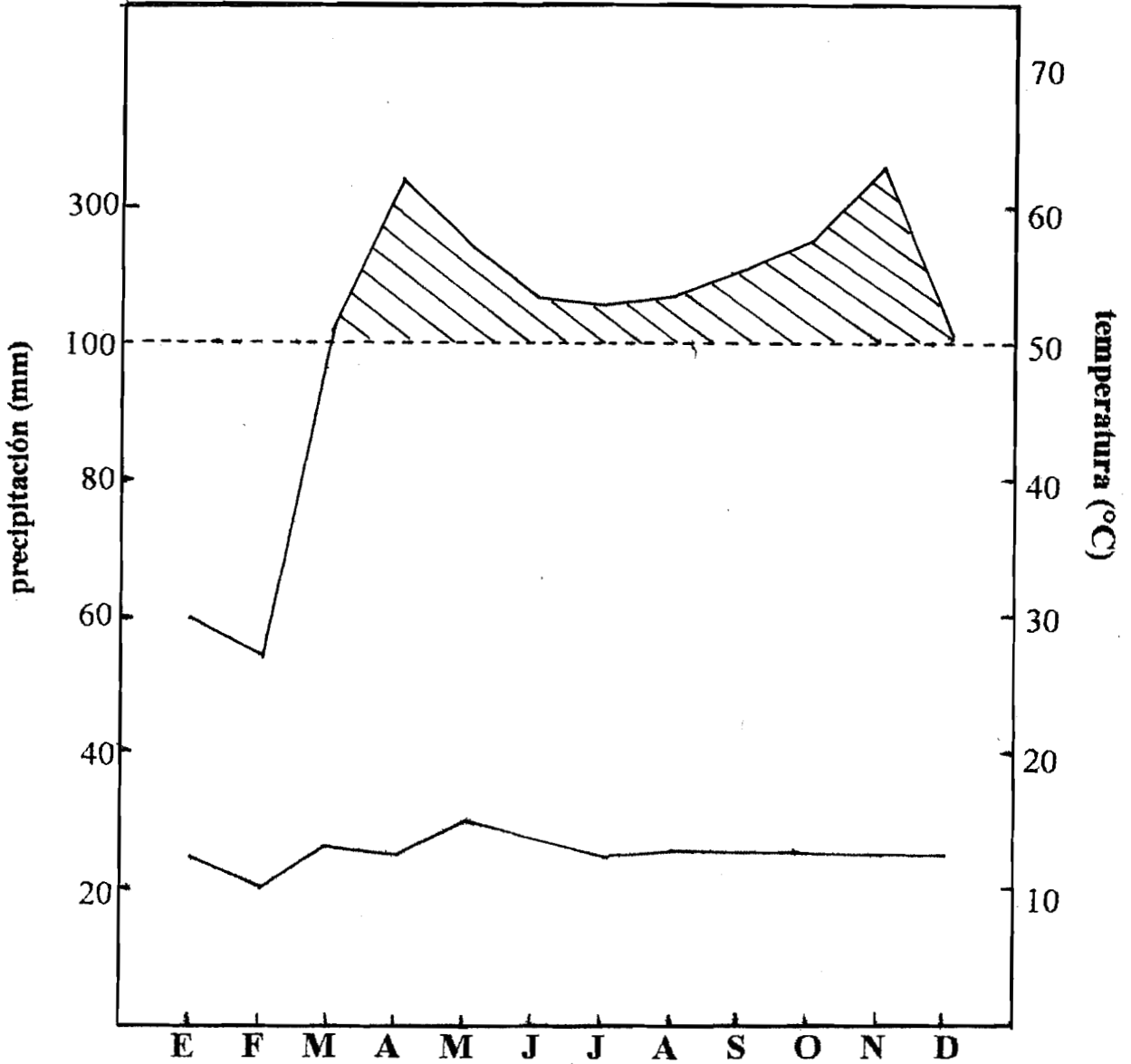


Figura 2. Climadiagrama del sitio de estudio (tomado de: Díaz, 1995)

Geología

Geológicamente el area de La Mucuy se encuentra dentro de la formación Sierra Nevada. La mayor parte del terreno esta ocupada por rocas metamórficas destacándose los gneises y esquistos con materiales componentes tales como: feldespato, biotita y moscobita. El material litológico que se encuentra en dicha zona es muy variado y está *in situ* de edad más antigua (Masini, 1977).

Vegetación

La selva nublada de alta montaña del valle de la Mucuy muestra las siguientes características generales: irregular y densa, de composición mixta, formada casi exclusivamente por árboles perennifolios (Lamprecht, 1954; Sarmiento *et al* 1971). Posee gran diversidad de especies entre las cuales predominan las Lauráceas, Mirtáceas, Euforbiáceas y Podocarpáceas, y la mayoría de las especies tienen típicamente carácter esciófito e higrófito. La selva posee dos o tres estratos, los árboles del estrato superior tienen, por lo general, copas anchas y alcanzan en condiciones óptimas alturas de 35 a 40 m. Los árboles de los pisos inferiores poseen copas pequeñas y, a menudo, deformadas debido a la fuerte competencia por el espacio y la luz. En el sotobosque se encuentra, con frecuencia, como especie muy característica el helecho negro, (*Cyathea* sp.), alcanzando alturas hasta 12 m y más. Una característica de gran

trascendencia práctica es la representación de la mayoría de las especies desde el sotobosque hasta el piso de árboles dominantes. A menudo los árboles se ven recargados con numerosas epífitas, orquidiáceas, bromeliáceas y otras (Lamprecht, 1954).

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

Polypodium fraxinifolium:

Helecho perteneciente a la familia Polypodiaceae. Este helecho epífito, también terrestre o trepador, polimorfo y eurióico. Frondes remotas, de 20 a 85 cm de alto, pinnadas, pecioladas; pinas de 2 a 16 en cada lado del raquis, oblongo lanceoladas, de consistencia cartácea (Vareschi, 1968).

Anthurium nymphaeifolium:

Planta hemiepífito secundaria perteneciente a la familia Aráceae. Posee hojas simples, enteras, de forma sagitada con el ápice acuminado y la base auriculada, pinnatinervadas, de textura membranácea, espata vistosa de color blanco o rosado al igual que el espádice. Las partes florales muestran gran variabilidad en el tamaño y coloración (Steyermark y Huber, 1978).

MEDICIONES EN EL CAMPO

Variables microclimáticas

a.-Radiación fotosintéticamente activa (RFA)

Durante los cursos de medición de intercambio de gases se midió la RFA (400-700 nm) utilizando el sensor cuántico de la cámara ADC-Parkinson

b.-Temperatura el aire (y temperatura foliar)

Se midieron con termopares de cobre-constatan unidos a un compensador electrónico (OMEGA MCJ) y este a un microvoltímetro digital (DATA PRECISION Corp.).

c.-Humedad relativa

Se utilizó un psicrómetro ventilado tipo Assman. Con las lecturas del termómetro seco y húmedo, se obtiene la humedad relativa ambiental mediante el empleo de tablas psicrométricas.

La diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (**DPV**) se calculó a través de la humedad ambiental y tablas de presión de vapor de saturación (Pearcy *et al*, 1989) utilizando la siguiente fórmula: $DPV = Ph - (Pa * HR/100)$

donde: P_h = presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja
(KPa)

P_a = presión de saturación de vapor a la temperatura del aire (KPa)

HR= humedad relativa (%)

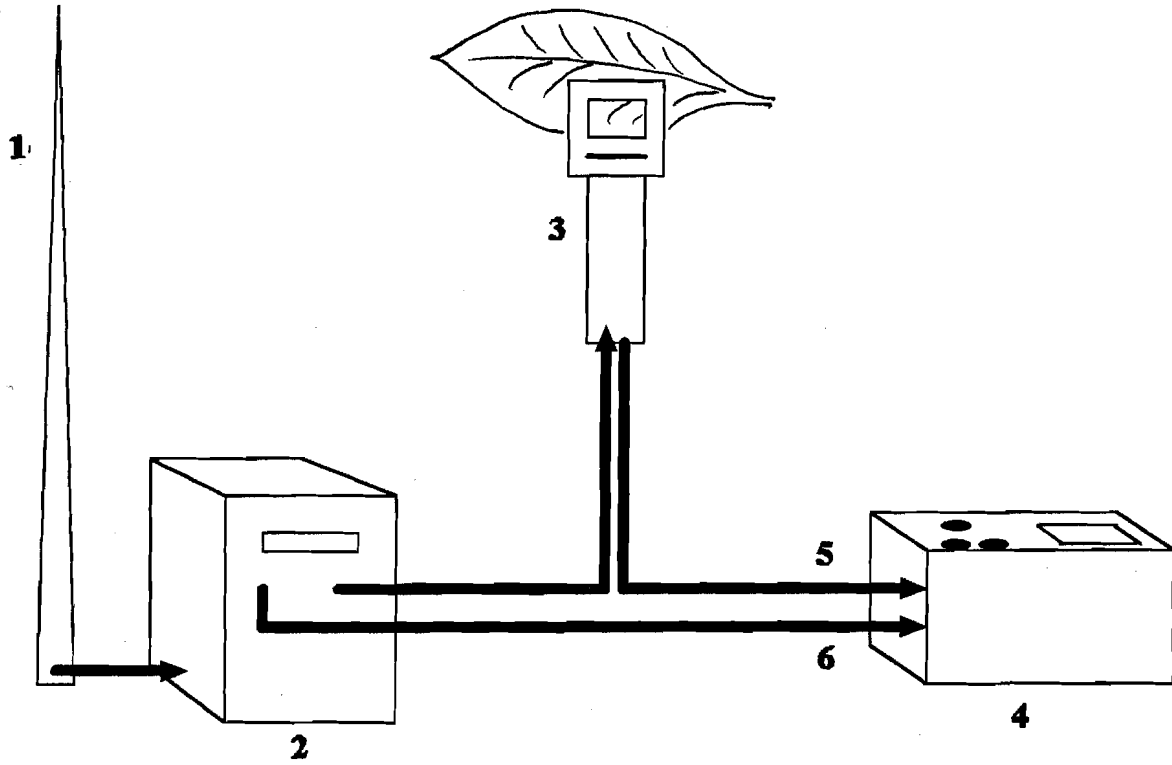
Variables de respuesta de las plantas.

a.-Conductancia foliar (G_s), transpiración y asimilación de CO_2 .

Las mediciones de intercambio de gases se realizaron con un sistema portátil, (sistema LCA - 2, The Analytical Development Co. Ltd., Hoddesdon, Herts, England), operado de “modo abierto”, el cual consiste de una cámara foliar , una unidad de suministro de aire y un analizador infrarrojo de gases (Fig. 3). La cámara foliar, dentro de la cual se encierra una porción de la hoja durante las mediciones, posee un sensor de humedad, un termistor para medir la temperatura del aire y un sensor cuántico para mediciones de radiación fotosintéticamente activa.

En el “modo abierto” el material foliar se coloca dentro de la cámara por la cual pasa un flujo de aire controlado, con concentraciones conocidas de vapor de agua y de dióxido de carbono. Las tasas de fotosíntesis, transpiración y conductancia, se

Figura 3.- Diagrama del sistema de intercambio de gases (sistema abierto).



- 1) Entrada de CO₂ ambiental (torre de 5 m)
- 2) Unidad de suministro de aire
- 3) Cámara de asimilación
- 4) Analizador infrarrojo de gases.
- 5) Entrada de aire de análisis.
- 6) Entrada de aire de referencia.

determinan a través de las tasas de flujo de aire, del área foliar encerrada dentro de la cámara y de las diferencias de concentraciones de vapor de agua y dióxido de carbono del aire que entra y sale de la cámara (referencia y análisis). Los cursos diarios de éstas variables se realizaron a intervalos de una o una y media hora, y se miden en 5 o 6 hojas pertenecientes a tres o más individuos.

Los cálculos de intercambio de gases se realizaron de acuerdo con von Caemmerer y Farquhar (1981). Se utilizó un factor de corrección dado por el fabricante del analizador (LCA- 2 ADC), en los cálculos finales del intercambio de gases, que toma en cuenta el efecto de dilución del vapor de agua transpiracional dentro de la cámara foliar.

Cálculo del intercambio de gases (Long y Hällgren, 1987).

1) Conversión de los flujos volumétricos o de masa en flujos de aire:

$$f = f_v / 1000 * 1 / 22.4 * 273.15 / (273.15 + T) * p / 101.3 * 1 / 60$$

donde: f = flujo molar de aire (mol s⁻¹).

f_v = flujo volumétrico de aire (cm³ min⁻¹).

22.4 = volumen en dm³ de un mol de aire en condiciones estándar de presión y temperatura.

T = temperatura registrada durante la medición (°C).

p = presión atmosférica durante la medición (KPa).

2) Cálculo del area foliar en m².

La cámara ADC-Parkinson utilizada, tiene un área de 6.25 cm².

3) Cálculo de la tasa de transpiración (E).

$$E = f / s * (x_o - x_e) / (1 - x_o)$$

donde: E= tasa de transpiración (mol m⁻² s⁻¹).

x_o= fracción molar de vapor de agua a la salida de la cámara (mol mol⁻¹)

x_e= fracción molar de vapor de agua a la entrada de la cámara (mol mol⁻¹)

s= tiempo en segundos

x_o y x_e son calculados de las presiones de vapor saturado (e_s) a la temperatura foliar

medida, dada la humedad relativa (HR): x_o= e_s * HR / (100 * p).

4) Cálculo de la tasa de asimilación (A).

La fórmula básica utilizada es la siguiente: A= f / s * dif. C

donde C= diferencia en las concentraciones de CO₂ entre los flujos de referencia y análisis (mol mol⁻¹).

Corrección por el incremento en el vapor de agua por transpiración de la hoja:

$$A = f / s * \text{dif. C} * [(1 - x_e) / (1 - x_o)]$$

5) Cálculo de la conductancia foliar (Gs).

$$G_s = E / (x_s, T_l - x_o)$$

donde: G_s= conductancia foliar (mol m⁻² s⁻¹)

x_s= fracción molar de vapor de agua a saturación. Aquí se asume que la hoja **este** saturada con el vapor de agua a la temperatura foliar existente T_l.

6) Cálculo de la concentración interna de CO₂:

$$C_i = C_o - (A * 1.6) / G_s.$$

donde: C_o= fracción molar de CO₂ en el aire que sale de la cámara foliar dado por (C_e - dif.C), entre las medidas de referencia y diferencial (μmol m⁻² s⁻¹).

1.6= relación de difusividad del CO₂ y el vapor de agua en el aire. La capa límite es ignorada en este cálculo simple.

h.- Potencial hídrico de la hoja.

Se realizaron cursos diarios de potenciales hídricos foliares, utilizando una **bomba** de presión de Scholander (PMS mod. 600). El principio de operación de **este** instrumento, consiste en introducir tallos cortados en una cámara hermética, a **los** cuales se les aplica una presión positiva de manera tal que se venza la presión **negativa** (tensión) de la columna de agua que se encuentra en el xilema o sistema de **conducción** de la planta. La presión de nitrógeno se controla mediante una válvula, **hasta** que sea lo suficiente como para hacer retornar la columna de agua a la

superficie cortada expuesta a la presión atmosférica, realizando la medición de la presión compensante en un manómetro integrado al aparato.

Las mediciones se realizaron en tres momentos del día, en la mañana, al mediodía y en la tarde, tomando tres hojas de individuos de cada planta.

MEDICIONES DE LABORATORIO

a.- Curvas Presión -Volumen.

Los componentes del potencial hídrico foliar: potencial osmótico de saturación ($\Psi\pi^{100}$), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ($\Psi\pi^0$), y contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRH^0) se determinaron mediante el método de curvas presión-volumen propuesto por Tyree y Hammel (1972).

En el campo se tomaron hojas de individuos de las tres plantas, y se colocaron en recipientes con agua, donde se recortó el extremo del peciolo para evitar la entrada de burbujas de aire al xilema. Los recipientes se cubrieron con bolsas de plástico para evitar pérdidas de agua por transpiración y se trasladaron al laboratorio donde se mantuvieron durante unas 16 a 18 horas en la oscuridad para permitir la completa saturación. A cada hoja ($n=3$) se le determinó el peso saturado (peso fresco), y se midió el potencial hídrico con la bomba de presión de Scholander, teniendo cuidado de desprezurar lentamente la cámara para evitar

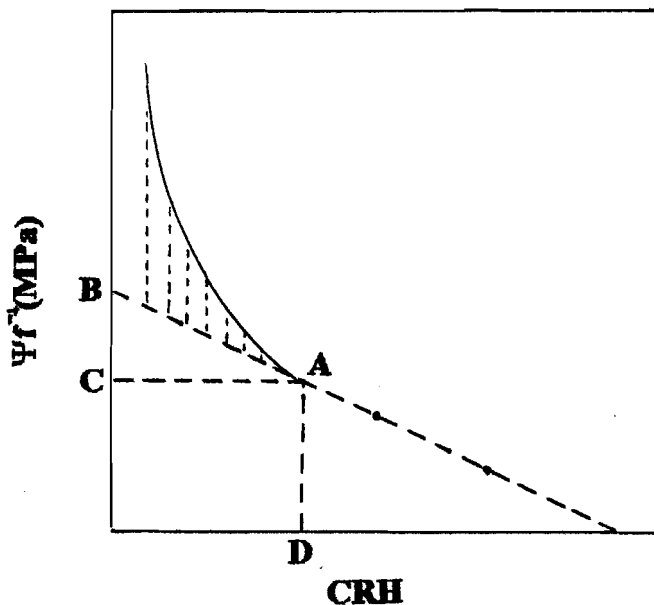
daño del tejido foliar. Luego se dejó a las hojas transpirar libremente, y a medida perdían agua se realizaron mediciones del potencial hídrico foliar y del peso fresco. Las primeras mediciones se realizaron a intervalos de 10 a 15 minutos. Luego el tiempo se incrementó de 30 minutos a 1 hora, en un lapso de aproximadamente 6 a 7 horas, hasta que los cambios en el potencial hídrico se hicieron muy pequeños. Las muestras se secaron en una estufa a 60°C hasta alcanzar peso constante, obteniendo así el peso seco y contenido de agua total de la muestra (volumen total = peso saturado - peso seco).

Se construyeron los gráficos de curvas presión-volumen, en donde se analizó la relación entre el inverso del potencial hídrico (Ψ_f^{-1}) y el contenido relativo de humedad correspondiente a un potencial hídrico dado.

Una curva presión volumen (Fig. 4) tiene dos fases: una curvilínea (exponencial negativa) correspondiente al componente de turgor, donde hay una rápida disminución del potencial de turgor (Ψ_p) a pequeñas pérdidas de agua, y una fase lineal correspondiente al componente osmótico, donde la muestra pierde una gran cantidad de agua a pequeñas disminuciones del potencial hídrico total. Haciendo un ajuste de la fase lineal de la curva a la ecuación de una recta de la forma $1/\Psi_f = a + b$ (CRH) se calcula el potencial osmótico de saturación Ψ_{π}^{100} cuando el contenido relativo de humedad es del 100%. El potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor Ψ_p^0 se estima subjetivamente seleccionando el valor de CRH correspondiente al punto donde la curva se hace lineal. Este valor de CRH en

el punto de pérdida de turgor (CRH°) se introduce en la ecuación de regresión, para determinar el valor de Ψ_p° .

Figura 4.- Diagrama de una curva presión - volumen típica



A= Punto de pérdida de turgor

B= Inverso del potencial osmótico de saturación

C= Inverso del potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor.

D= Contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor.

Las curvas presión volumen se realizaron en tres oportunidades durante la época húmeda y tres durante la seca, haciendo tres réplicas para cada planta

b.- Contenido de nitrógeno foliar.

Las determinaciones de nitrógeno total se realizaron por el método micro Kjeldahl, de digestión ácida, y titulación con HCL 0.01 N (Müller, 1961). Las cantidades medidas se expresaron en mg de N total/g de peso seco de muestra. Para estas determinaciones se tomaron muestras foliares en seis oportunidades tres en la época húmeda y tres en la seca.

c.- Contenido de clorofila foliar.

Para la medición del contenido de clorofila se tomaron discos de la lámina de la hoja y se colocaron en acetona al 80% (v/v). Luego de homogeneizar los tejidos, se procedió a centrifugar y filtrar tomándose 25 ml de filtrado para las determinaciones espectrofotométrica de clorofila por su absorbancia a 645 y 663 nm (Arnon, 1949).

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

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

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

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

donde: C_t , C_a y C_b son el contenido de clorofila total, a y b en mg/litro respectivamente, y D son los valores de absorbancia a las respectivas longitudes de onda obtenidas en el espectrofotómetro.

RESULTADOS

De los cursos diarios de medición de variables microclimáticas y de intercambio de gases, se escogieron tres representativos, de las épocas húmeda y seca, respectivamente (Fig. 6-8 y anexo N°1) para la descripción de los cursos diarios, el cálculo de promedios, y la realización de los gráficos de relaciones entre variables. Para la época húmeda se escogieron los cursos diarios del 21/10/94, 07/12/95 (que a pesar de ser un mes de la época seca, la precipitación y la humedad fueron bastante altas), y 03/10/95. Para la época seca fueron escogidos los cursos del 26/01/95, 15/02/95 y 21/02/95.

En general, se observan importantes diferencias entre los cursos diarios de una época y otra, debido a que los meses de enero y febrero fueron bastante secos, y en contraste, la precipitación fue bastante alta en los meses de la época húmeda, tal como se puede observar en la figura 5, que presenta la variación mensual de la precipitación durante al lapso de trabajo.

Condiciones microclimáticas muy particulares para cada día de medición que en parte son debidas a la heterogeneidad del ambiente del bosque y a la presencia de nubosidad, en ciertos días y en diferentes momentos del día, han dado como resultado que no se observen patrones regulares en cada época para las variables microclimáticas así como para las variables de respuesta de las plantas.

LA MUCUY



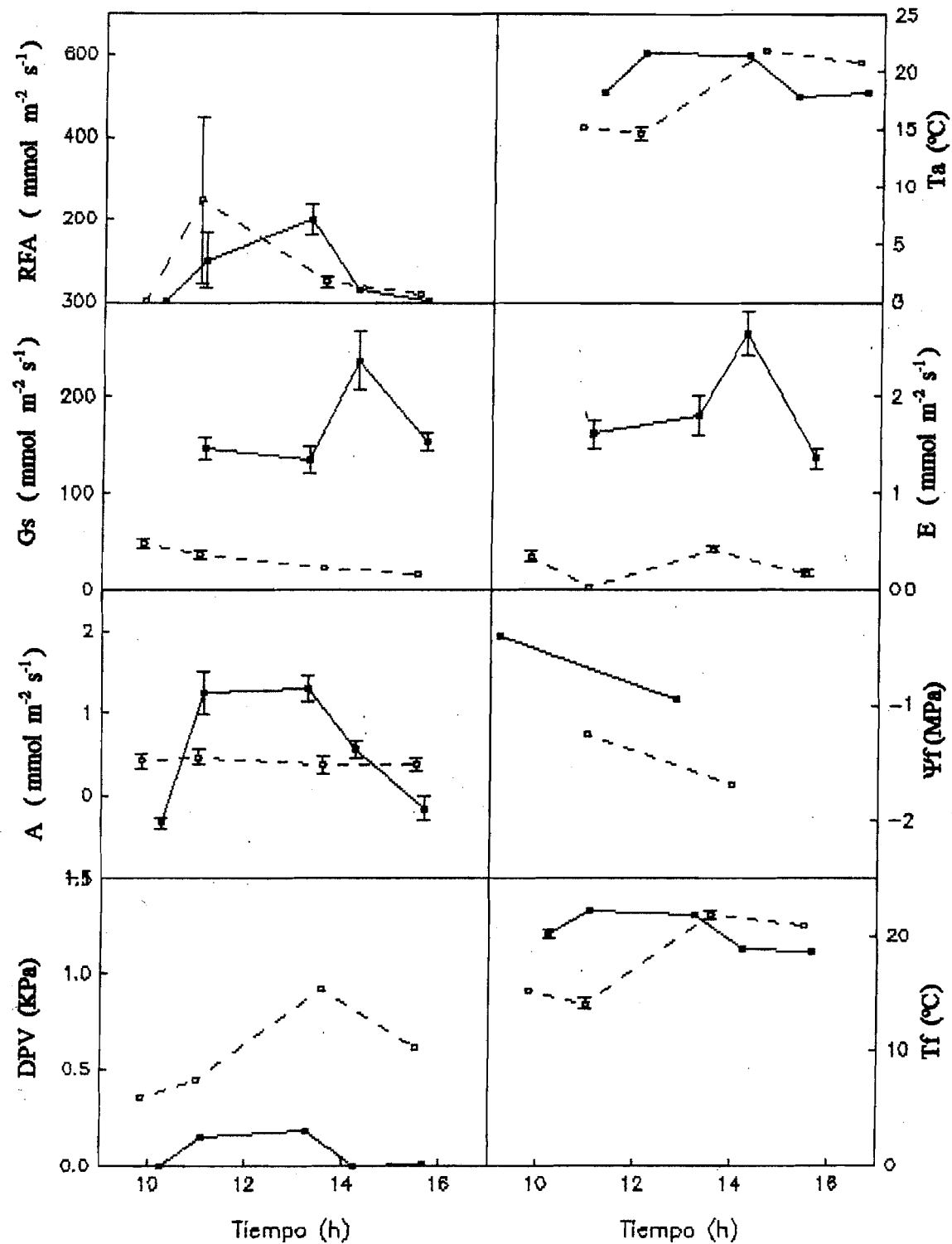
Figura 5.- Variación mensual de la precipitación durante el lapso de trabajo (años 94 -95).

DE LAS PLANTAS

En las figuras 6-8, se presentan las variaciones diarias promedio para la radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura del aire (T_a), conductancia foliar (G_f), transpiración (E), asimilación de CO_2 (A), potencial hídrico foliar (Ψ_f) diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV) y temperatura foliar (T_f), para *A. nymphaeifolium*, terrestre y epífita, y para *P. fraxinifolium*, correspondientes a la época húmeda (21/10/94) y seca (15/02/95).

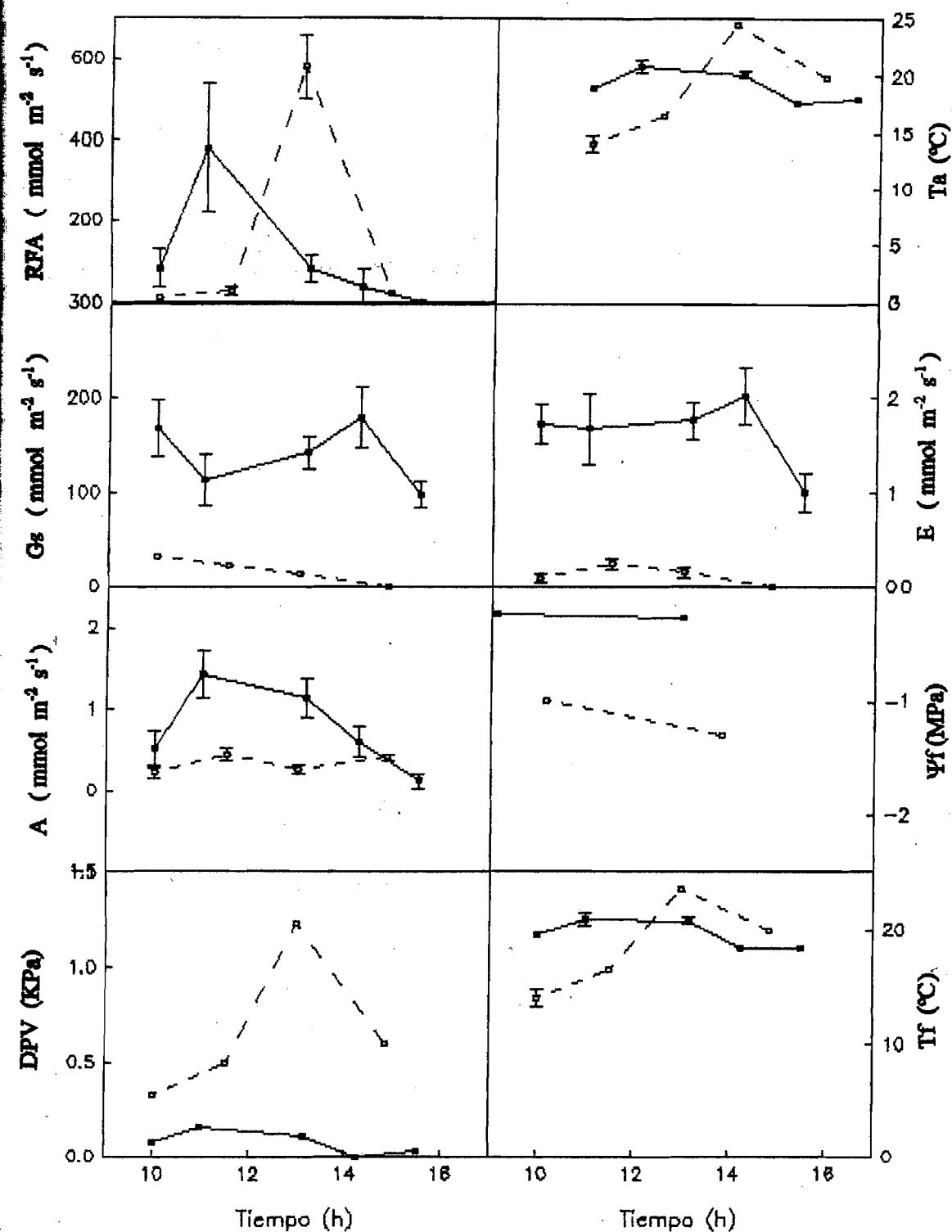
El DPV en la época húmeda, en los tres tipos de plantas, presentó valores bastante bajos y con muy poca variación durante el día (Figs. 6-8), en ocasiones con un ligero máximo en horas del mediodía cuando la humedad relativa del aire fue más baja. Su valor promedio en ésta época fue de 0.13 KPa para las epífitas y de 0.12 KPa para la terrestre. En la época seca el aumento fue considerable así como la variación a lo largo del día presentando máximos entre las 12:00 y 1:00 del mediodía generalmente no coincidentes con los periodos de mayor radiación o temperatura foliar sino con el de menor humedad relativa del aire. En promedio estos valores fueron de 0.54 KPa para el helecho y *A. nymphaeifolium* terrestre y 0.57 KPa para *A. nymphaeifolium* epífita. La diferencia promedio entre máximos y mínimos para la época seca fue de 0.49 KPa en el helecho, 0.54 y 0.53 KPa para *A. nymphaeifolium* epífita y terrestre respectivamente. De acuerdo a los valores de DPV obtenidos para las tres plantas se observa poca diferencia para ambos

Figura 6.- Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *P. fraxinifolium* en la época húmeda (21/10/94)(—) y seca (15/02/95) (.....)



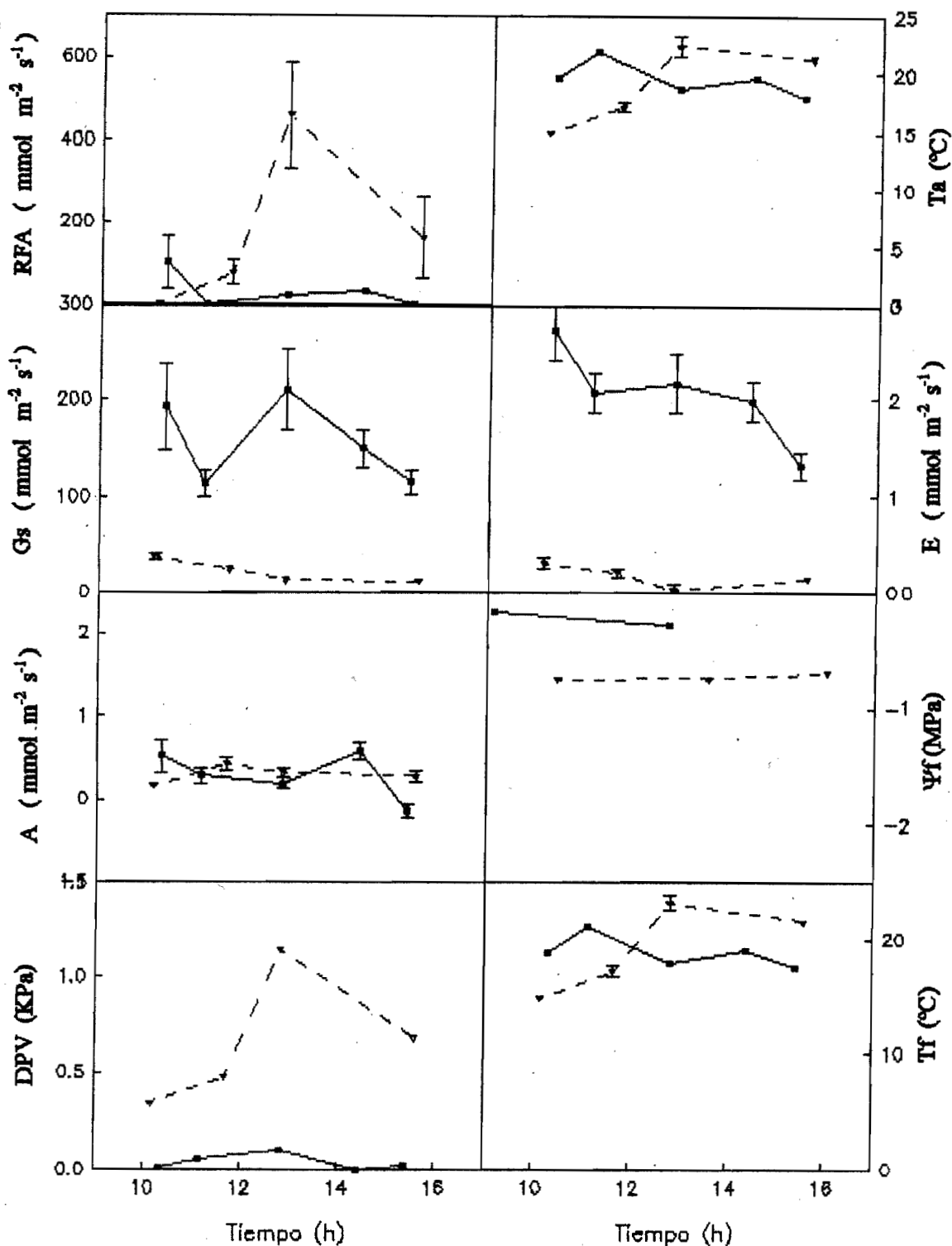
RFA: radiación fotosintéticamente activa, **Ta:** temperatura del aire, **Gs:** conductancia foliar, **E:** transpiración, **A:** asimilación de CO₂, **Ψf:** potencial hídrico foliar, **DPV:** diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire. **Tf:** temperatura foliar.

Figura 7.-Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *A. symphaefolium* epífita en la época húmeda (21/10/94) (—) y seca (15/02/95) (-----)



RFA: radiación fotosintéticamente activa, Ta: temperatura del aire, Gs: conductancia foliar, E: transpiración, A: asimilación de CO_2 , Ψ_f : potencial hídrico foliar, DPV: diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire. Tf: temperatura foliar.

Figura 8.-Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *A. symphaeifolium* terrestre en la época húmeda (21/10/94)(—) y seca (15/02/95) (.....)



RFA: radiación fotosintéticamente activa, **Ta:** temperatura del aire, **Gs:** conductancia foliar, **E:** transpiración, **A:** asimilación de CO₂, **Ψf:** potencial hídrico foliar, **DPV:** diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire. **Tf:** temperatura foliar.

microambientes el epífita y el terrestre, esto puede ser en parte debido a que las epífitas se encuentran a muy poca altura del suelo (1.5 y 2 m), la humedad relativa no fue medida para ambos microambientes sino en un sitio intermedio, y a que durante la época seca fueron empleadas plantas terrestres ubicadas en sitios más expuestos.

En la época húmeda la temperatura foliar se mantuvo relativamente constante o con un ligero aumento a lo largo del día (Figs 6-8) siendo la variación diurna ligeramente mayor en el helecho. En promedio los valores de T_f estuvieron alrededor de los 17°C para las tres plantas, y fueron siempre menores que los de la temperatura del aire. En la época seca las variaciones diarias fueron mayores con un aumento progresivo a lo largo del día durante el lapso de medición. Los promedios para esta época fueron de 18.6 °C para el helecho, 18.7°C para la epífita, y de 18.8°C para la terrestre, similares a los obtenidos para la temperatura del aire lo que indica que en esta época hubo un mayor acoplamiento entre ambas temperaturas, que en parte, puede haber sido consecuencia de las bajas tasas transpiratorias en las tres plantas.

La conductancia foliar (G_s) presentó en la época húmeda valores máximos de 200 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en *A. nymphaeifolium* epífita y terrestre (Figs 7 y 8), y entre 230 y 260 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el helecho (Fig. 6) y generalmente para ninguna especie llegó a valores menores de 100 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En ninguna de las especies la G_s presentó un patrón muy definido. En el día más húmedo de la época, las epífitas presentaron máximos en la mañana y en la tarde y en las restantes un solo máximo en la mañana (mediodía en *A. nymphaeifolium* epífita) o en la tarde; *A. nymphaeifolium* terrestre presentó dos máximos diarios: en la mañana y mediodía y luego en la mañana y en la tarde; en las tres plantas los

valores máximos de G_s generalmente coincidieron con los de menor DPV. En la época húmeda siguiente (octubre del 95) los valores de conductancia permanecieron por debajo de $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sobrepasando este valor solo en la última medición de la tarde cuando el DPV fue menor (Anexos N° 1.5, 1.10 y 1.15). En promedio los valores de ésta época fueron de $132.3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el helecho (Fig. 9a), $110.8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *A. nymphaeifolium* epífita (Fig. 10a) y de $126.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *A. nymphaeifolium* terrestre (Fig. 11a). La G_s disminuyó sustancialmente en la época seca, en promedio sus valores fueron de $47.8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el helecho $38.6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $40.4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *A. nymphaeifolium* epífita y terrestre respectivamente, lo que significó una reducción de casi un 70% en comparación con la época húmeda. Para el periodo seco la conductancia presentó muy pocas variaciones a lo largo del día, permaneciendo por debajo de $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la salida de enero del 95 (Anexo N° 1.2, 1.7) (excepto en la terrestre que alcanzó valores de $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la mañana, como se observa en el anexo N° 1.12), y por debajo de $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en las salidas restantes (Figs. 6-8), lo que implicó cierre estomático durante la mayor parte del día. En la figura 12 se muestra la variación mensual de G_s en las tres plantas, observándose la acentuada disminución de ésta durante los meses de la estación seca, así como, la poca recuperación durante la estación húmeda siguiente.

Figura 9.-Valores promedio para la estación húmeda (EH) y seca (ES) de las variables de respuestas de las plantas para *P. fraxinifolium*

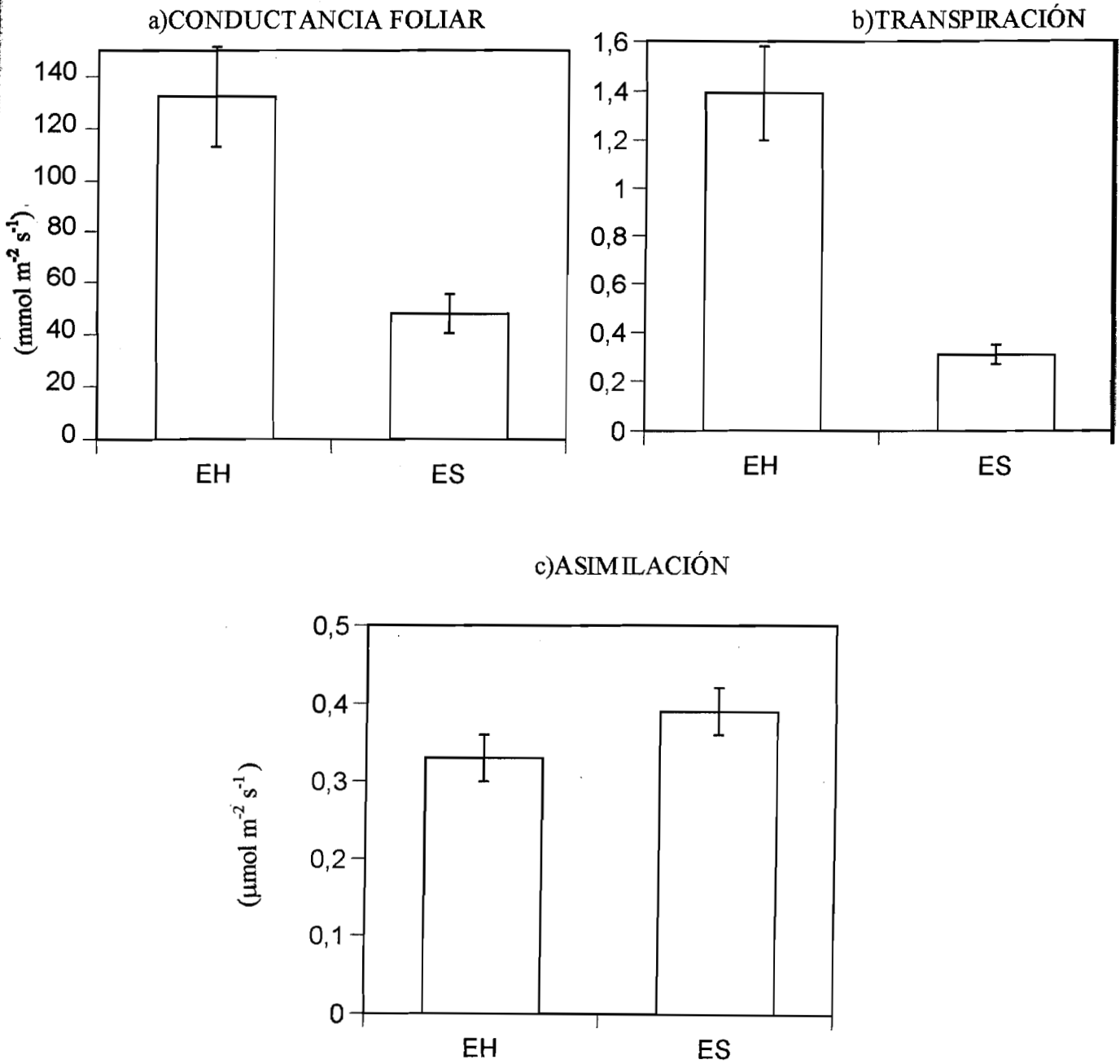
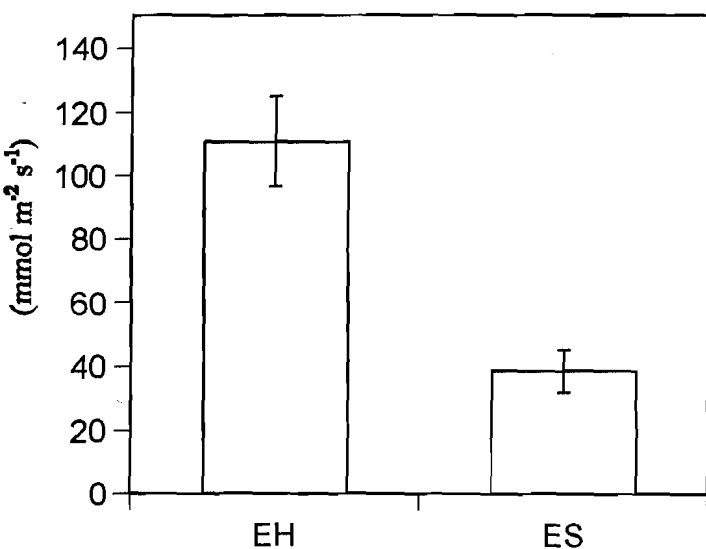
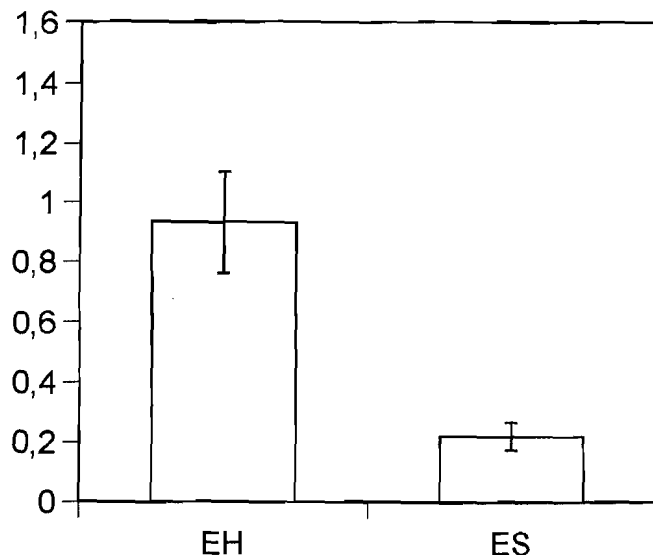


Figura 10.- Valores promedio para la estación húmeda (EH) y seca (ES) de las variables de respuestas de las plantas para *A. nymphaeifolium* epífita

a) CONDUCTANCIA FOLIAR



b) TRANSPIRACIÓN



c) ASIMILACIÓN

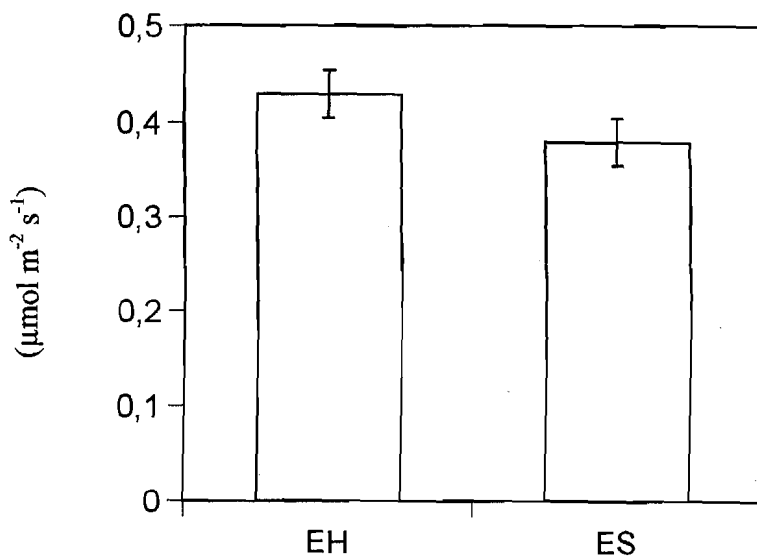


Figura 11.-Valores promedio para la estación húmeda (EH) y seca (ES) de las variables de respuestas de las plantas para *A. nymphaeifolium* terrestre

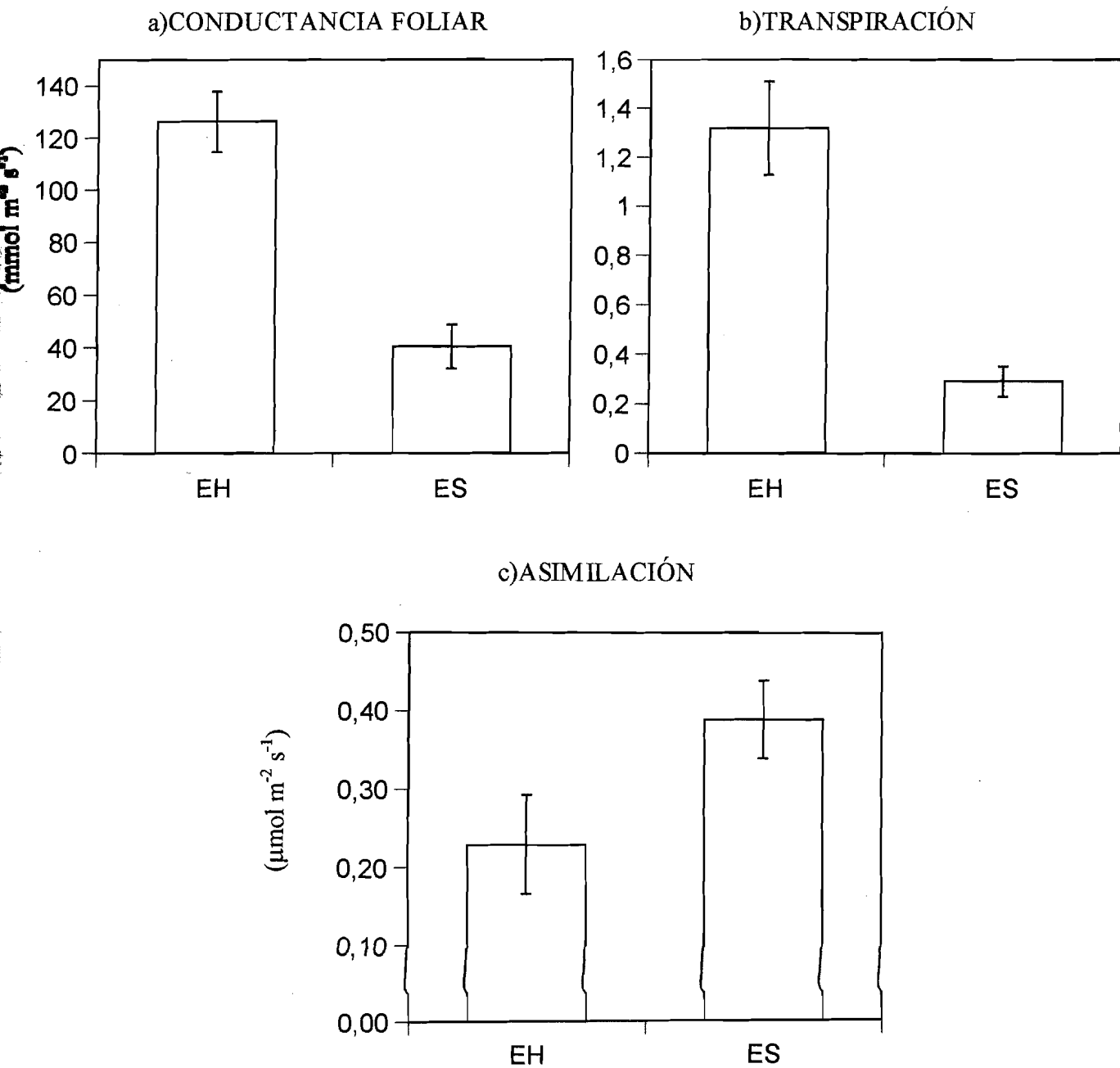
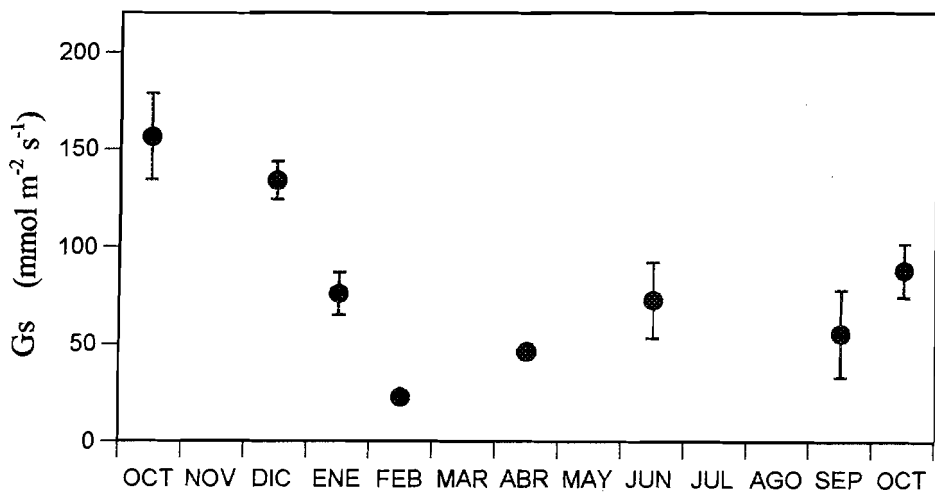
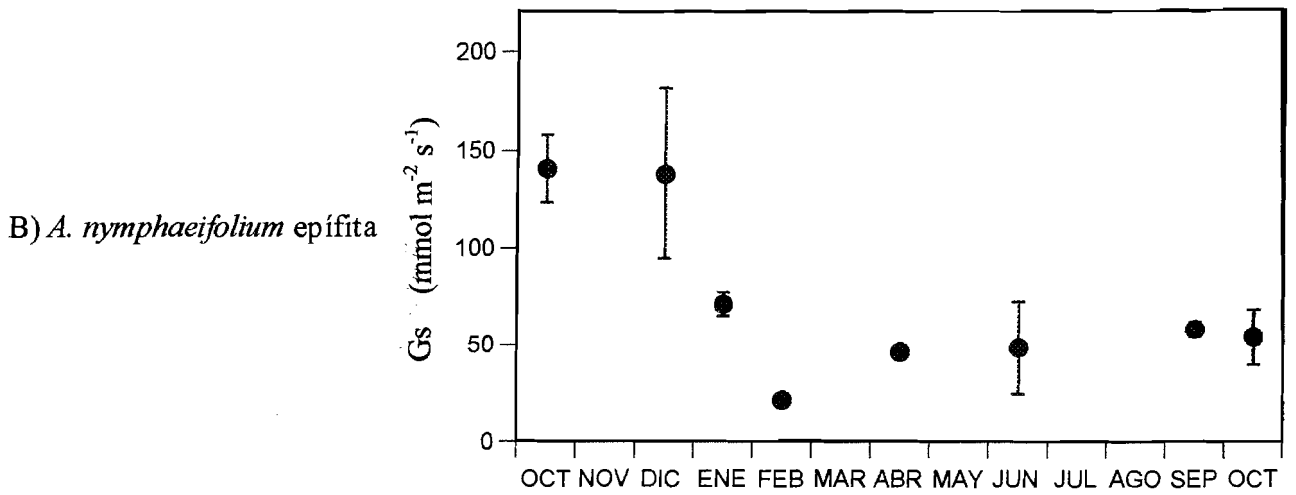
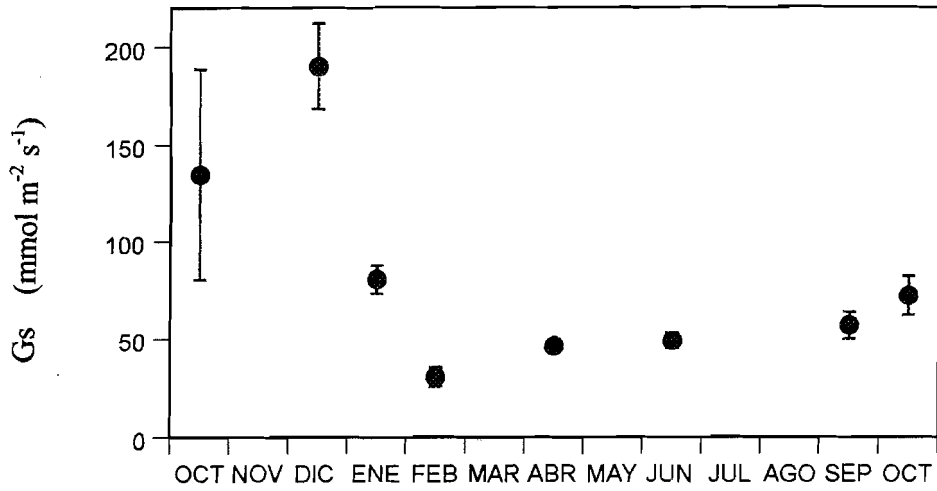


Figura 12.- Variación mensual de la conductancia foliar (Gs)



La transpiración (Figs. 6-8) presentó cursos diarios paralelos a los de la conductancia foliar tanto en la época seca como en la húmeda en las tres plantas. El paralelismo entre ambas variables puede observarse en la (Fig. 13, 14 y 15) donde se muestra que existe una relación lineal con un alto nivel de correlación en las tres especies. Los promedios de transpiración para la época húmeda y seca fueron respectivamente de 1.39-0.31 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el helecho (Fig. 9b), 0.93 y 0.22 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *A. nymphaeifolium* epífita (Fig. 10b) y de 1.32 y 0.28 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *A. nymphaeifolium* terrestre (11b), esto significó una reducción de un 80% en la época seca. En la figura 16, se muestra la variación mensual de esta variable en las tres plantas, que al igual que G_s presenta una fuerte disminución en el periodo seco. Solo en la planta terrestre se observa una recuperación en la época húmeda siguiente.

Los cursos diarios de la RFA no mostraron patrones definidos para ninguna de las especies (Figs. 6-8), ni siquiera dentro de una misma época. Posibles explicaciones de este hecho son las condiciones microclimáticas fluctuantes como consecuencia de la presencia de nubosidad en ciertos días y a cualquier hora del día, y a que el principal aporte de energía en éstos estratos se debe a los flecos de luz. Por lo tanto valores máximos de radiación fueron medidos tanto a mitad de la mañana o la tarde, como en horas de mediodía. En general para las tres plantas, la RFA recibida durante la época seca fue mayor, como es de esperarse debido a la menor incidencia de neblina en este periodo. Las radiaciones máximas registradas durante la época húmeda para el helecho fueron de 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que en gran parte del día se midieron valores

Figura 13.-Relación entre la transpiración (E) y la conductancia foliar (Gs) en *P. fraxinifolium*, en la época húmeda (●) y seca (○).

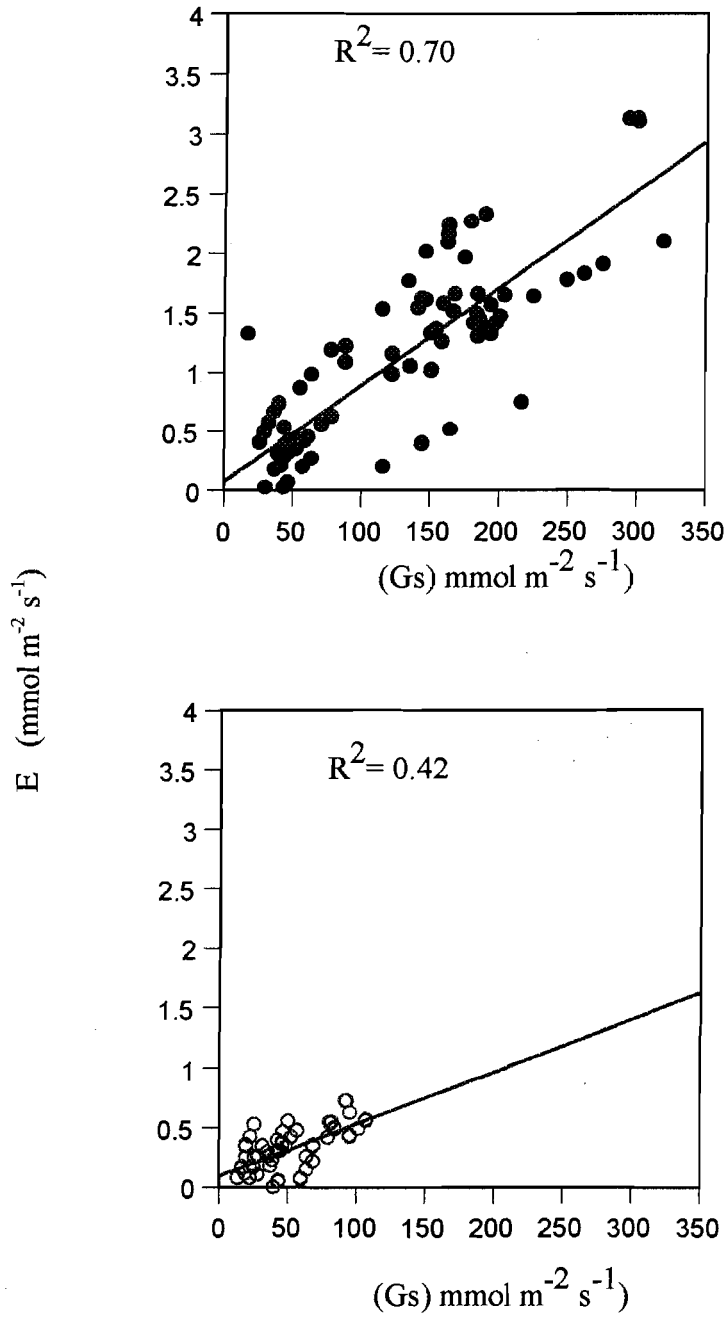


Figura 14.-Relación entre la transpiración (E) y la conductancia foliar (Gs) *A. nymphaeifolium* epífita, en la época húmeda (●) y seca (○)

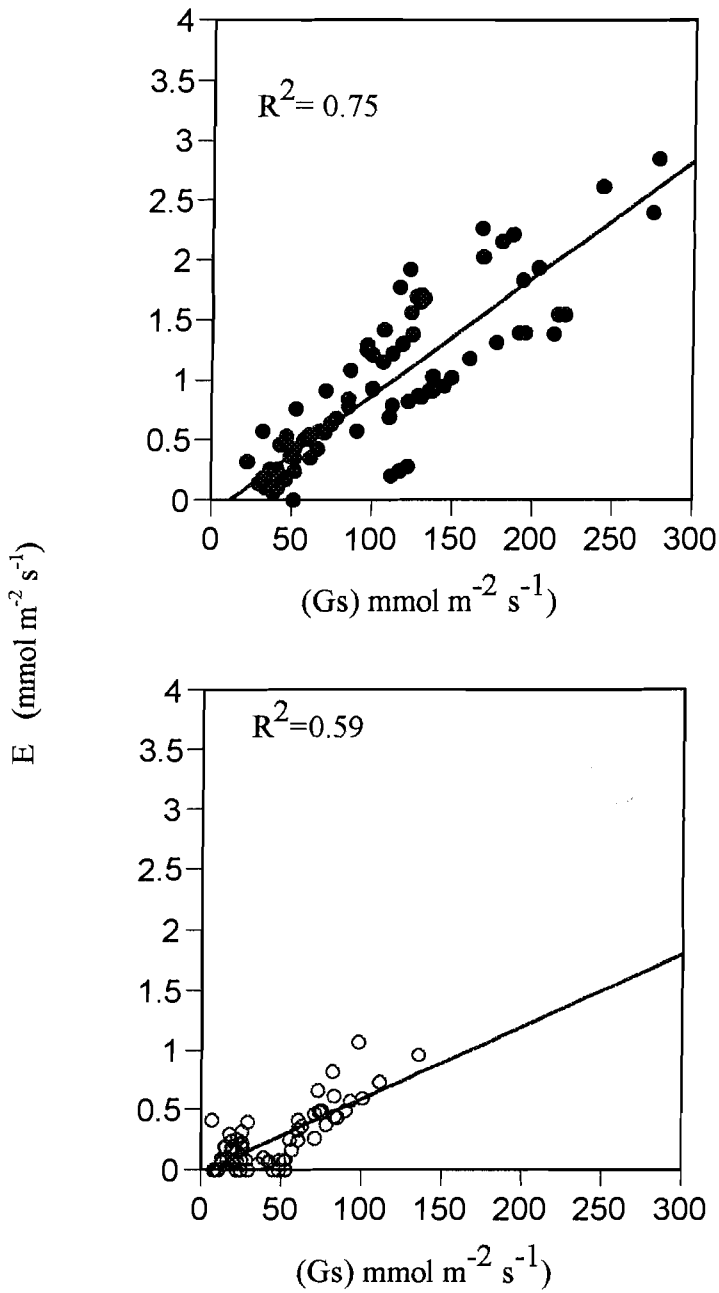


Figura 15.-Relación entre la transpiración (E) y la conductancia foliar (Gs)
A. nymphaeifolium terrestre, en la época húmeda (●) y seca (○)

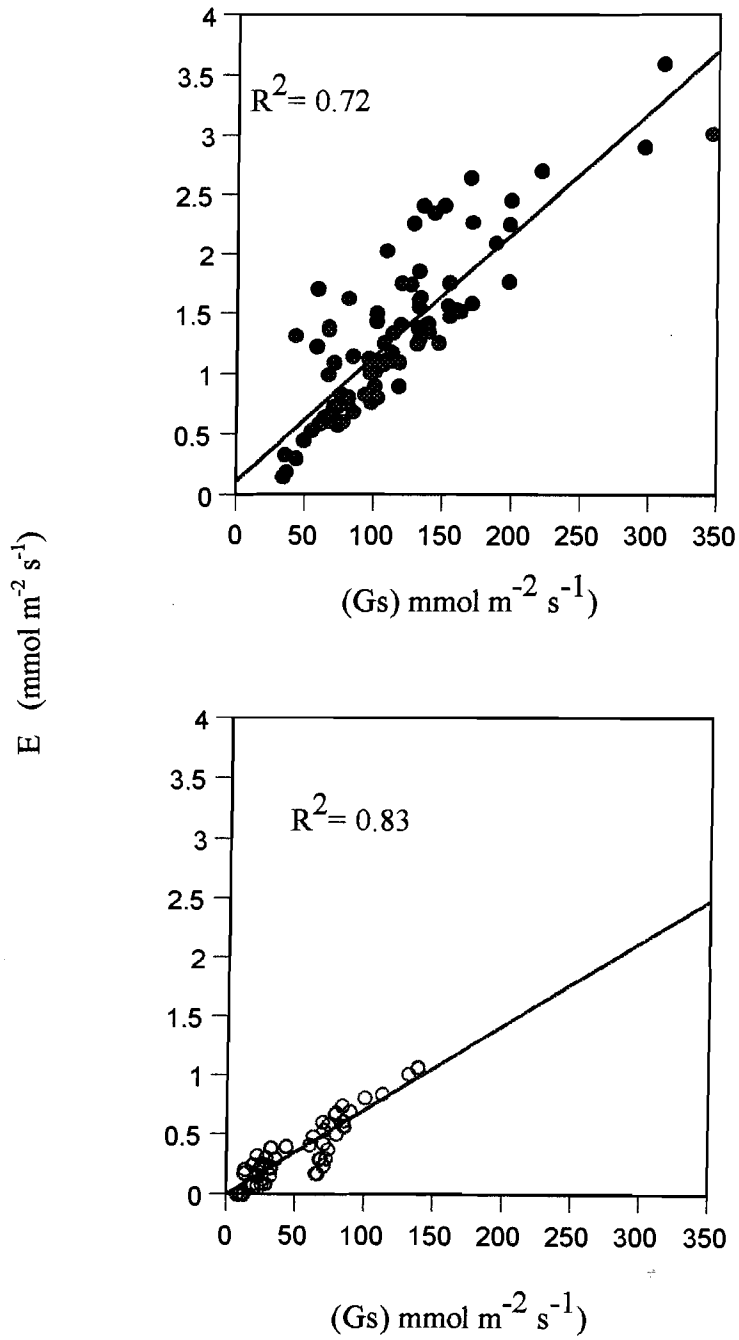
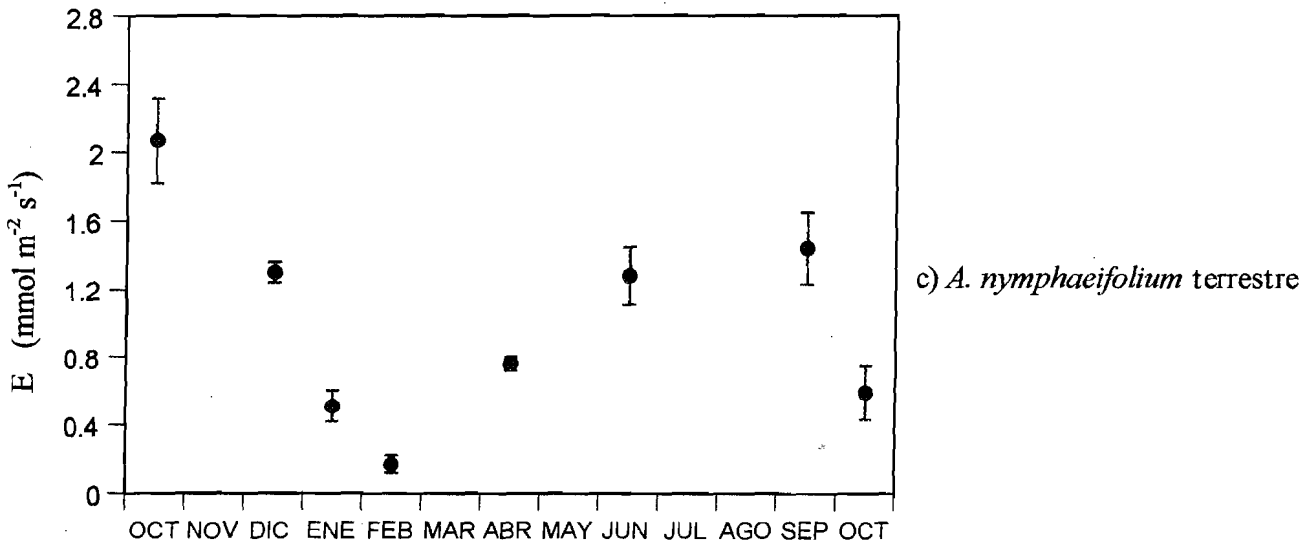
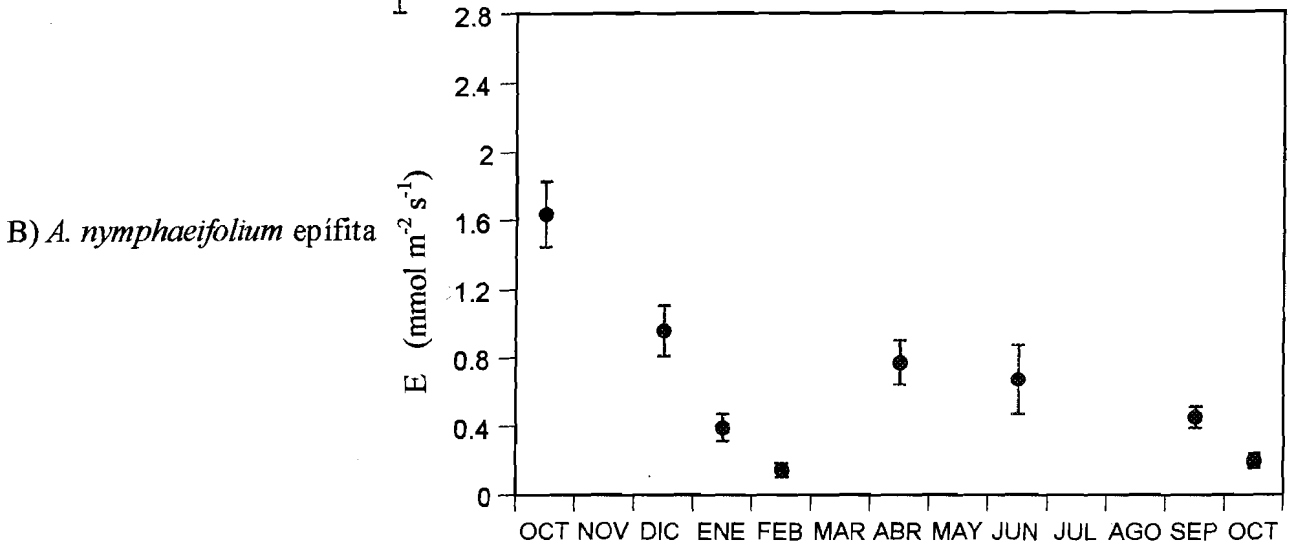
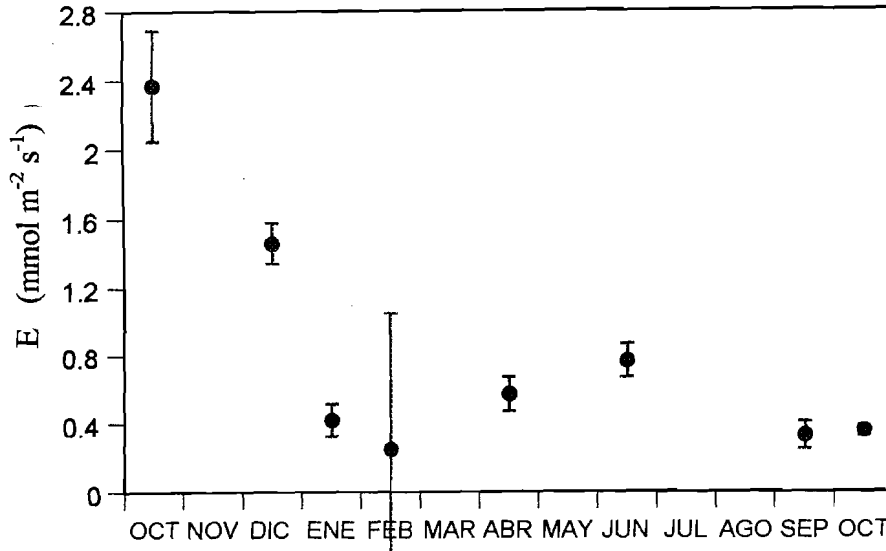


Figura 16.-Variación mensual de la transpiración (E)

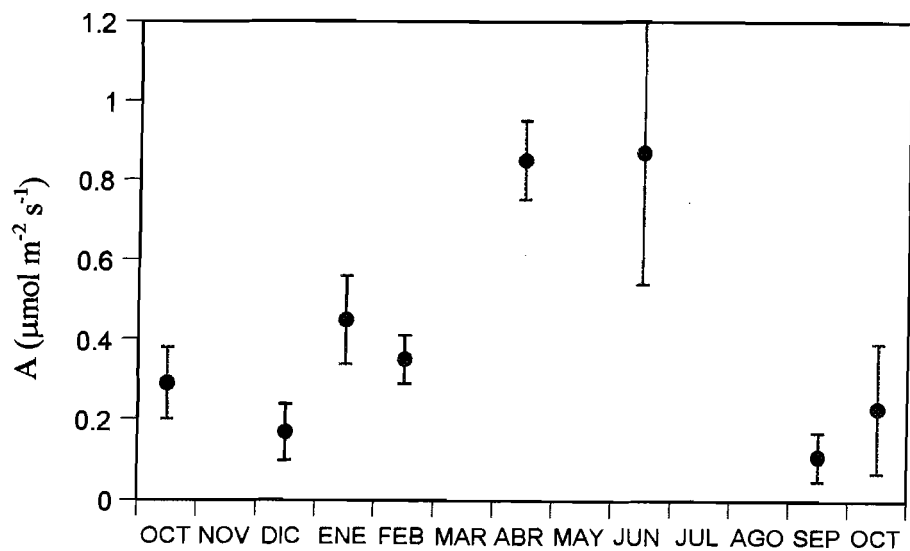
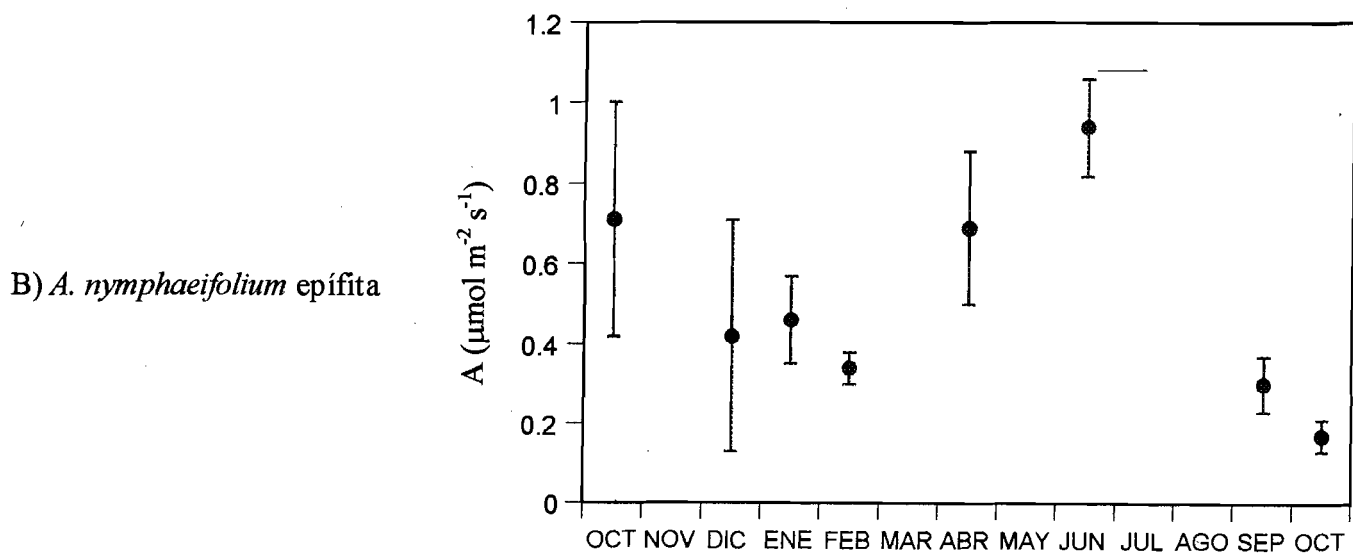
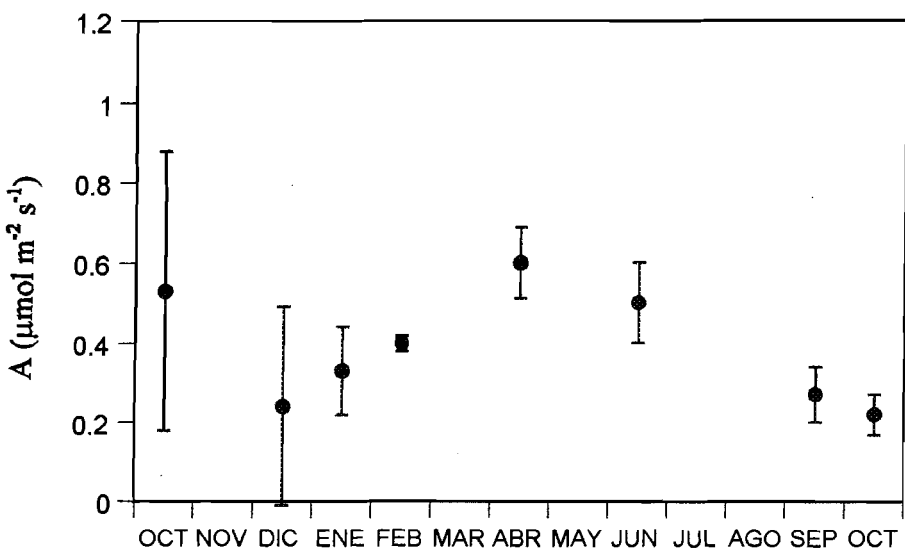


inferiores a $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La radiación medida en la época seca aumentó ligeramente, registrándose flecos de luz de mayor intensidad. *A. nymphaeifolium* epífita se encuentra en sitios un poco más expuestos, por lo tanto recibió flecos de luz con una intensidad promedio de 400 y $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ tanto en la época húmeda como en la seca, y valores a lo largo del día superiores a los de las otras plantas. *A. nymphaeifolium* terrestre durante la época húmeda recibió radiaciones bastante bajas, la mayoría de ellas entre 5 y $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sin registrarse contribuciones significativas de flecos de luz. Mientras tanto en la época seca se registraron valores superiores, ya que fue realizada una poda de la vegetación a lo largo del camino, por lo cual se localizaron plantas que quedaron en sitios bastante expuestos.

En las tres plantas las tasas fotosintéticas fueron bastante bajas tanto en la época húmeda como en la seca, y en general la asimilación de CO_2 (A) presentó cursos paralelos a los de RFA (Fig.6-8). En la época húmeda *P. fraxinifolium* presentó tasas promedio y máximos respectivamente de 0.33 y $1.30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (RFA= $198 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mientras que en *A. nymphaeifolium* epífita fueron de 0.43 y $1.44 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (RFA= $168 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). *A. nymphaeifolium* terrestre mostró tasas bastante bajas en la época húmeda con un promedio y un máximo de 0.23 y $0.63 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (RFA= $43 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) respectivamente, sin presentar gran variación a lo largo del día; estos valores tan bajos fueron resultado de los bajos niveles de RFA recibidos en esta época. En la época seca los promedios de asimilación fueron: en *P. fraxinifolium* de $0.39 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 9c) lo que representó un ligero aumento con respecto a la época seca, de $0.38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en

A. nymphaeifolium epífita (una disminución leve) (Fig. 10c), y de $0.39 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (aumento de 40%) en *A. nymphaeifolium* terrestre (Fig. 11c). En la figura 17 se muestra la variación mensual de la tasa de asimilación, y se observa que en las tres plantas, ésta aumentó en los meses de abril y junio, lo cual estuvo principalmente relacionado con la cantidad de radiación recibida durante el día de medición.

Figura 17.- Variación mensual de la tasa de asimilación de CO₂



EFICIENCIA DE USO DE AGUA (EUA) Y EFICIENCIA INTRINSECA EN EL USO DE AGUA (EIUA).

La eficiencia de uso de agua se obtiene al dividir la tasa de asimilación de CO₂ entre la tasa transpiratoria (A/E), mientras que la eficiencia intrínseca de uso de agua se define como la cantidad de CO₂ asimilado para una dada conductancia estomática (A/Gs). La disminución de la transpiración y de la conductancia estomática, y el mantenimiento o el aumento de la tasas de asimilación promedio en la época seca, dieron como resultado el incremento de seis veces de la eficiencia de uso de agua (Tabla 1) en las epífitas, y de diez veces en *A. nymphaeifolium* terrestre. Sin embargo, tanto en la época húmeda como en la seca, la EUA fue mayor en *A. nymphaeifolium* epífita, seguida por *P. fraxinifolium*. La eficiencia intrínseca de uso de agua aumentó considerablemente en la terrestre y en menor grado en *A. nymphaeifolium* epífita y en *P. fraxinifolium*. Entre las tres plantas *P. fraxinifolium* presentó el mayor valor durante la época húmeda, mientras que en *A. nymphaeifolium* terrestre fue la mitad del valor de la forma epífita. En la época seca, los valores de las dos formas de crecimiento de *A. nymphaeifolium* presentaron valores similares, y superiores a los del helecho.

Tabla.1.-Eficiencia de uso de agua (EUA) y Eficiencia intrínseca de uso de agua (EIUA)

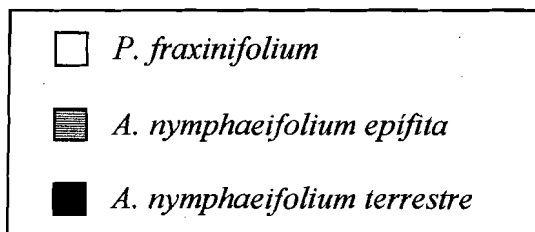
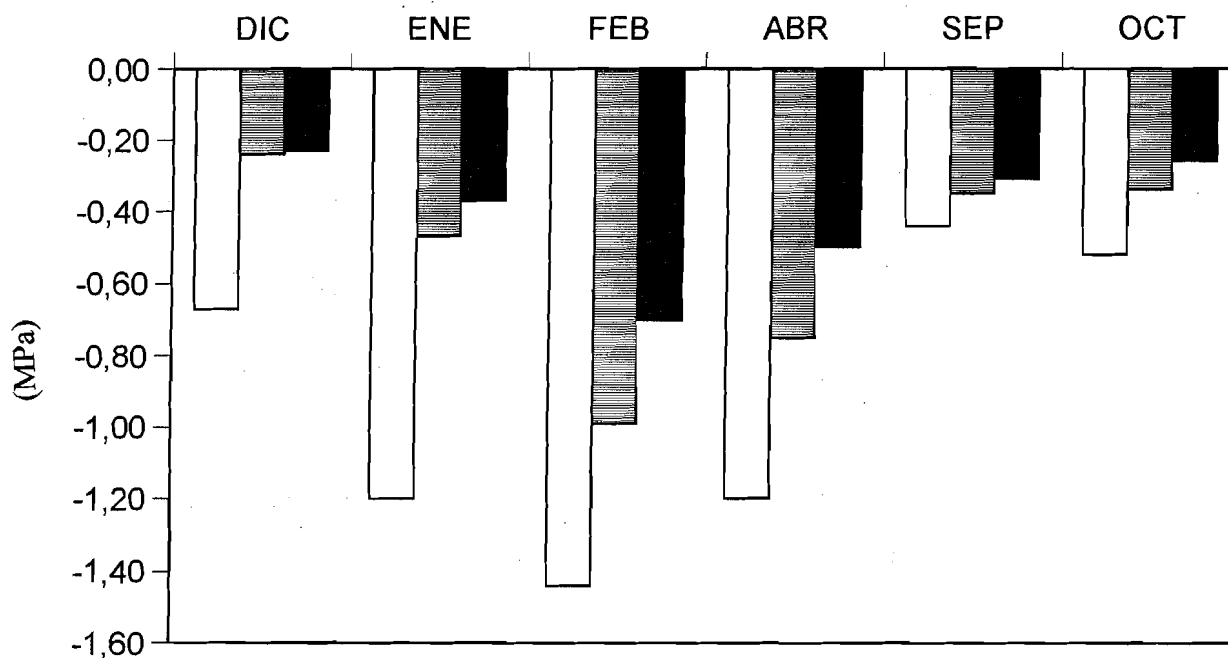
ESPECIE	EUA mmol mol^{-1}		EIUA mmol mol^{-1}	
	EH	ES	EH	ES
<i>P. fraxinifolium</i>	0.48	3.24	0.005	0.011
<i>A. nymphaeifolium</i> epífita	0.65	3.43	0.004	0.014
<i>A. nymphaeifolium</i> terrestre	0.28	3.08	0.002	0.014

VARIACIÓN DEL POTENCIAL HÍDRICO Y SUS COMPONENTES.

Durante la época húmeda, los valores de los potenciales hídricos (Ψ_f) así como su tendencia diaria en *A. nymphaeifolium* epífita y terrestre (Fig. 7 y 8) fueron muy similares. Ambas especies presentaron potenciales hídricos muy cercanos a cero, que permanecieron relativamente constantes a lo largo del día, con una leve disminución en horas del mediodía, y una diferencia entre el máximo y mínimo Ψ_f del día de 0.1 MPa. Sin embargo, los Ψ_f fueron siempre ligeramente menores en *A. nymphaeifolium* epífita, lo que se refleja en el promedio para la época que fue de -0.29 MPa, mientras que para la forma terrestre fue de -0.24 MPa. El helecho presentó los menores valores de este parámetro, con un valor promedio para la época húmeda de -0.6 MPa, y además presentó una mayor variación diurna (Fig. 6), con Ψ_f mínimos en horas del mediodía. La variación estacional de éste parámetro, en las tres plantas, se puede observar en la figura 18. En la época seca todas las especies presentaron una reducción significativa en sus Ψ_f , las plantas más afectadas fueron las epífitas, con promedios de -1.3 MPa en el helecho y de -0.84 MPa en *A. nymphaeifolium* epífita, mientras que en la terrestre el promedio fue de -0.6 MPa. La variación diaria también fue mayor en las epífitas, sobre todo en el helecho, y en menor grado en *A. nymphaeifolium* terrestre.

Los componentes del potencial hídrico foliar nos permiten interpretar el significado fisiológico de los potenciales hídricos obtenidos en el campo (Tyree y Hammel, 1972), y conocer algunas adaptaciones que permitan a las plantas superar los

Figura 18.-Variación mensual del potencial hídrico foliar



periodos de sequía. De los componentes de estas curvas se mencionarán solo el potencial osmótico de saturación ($\Psi\pi^{100}$) y el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ($\Psi\pi^{\circ}$), considerados como los más importantes para conocer si se produce ajuste osmótico.

A. nymphaeifolium epífita y terrestre (Figs. 19 y 20) presentaron los valores más positivos de $\Psi\pi^{100}$ y $\Psi\pi^{\circ}$ en el mes de diciembre del 94. Estos fueron para *A. nymphaeifolium* epífita de -0.63 MPa ($\Psi\pi^{100}$) y -1.03 MPa ($\Psi\pi^{\circ}$) y para *A. nymphaeifolium* terrestre -0.76 MPa ($\Psi\pi^{100}$) y -1.3 MPa ($\Psi\pi^{\circ}$). Para *P. fraxinifolium* (Figs 19 y 20) los valores más positivos de estas variables se midieron en el mes de junio ($\Psi\pi^{100} = -1.79$ MPa y $\Psi\pi^{\circ} = -1.98$ MPa), aunque para esta planta no se realizaron curvas en el mes de diciembre. La tendencia para las tres plantas fue a disminuir el $\Psi\pi^{100}$ y el $\Psi\pi^{\circ}$ a medida que avanzaba la época de sequía. Los valores más negativos de ambas variables en las tres plantas, fueron medidos en el mes de marzo, a excepción del $\Psi\pi^{100}$ en *A. nymphaeifolium* epífita (-1.59 MPa) que fue medido en el mes de febrero. Estos valores de $\Psi\pi^{100}$ y $\Psi\pi^{\circ}$ fueron respectivamente de -1.4 y -2.3 MPa en *A. nymphaeifolium* terrestre, de -1.35 y -2.6 MPa en *A. nymphaeifolium* epífita, y de -2.6 y -3.6 MPa en *P. fraxinifolium*.

La diferencia entre el $\Psi\pi^{100}$ y el $\Psi\pi^{\circ}$ (Fig. 21), que es una medida de la capacidad de ajuste osmótico de una planta, fue mayor en las tres plantas en el mes de marzo, y entre ellas la mayor capacidad fue medida en las epífitas, estos valores fueron de 1.247 en *A. nymphaeifolium* epífita, 0.977 en el helecho y 0.864 en *A. nymphaeifolium* terrestre.

Figura 19.-Variación mensual del potencial osmótico de saturación

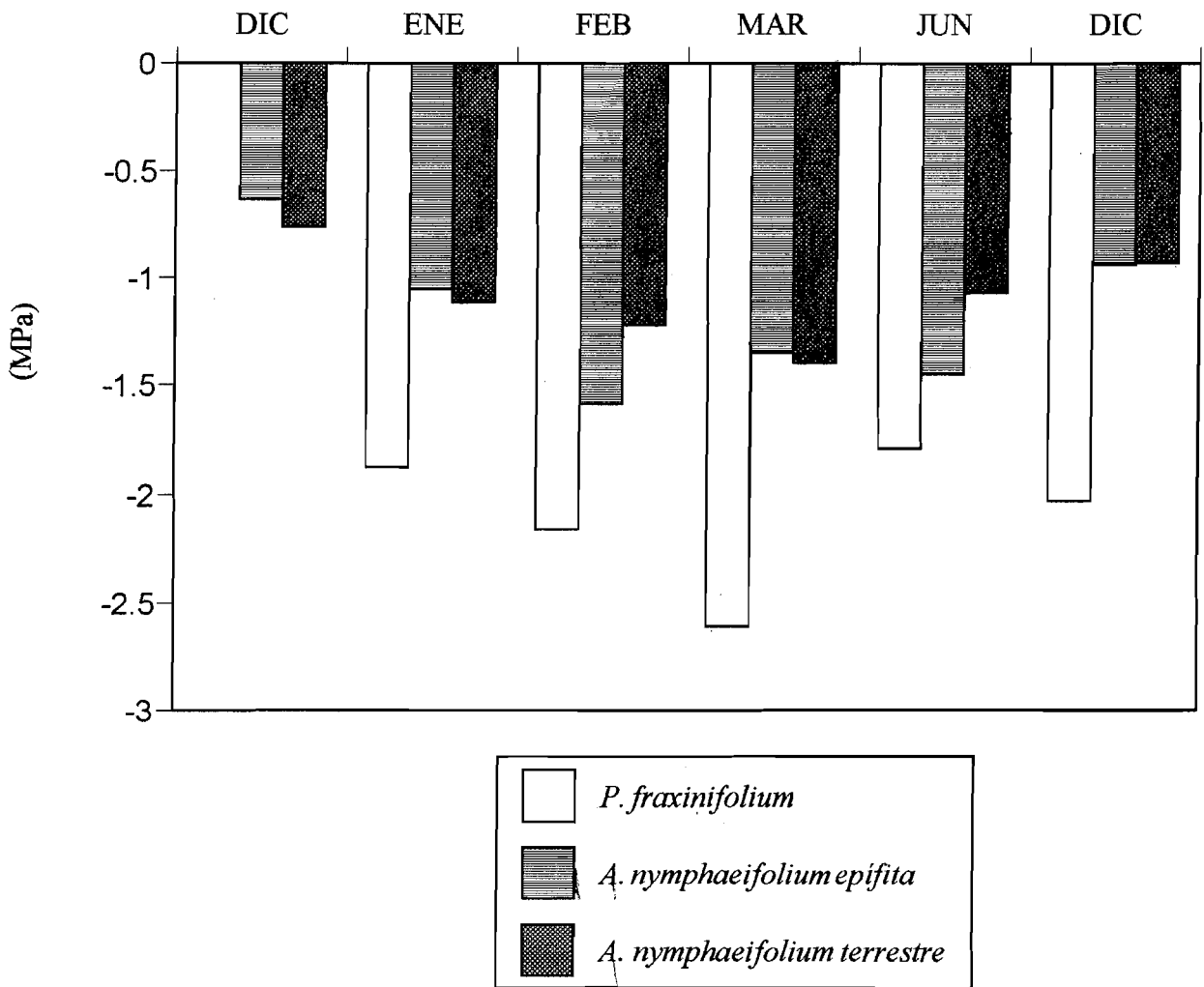


Figura 20.-Variación mensual del potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor

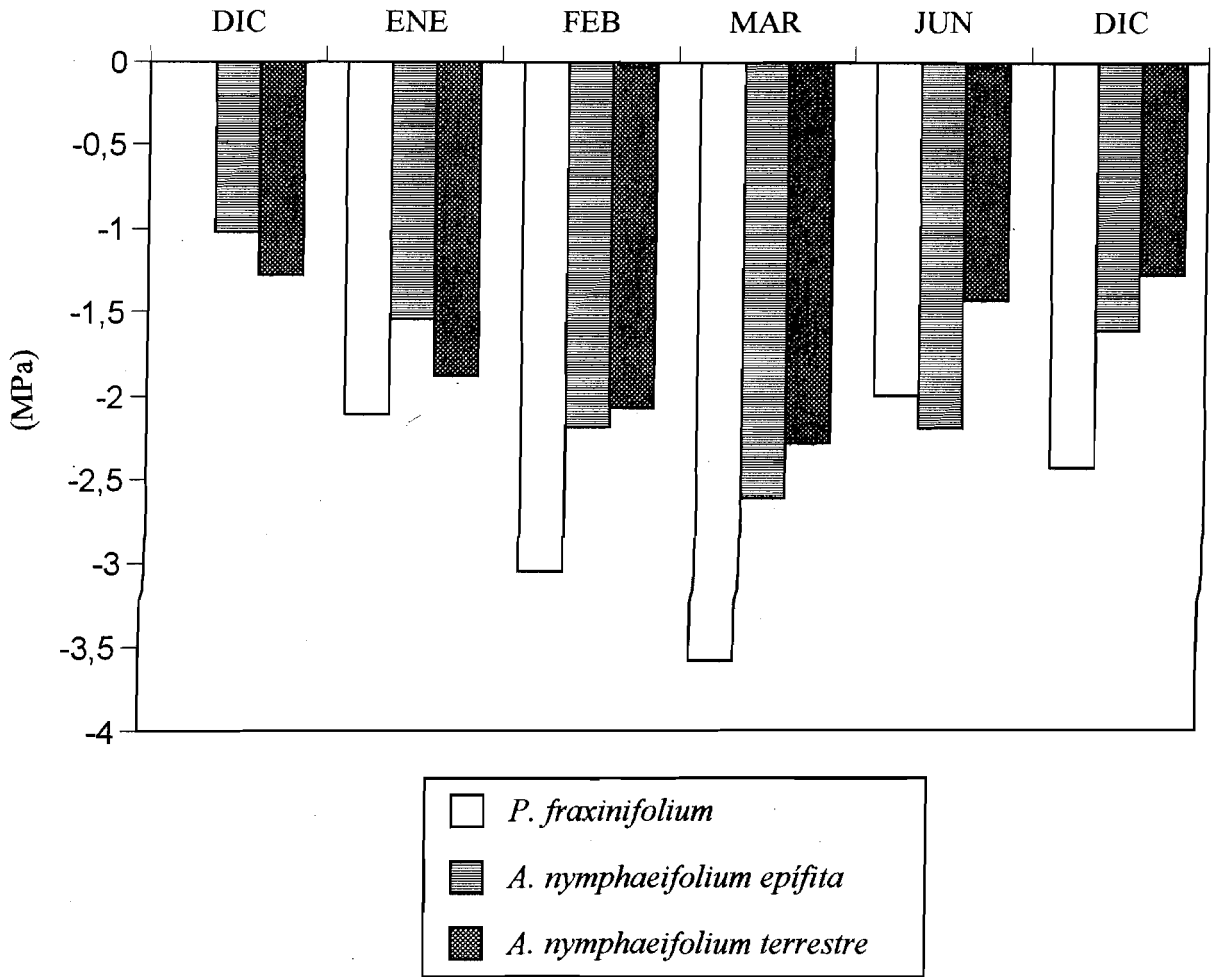


Figura 21.- Variación mensual de la capacidad de ajuste osmótico

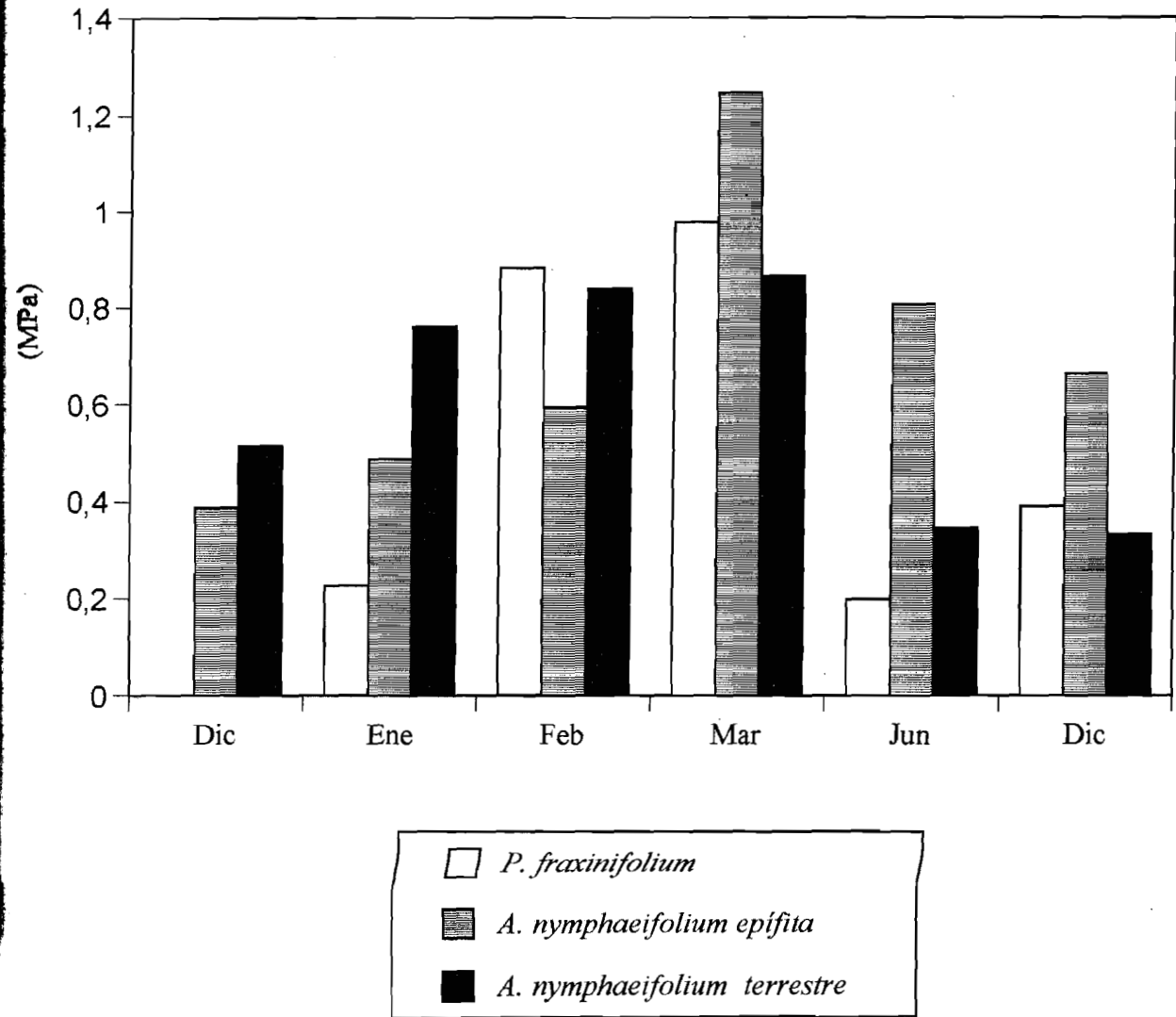
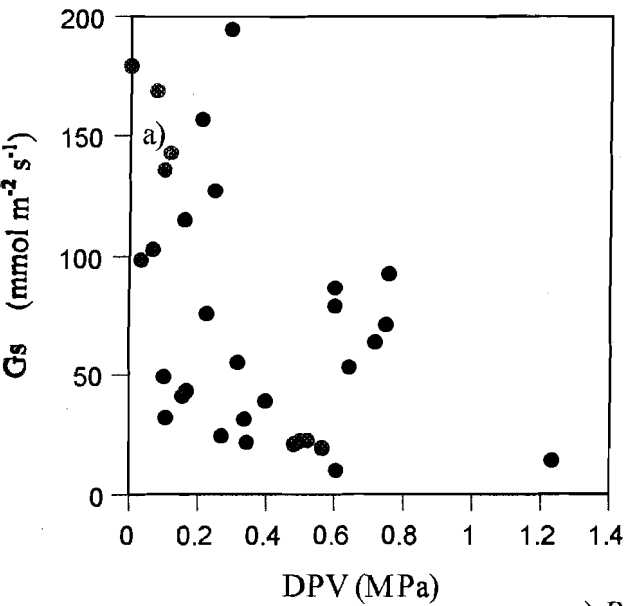
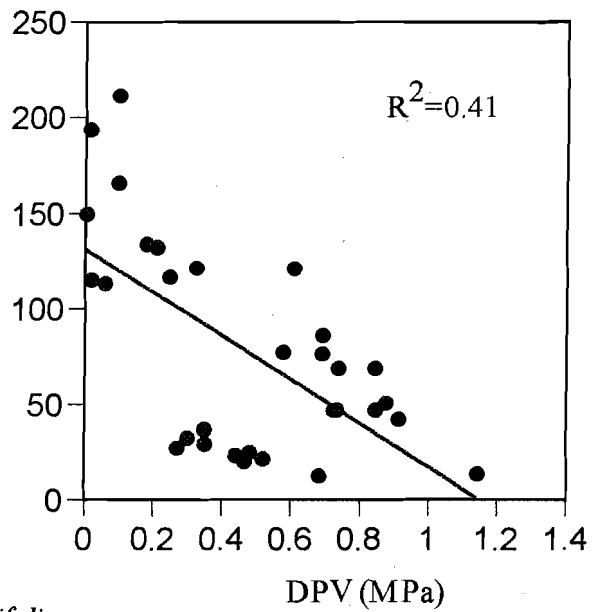


Figura 22.-Relación entre la conductancia foliar (Gs) y la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV)

a) *A. nymphaeifolium* epífita



b) *A. nymphaeifolium* terrestre



c) *P. fraxinifolium*

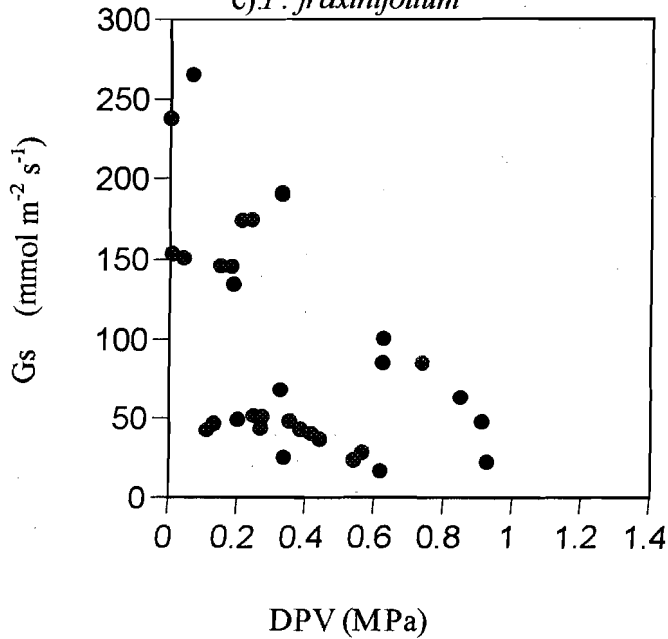


Figura 23.- Relación entre la conductancia (Gs) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f)
P. fraxinifolium en la época húmeda (●) y seca (○)

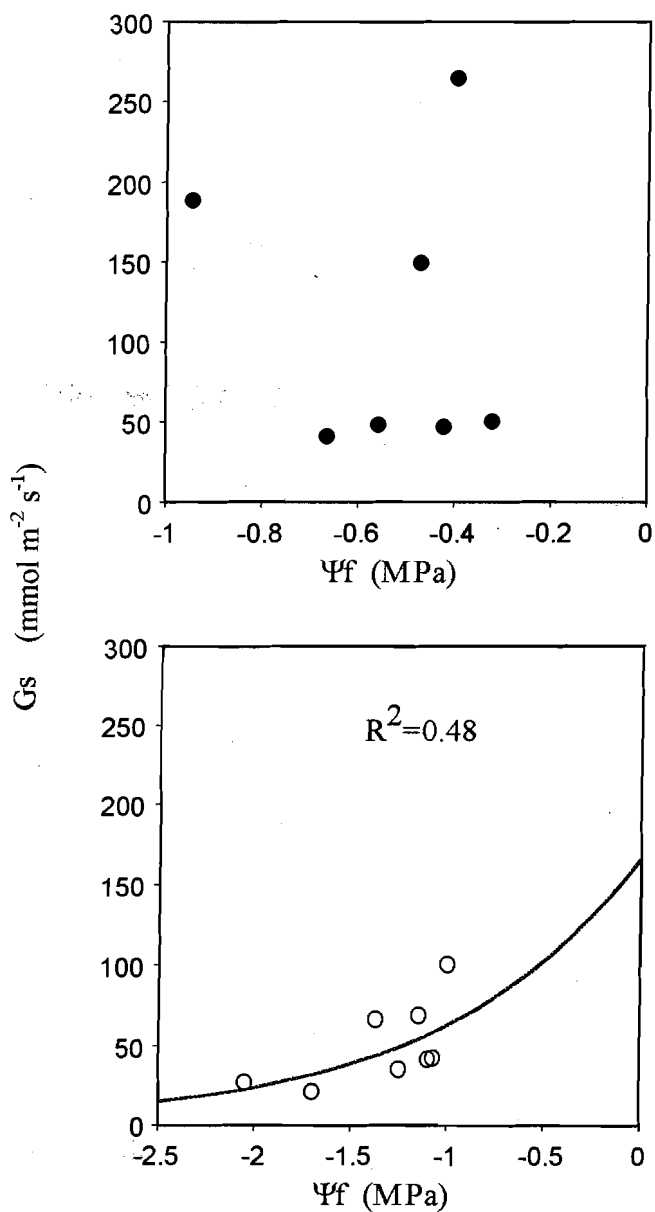


Figura 24.- Relación entre la conductancia (Gs) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f) para *A. nymphaeifolium* epífita en la época húmeda (●) y seca (○)

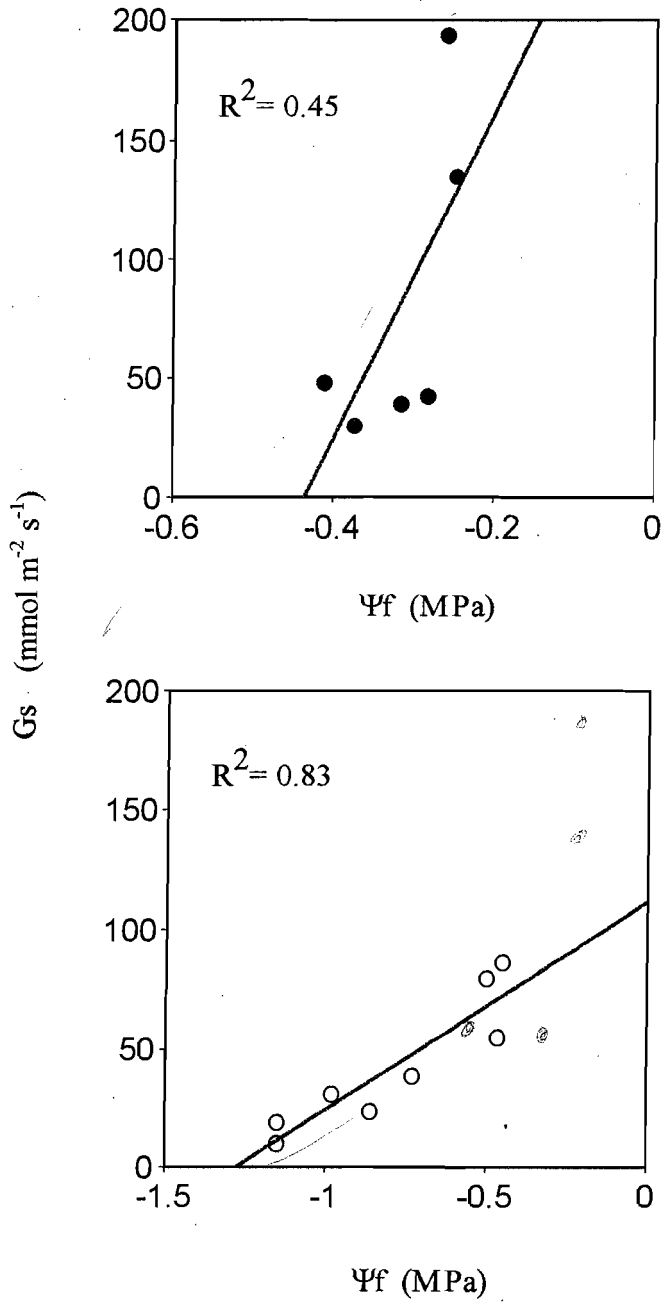
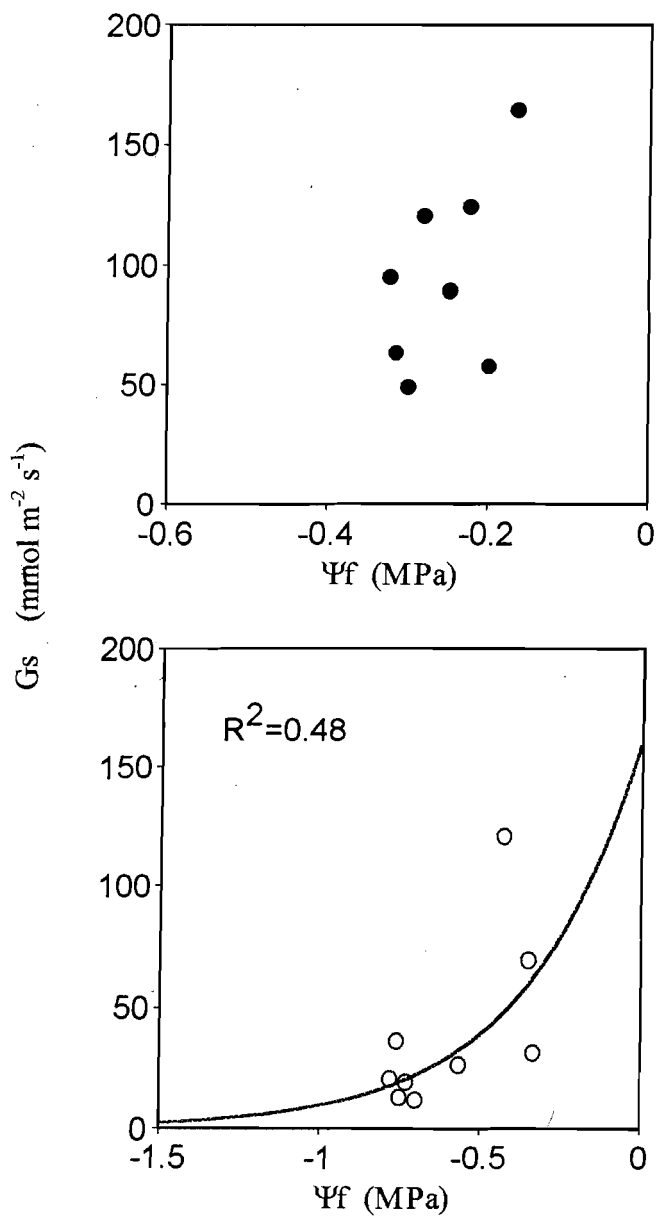


Figura 25.- Relación entre la conductancia (Gs) y el potencial hídrico foliar (Ψ_f) para *A. nymphaeifolium* terrestre en la época húmeda (●) y seca (○)



RELACIÓN ENTRE LA TASA DE ASIMILACIÓN DE CO₂ (A) Y LA RADIACIÓN FOTOSINTÉTICAMENTE ACTIVA (RFA)

La relación entre A y RFA (Figs. 26, 27 y 28) son una importante característica de plantas que crecen en diferentes estratos dentro de un bosque (Lüttge, 1989), y nos permiten evaluar el grado de adaptación al ambiente lumínico en el cual ellas crecen. De estas curvas se obtuvieron principalmente dos parámetros: el punto de saturación de luz (intensidad de luz en la cual la asimilación se hace casi constante con los cambios en la radiación), y el punto de compensación (intensidad de luz en la cual no se detecta intercambio neto de CO₂ entre la hoja y el aire) (Medina, 1986a). Los puntos de saturación de luz fueron de 110 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *A. nymphaeifolium* terrestre, de 120 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el helecho y de 250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *A. nymphaeifolium* epífita lo que indica que esta última planta se satura a intensidades de radiación superiores. El punto de compensación de luz fue bastante difícil de obtener, pero se observa gráficamente que las epífitas presentan valores negativos de asimilación a bajas intensidades de luz, lo cual no sucede en las plantas terrestres.

Por otro lado, a pesar de que la asimilación promedio aumentó o se mantuvo en la época seca, la comparación de las curvas de A versus RFA de los dos periodos climáticos, muestra que la respuesta fotosintética a la radiación disminuyó considerablemente en las tres plantas.

Figura 26.- Relación entre la tasa de asimilación de CO₂ (A) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) para *P. fraxinifolium*

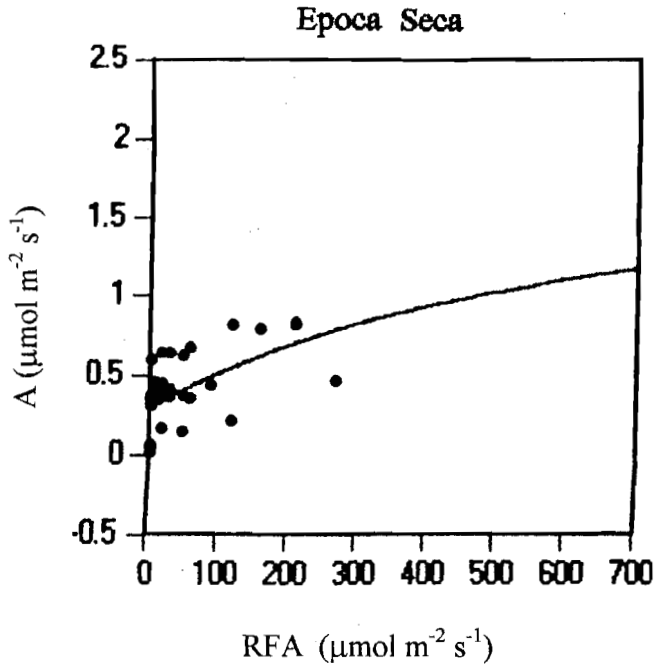
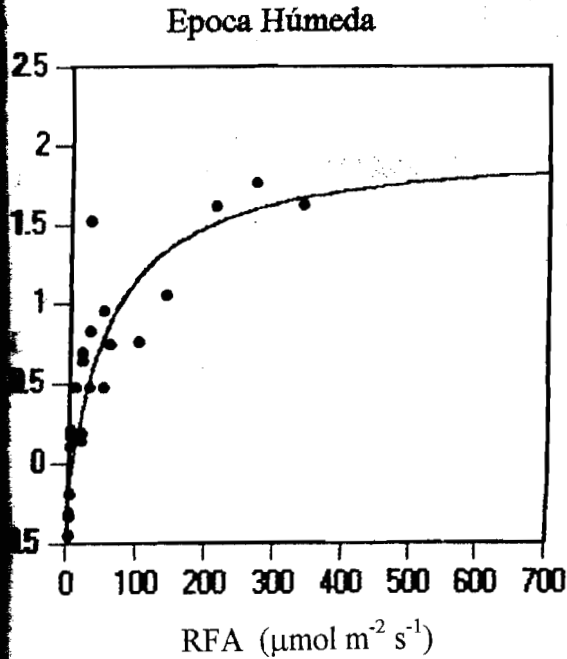


Fig-27 Relación entre la tasa de asimilación de CO₂ (A) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) para *A. nymphaeifolium* epifita

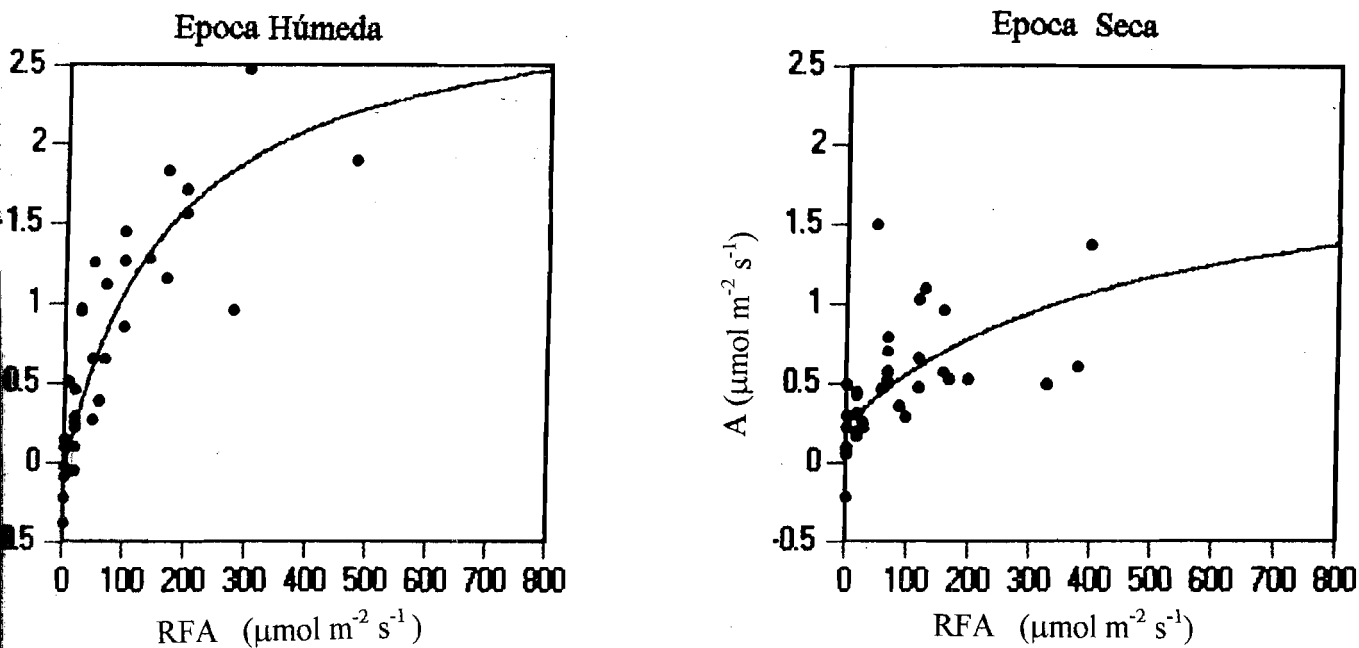
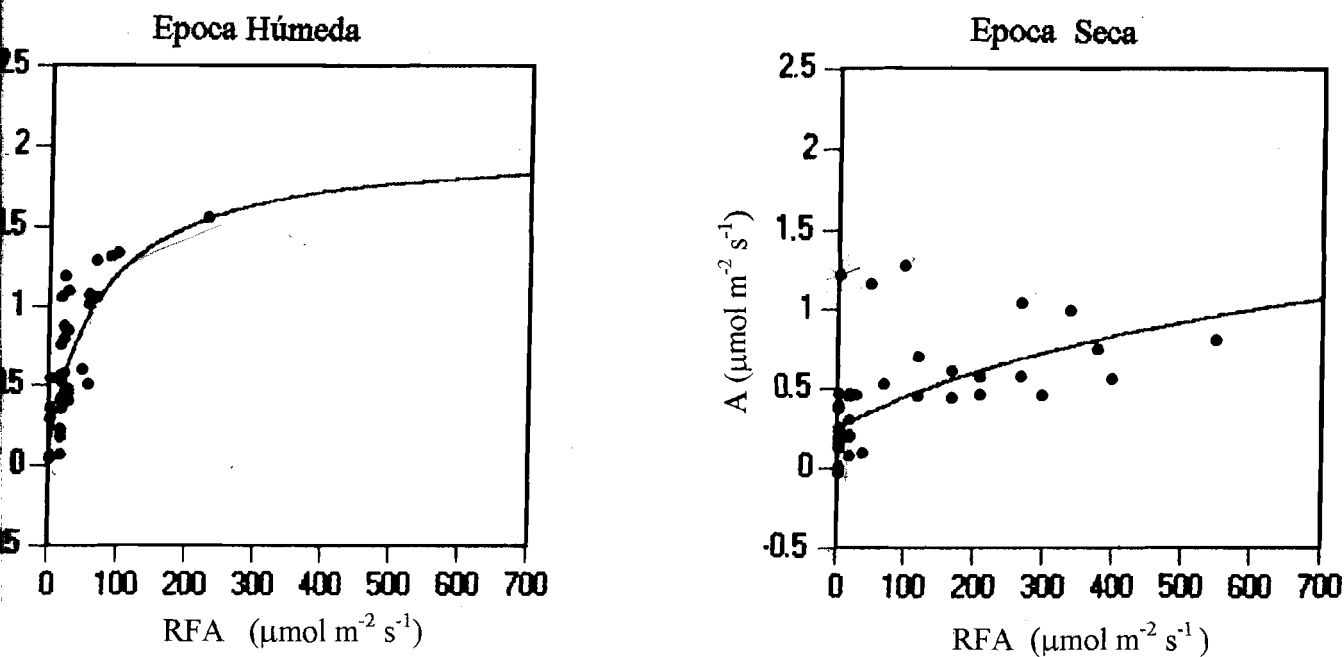


Figura 28.-Relación entre la tasa de asimilación de CO₂ (A) y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) para *A. nymphaeifolium* terrestre



CONTENIDO DE NITRÓGENO FOLIAR.

El contenido de nitrógeno foliar por unidad de peso presentó variaciones estacionales en las tres plantas. *P. fraxinifolium* y *A. nymphaeifolium* terrestre (Figs. 29 y 31) muestran un leve aumento en el contenido de nitrógeno de noviembre a diciembre, mientras que en epífita (Figura 30) disminuye. A partir del mes de diciembre la tendencia fue similar en las tres plantas. El contenido de nitrógeno disminuyó en el mes de enero y luego presentó un aumento hasta hacerse máximo en el mes de abril, para luego disminuir en la medición del mes de noviembre. *A. nymphaeifolium* terrestre presentó las menores variaciones mensuales de este parámetro.

En las tres plantas, el valor promedio del contenido de nitrógeno foliar fue menor en la época seca, estos valores fueron para la época húmeda y seca respectivamente de 20.97 ± 1.84 y 18.34 ± 1.17 para *P. fraxinifolium*, de 31.71 ± 1.15 y 26.95 ± 0.61 para *A. nymphaeifolium* epífita, y de 32.36 ± 0.18 y 29.32 ± 1.07 para *A. nymphaeifolium* terrestre.

Figura 29.-Variación mensual del contenido de nitrógeno foliar en *P. fraxinifolium*

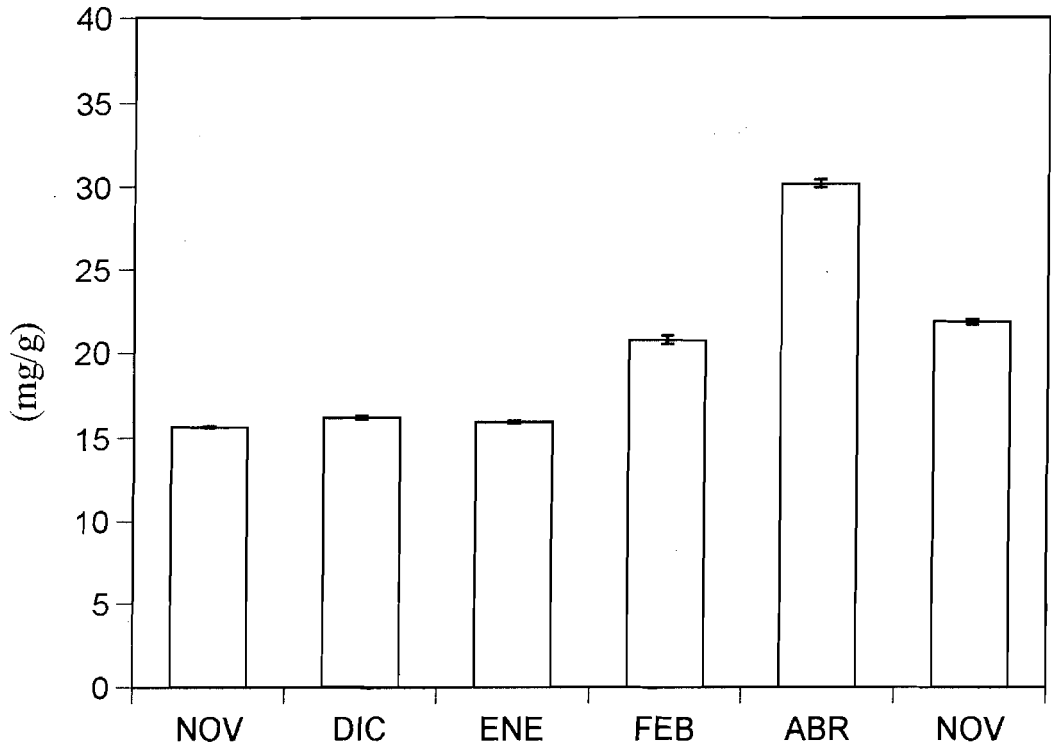


Figura 30.-Variación mensual del contenido de nitrógeno foliar en *A. nymphaeifolium* epífita.

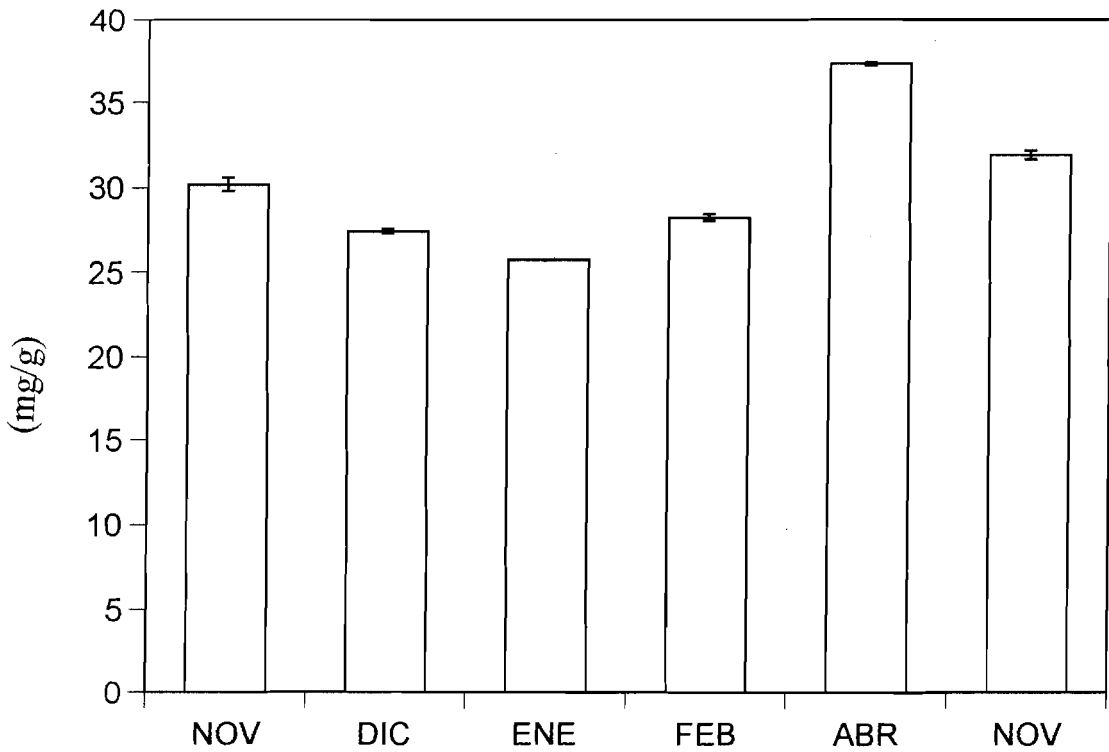
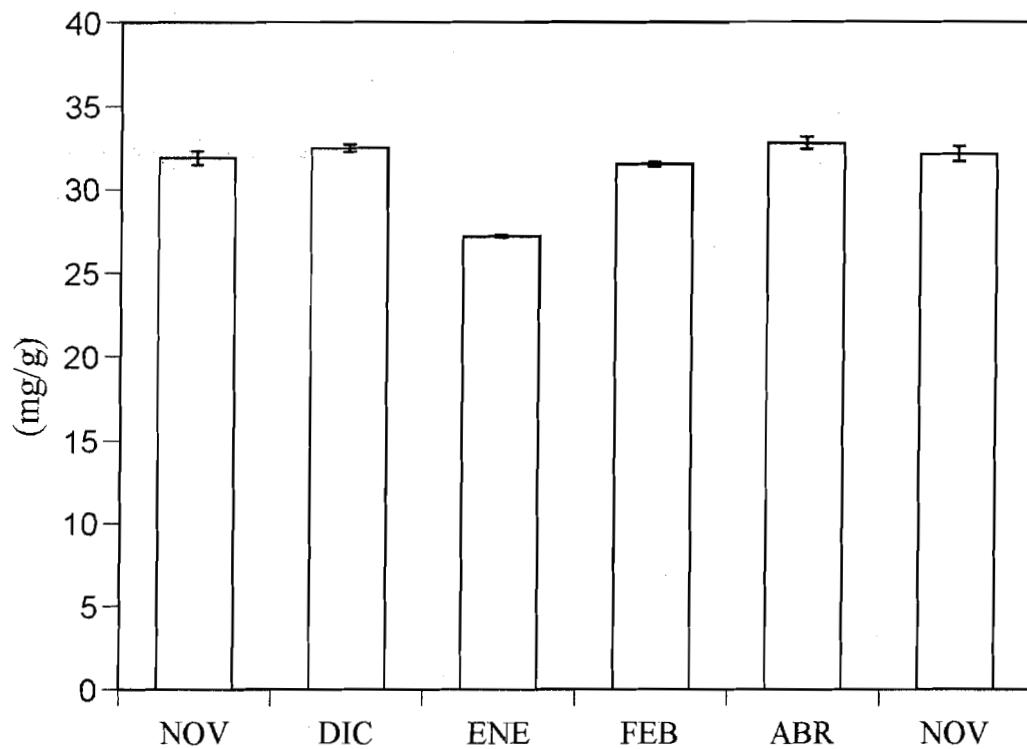


Figura 31.- Variación mensual del contenido de nitrógeno foliar en *A. nymphaeifolium* terrestre



CONTENIDO DE CLOROFILA

La cantidad de clorofila por unidad de peso seco y de área (Tabla 2) fue mayor en *A. nymphaeifolium* terrestre seguida por *P. fraxinifolium* y *A. nymphaeifolium* epífita. *A. nymphaeifolium* terrestre además de tener cantidades de clorofila ligeramente mayores posee un menor peso foliar específico, lo que hace que al expresar estas cantidades por unidad de peso sus valores resulten los mayores. Entre las dos epífitas los mg clorofila/ml fueron mayores en *A. nymphaeifolium* que en *P. fraxinifolium*, pero su mayor peso foliar específico hizo que al expresar estos por unidad de peso el contenido de clorofila fuera ligeramente superior en el helecho.

La relación clorofila a/b sirve para caracterizar plantas de sombra. Esta fue mayor en *A. nymphaeifolium* terrestre (0.9) seguida por *A. nymphaeifolium* epífita (0.86) y fue menor en *P. fraxinifolium* (0.76).

Tabla.2.-CONTENIDO DE CLOROFILA

ESPECIE	CONTENIDO		Relación clorofila a/b	Relación clorofila/nitrógen
	mg/g	mg/m ²		
<i>P. fraxinifolium</i>	1.69 ± 0.30	5.18 ± 0.80	0.76 ± 0.80	0.078 ± 0.010
<i>A. nymphaeifolium</i> epífita	1.60 ± 0.20	4.38 ± 0.50	0.86 ± 0.05	0.050 ± 0.006
<i>A. nymphaeifolium</i> terrestre	2.15 ± 0.11	5.42 ± 0.28	0.90 ± 0.01	0.067 ± 0.004

DISCUSIÓN

Los cursos diarios de las variables microclimáticas, así como de las variables de respuestas de las plantas, son una importante aproximación del funcionamiento de la plantas en su ambiente natural y en conjunto con los estudios en el laboratorio, bajo condiciones controladas, permiten el entendimiento de las adaptaciones de las plantas a ambientes contrastantes.

Tal como se menciona en la introducción, las plantas epífitas de la selva nublada, a pesar de habitar en este ambiente tan húmedo y que climáticamente no presenta déficit hídrico, ocupan un nicho dentro de éste, con condiciones microclimáticas diferentes y donde la naturaleza del sustrato sobre el cual crecen impone diferencias fundamentales con las plantas terrestres de su mismo ambiente, tales como un suministro discontinuo de agua.

MECANISMOS DE REGULACIÓN ESTOMÁTICA

Los resultados indican que existen diferencias entre los mecanismos de regulación de la conductancia estomática y por lo tanto de las pérdidas transpiratorias entre las tres plantas. Los estomas de las tres plantas muestran sensibilidad a los cambios en la diferencia de presión de vapor (DPV), la cual se observa tanto en los gráficos de dispersión como en algunos cursos diarios. Este control parece ser más eficiente en la

planta terrestre ya que solo para ésta se obtuvo un nivel de correlación medio ($R^2=0.41$). En las epífitas la correlación entre éstas variables fue muy baja ya que se observó mucha dispersión a valores bajos e intermedios de DPV. Sin embargo, hay que tener en cuenta que estas relaciones no fueron obtenidas bajo condiciones controladas, y por lo tanto es muy difícil separar los efectos simultáneos de las diferentes variables que influyen en la conductancia estomática.

La respuesta a la humedad del aire es un mecanismo para prevenir extremas pérdidas de agua cuando hay altas demandas evaporativas. Se ha propuesto que éste mecanismo es el resultado de la transpiración cuticular, que a su vez regula el turgor de la epidermis y éste a su vez modifica la apertura estomática por procesos hidroactivos. Otra hipótesis sugiere que es consecuencia de la transpiración de las paredes internas de las células guardianas y acompañantes con incrementos en el DPV, aunque no hay evidencias concluyentes que apoyen esta hipótesis (Schulze y Hall, 1982; Schulze, 1986).

El control estomático mediado por el DPV se ha encontrado en numerosas especies de diferentes formas de vida (Schulze *et al*, 1972; Osonubi y Davies, 1980; Whithead *et al*, 1981 citados en García, 1992), en diferentes especies de bosques nublados enanos (Cavalier, 1986), y dentro de la selva nublada en dos especies de coníferas (Meinzer *et al*, 1984; García, 1992). Además, fue reportado para la hemiepífita primaria *Clusia uvitana*, en su etapa adulta cuando sus raíces tienen acceso al suelo (Zotz y Winter, 1994b). Observar este tipo de control en plantas de ambientes húmedos, así como, en la etapa terrestre de plantas hemiepífitas, tal como en nuestro caso, sugiere que este mecanismo

cumple un rol más importante que aquel mediado por el estatus hídrico foliar o del suelo, cuando en éste existe buena disponibilidad hídrica.

La relación entre G_s vs. Ψ_f muestra que los estomas de las tres plantas también son sensibles en mayor o menor grado a los cambios en el estatus hídrico foliar. Los resultados muestran, que éste mecanismo de control es menos eficiente en la planta terrestre y en el helecho, y solo se evidencia durante el periodo seco, mientras que en *A. nymphaeifolium* epífita se encuentra en las dos épocas, lo cual sugiere una diferencia sustancial entre las dos formas de crecimiento de una misma especie.

Existen evidencias contradictorias para la relación entre G_f y Ψ_f (o turgor foliar) en plantas intactas y vienen del hecho de que el Ψ_f esta relacionado con la transpiración de toda la planta a través de la conductancia hidráulica, y la transpiración es dependiente de la humedad ambiental. Por lo tanto, si la conductancia, el Ψ_f , y la humedad cambian coordinadamente, es imposible estar seguro de cual cambio es primario y cual secundario. Hay evidencias en estudios de campo de que las respuestas estomáticas se correlacionan con el suministro de agua del suelo pero no con el estatus hídrico de la hoja. Sin embargo no se puede excluir un efecto del estatus hídrico foliar, que sería secundario al del estatus hídrico del suelo, teniendo en cuenta que ambos cambian en paralelo (Schulze, 1986). La disminución continua de la conductancia foliar durante el día, observada no solo en los cursos diarios de intercambio de gases, sino también bajo condiciones controladas de las variables ambientales, se puede relacionar con los efectos a largo plazo de la sequía, los

cuales pueden operar a través de cambios en la raíz que a su vez ocasionan cambios en la capacidad fotosintética y en la conductancia foliar (Schulze y Hall, 1982).

Los estomas de muchas plantas terrestres pueden responder a hormonas originadas en la raíz de acuerdo al estatus hídrico del suelo, por un proceso independiente del estatus hídrico del mesófilo. Por lo tanto hay que preguntarse ¿Qué papel cumple este mecanismo de control en plantas que crecen prácticamente sin ningún sustrato que retenga agua alrededor de sus raíces? Nuestros resultados no permiten evaluar este factor, pero es muy probable que un mecanismo de este tipo haya actuado en la marcada disminución de la conductancia estomática en las tres plantas durante el periodo seco. Si esto también se aplica a *A. nymphaeifolium* terrestre, nos estaría indicando que la disponibilidad de agua en el suelo disminuyó, al menos en los primeros centímetros de suelo, a pesar de que es característico de estos ambientes la buena disponibilidad de este elemento durante todo el año. También, puede ser el resultado de un enraizamiento muy superficial.

En *Anthurium bredemeyeri*, tanto en las formas terrestres como en las epífitas la disminución de los potenciales hídricos foliares afectó significativamente a la conductancia estomática, aunque las más afectadas fueron las epífitas (Rada y Jaimez, 1992). Estudiando la relación entre el potencial hídrico y la conductancia foliar en dos helechos epífitos del género *Pyrrhosia*, Sinclair (1983a,b) encontró que a Ψ_f altos la conductancia foliar presentó valores de $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que el potencial hídrico crítico para un aparente cierre estomático (Ψ_{crit}) fue bastante alto (-0.5 y -0.75 MPa).

Los valores de G_s en *A. nymphaeifolium* epífita y en *P. fraxinifolium* son más altos que los que presentan en general las plantas epífitas en la época húmeda, mientras que para la época seca se encuentran dentro del mismo rango. Klüge *et al* (1989) encontraron valores de G_s para el helecho epífita *Asplenium nidus* de $30 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, y similares valores de G_s nocturna para la epífita CAM *Pyrrosia longifolia*. Algunas orquídeas epífitas muestran valores dentro del mismo rango (Goh y Klüge, 1989). En un estudio realizado con tres especies de epífitas, Zotz y Winter (1994a) obtuvieron para la época húmeda y seca respectivamente valores de G_s de 71 y $34 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la orquídea *Catasetum viridiflavum*, 49 y $16 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *Polypodium crassifolium*, y 80 y $35 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *Clusia uvitana*.

Entre las tres plantas, el helecho fue el que presentó las mayores tasas de conductancia y transpiración, así como una menor sensibilidad estomática a parámetros hídricos. Sin embargo esto no quiere decir que esta planta posea un bajo nivel de control estomático tal como se describe para los pteridófitos terrestres en general (Hollinger, 1987). La fuerte disminución de la conductancia observada durante el periodo seco demuestra que *P. fraxinifolium* si posee un buen control estomático, que parece ser característico de los helechos epífitos.

POTENCIALES HÍDRICOS Y SUS COMPONENTES

A pesar de las diferencias entre los sustratos sobre los cuales crecen las dos formas de crecimiento de *A. nymphaeifolium*, los valores de Ψ_f y su tendencia diaria fueron

bastante similares durante la época húmeda. Ambas plantas mantuvieron Ψ_f bastante positivos, cuya relativa constancia durante el día fue el resultado de las menores tasas de conductancia y transpiración, sobre todo durante las horas de mayor demanda evaporativa. La similitud del comportamiento de este parámetro en ambas plantas, durante este periodo, puede estar indicando que ambas poseen un acceso adecuado al recurso hídrico, aunque cabe resaltar, que en *A. nymphaeifolium* epífita los potenciales hídricos foliares fueron siempre ligeramente menores que en la terrestre. Durante la época seca, las diferencias entre las dos formas de crecimiento fueron más evidentes, lo que indica que en este periodo, las diferencias entre los sustratos son determinantes en el comportamiento hídrico de estas plantas. Estos resultados son similares a los reportados por Rada y Jaimez (1992) para *Anthurium bredemeyeri*.

En vista de la naturaleza de los sustratos en los que crecen las dos formas de crecimiento de *A. nymphaeifolium*, se esperarían mayores diferencias en el estatus hídrico de ambas. Las posibles razones que expliquen estos resultados pueden ser:

-La menor resistencia a la conductividad hidráulica como resultado de la menor longitud del tallo y las diferencias entre los sistemas de absorción y de conducción, ayudan a mantener un buen estatus hídrico en la epífita.

-Aunque las G_s fueron ligeramente menores en la epífita, esto determinó una diferencia mayor en sus tasas de transpiración, que contribuye también a mantener altos potenciales hídricos.

-Durante el periodo húmedo, a pesar de que no ocurre precipitación durante el lapso de medición, la humedad ambiental es bastante alta, y la vegetación y por lo tanto los troncos de los árboles permanecen húmedos la mayor parte del día

-Un enraizamiento superficial en las plantas terrestres, esto es probable ya que estas plantas se encontraban en etapas avanzadas de desarrollo y probablemente aun no lograban trepar por no tener cerca un árbol.

P. fraxinifolium presentó menores potenciales hídricos y las mayores variaciones diurnas de éste. Estas diferencias podrían ser explicadas por el menor control estomático de esta planta lo que conduce a tener mayores tasas transpiratorias; al mismo tiempo su menor conductividad hidráulica impide una eficiente reposición de las pérdidas de agua. Mantener altas tasas de conductancia foliar y transpiración, y Ψ_f más negativos, puede significar que esta planta es más tolerante al estrés hídrico. Los valores de potenciales hídricos foliares de este helecho, son bastante cercanos a los reportados para el helecho epífita *Polypodium crassifolium* (Zotz y Winter, 1994a).

Los efectos del estrés hídrico pueden ser mitigados por la habilidad de la planta de regular su potencial osmótico. Si los tejidos apropiados no son capaces de alterar el potencial osmótico para mantener turgor bajo esas circunstancias, los cloroplastos pronto sobrepasan su abastecimiento de CO_2 y la reproducción puede verse afectada (Benzing, 1989). Además, el potencial de turgor juega un papel muy importante en el mantenimiento de ciertas funciones fisiológicas tales como el movimiento estomático, el

transporte a través de la membrana y la expansión y división celular (Zimmerman, 1978 y Hsiao *et al*, 1976; citados en Orozco 1986).

Todas las plantas presentaron disminución de los potenciales osmóticos de saturación y en el punto de pérdida de turgor en la época seca, lo que indica que existió ajuste osmótico en todas ellas. La capacidad de ajuste osmótico fue mayor en *A. nymphaeifolium* epífita, seguida por el helecho y en último lugar *A. nymphaeifolium* terrestre; este resultado concuerda con el hecho de que las plantas epífitas se enfrentan a un estrés hídrico mayor que las plantas terrestres debido a la carencia de un sustrato que acumule agua en el periodo de sequía. El potencial hídrico foliar mínimo siempre fue mayor que los potenciales osmóticos de pérdida de turgor, lo que indica que estas plantas no llegaron a perder turgor en ningún momento.

Los valores de $\Psi\pi^0$ y $\Psi\pi^{100}$ en las dos epífitas, fueron menores a los reportados en la literatura para similares formas de crecimiento. *A. nymphaeifolium* terrestre y epífita presentan valores de Ψ_f y comportamiento diario similares a los señalados por Rada y Jaimez (1994), para *Anthurium bredemeyeri* tanto epífita como terrestre, sin embargo sus $\Psi\pi^0$ y $\Psi\pi^{100}$, resultaron más negativos que los de éstas últimas. En las formas epífitas de las dos especies, los valores de las dos variables son más positivos en el periodo húmedo que en las plantas terrestres, mientras que en el periodo seco se hacen más negativos, lo que indica que las epífitas poseen una mayor capacidad de ajuste osmótico.

Sinclair (1983a y b) en un estudio realizado con dos especies de helecho y tres orquídeas, encontró, en todos los casos, potenciales osmóticos de saturación bastante

altos, que van desde -0.33 hasta -0.69 MPa para las orquídeas y alrededor de -0.55 MPa para los helechos, indicando que estos poseen un jugo celular bastante diluido, y consecuentemente una presión de turgor baja, incluso cuando las plantas están completamente hidratadas. Un jugo celular bastante diluido permite que con grandes disminuciones del contenido de agua durante periodos de sequía, el potencial hídrico disminuya lentamente. Harris (1918 citado en Benzing, 1990) encontró que el potencial osmótico del follaje epífita fue de dos a tres veces menos concentrado que el de los porófitos y el de las hierbas del sotobosque. Adicionalmente en el estudio realizado por Putz y Holbrook (1987 citados en Benzing, 1990), con cinco especies de hemiepífitas estranguladoras, encontraron que en su etapa epífita, estas plantas poseían un potencial osmótico de saturación más alto en promedio que aquellas cuyas raíces ya habían penetrado en el suelo, concluyendo que el hemiepifitismo es más beneficioso para tener acceso eventual al agua más que a nutrientes y a luz.

La posible explicación de porqué las epífitas mantienen un jugo celular bastante diluido, puede ser que a diferencia de los árboles estas plantas no tienen que *soportar grandes columnas de agua y su asociada resistencia hidráulica*. Un jugo celular diluido sugiere que las epífitas están bien equipadas para anticipar la sequía y minimizar los riesgos de daño por estrés hídrico. Por otro lado altos $\Psi\pi$ indican menores Ψ_p (potenciales de turgor) y por lo tanto una alta sensibilidad estomática, asumiendo un ajuste osmótico insignificante (Benzing 1990).

Los bajos potenciales osmóticos en las especies aquí analizadas, en comparación con similares formas de crecimiento, pueden ser el resultado, en parte, de un fuerte ajuste osmótico debido a la intensidad del periodo de sequía. El ajuste osmótico debe ser una importante estrategia para soportar los periodos de sequía en éstas plantas, ya que ellas no poseen mecanismos especializados para la retención de agua, tales como solapamiento de las hojas, como en las bromelias, retención de humus en sus raíces, y acumulación de agua en sus tejidos.

Probablemente una de las estrategias que permite a los helechos crecer como plantas epífitas es su alta tolerancia a la sequía, que le permite incluso presentar pérdidas parciales de turgor. Según los resultados de las curvas presión volumen, *P. fraxinifolium* no presentó pérdida de turgor durante la época seca. Sin embargo, estando bastante avanzado este periodo, se observó en muchas de estas plantas, que las hojas se enroscaban y se tornaban de color marrón, con la muerte de la mayoría de ellas, lo que indica que esta es una planta decídua, lo que le permite evadir los periodos de sequía.

CONTENIDO DE NITRÓGENO

En las tres plantas, el contenido de nitrógeno promedio fue menor en la época seca, lo que es de esperarse, ya que en este periodo la disponibilidad de agua es mucho menor, y por lo tanto, existe un impedimento para la absorción de nutrientes.

Por otro lado, entre las dos formas de crecimiento de *A. nymphaeifolium*, la planta terrestre presenta menor variación mensual, y mayor contenido de nitrógeno foliar tanto en la época húmeda como en la seca, lo cual no es sorprendente teniendo en cuenta que esta planta crece en el suelo, y por lo tanto, tiene una disponibilidad de agua y de nutrientes mayor que una epífita que crece sobre el tronco desnudo o sólo acumula pequeñas cantidades de humus. Las diferencias en contenido de nitrógeno foliar pueden ser el reflejo de las diferencias en el estatus hídrico del sustrato.

El contenido de nitrógeno depende fuertemente del sustrato sobre el cual crecen las plantas epífitas. Putz y Holbrook (1986) no encontraron evidencias de deficiencias nutricionales en plantas del género *Ficus* que crecían como epífitas, encontrando cinco veces más cantidad de nitrógeno y diez veces más cantidad de fósforo en el humus epifítico que en las muestras de suelo. Para la hemiepífita *Clusia rosea*, Ball *et al* (1991) encontraron contenidos de nitrógeno significativamente menores en plántulas epífitas que crecieron en pequeñas acumulaciones de humus en comparación con plántulas terrestres, mientras que fueron significativamente más altos en plántulas que crecían en tanques de *Aechmea lingulata*. Comparando otras especies que crecían como terrestres y como epífitas encontraron que en las bromelias *Ae. lingulata* y *Tillandsia utriculata* el contenido de nitrógeno es independiente del hábito de crecimiento, mientras que en las aráceas *Anthurium acaule* y *A. cordatum*, las formas epífitas contenían menores cantidades. Teniendo en cuenta las diferencias en el ambiente de luz en el que

crecen ambas formas de vida de *A. nymphaeifolium*, se esperaría un mayor contenido de nitrógeno en las plantas menos expuestas, lo cual se relaciona con las adaptaciones a las bajas densidades de flujo fotónico (Givnish, 1988; Field and Mooney, 1986; Field, 1988; Lüttge *et al* ,1991; citados en Ball *et al*, 1991).

CONTENIDO DE CLOROFILA

Las plantas de sombra poseen mayor cantidad de clorofila (a+b) por unidad de peso seco que las hojas de plantas que crecen a mayor exposición, lo cual está asociado con la capacidad de utilización de bajas densidades de flujo cuántico en los ambientes sombreados (Medina, 1986a). El mayor contenido de clorofila en la planta terrestre así como en el helecho, indica que estas plantas están adaptadas para explotar ambientes con menores niveles de radiación, como el piso del bosque, o los sitios menos expuestos del dosel, en el caso del helecho.

El incremento de la proporción de clorofila b con respecto a la clorofila a se ha interpretado como una respuesta adaptativa para maximizar la capacidad de cosechar luz de los cloroplastos bajo condiciones de baja luminosidad (Dale y Causton, 1992). Sin embargo, a pesar de que *A. nymphaeifolium* terrestre presenta mayor cantidad de clorofila, como adaptación a un ambiente con menor radiación, la relación clorofila a/b es similar a la de *A. nymphaeifolium* epífita, que crece en mayores radiaciones. Esta relación es menor en *P. fraxinifolium* lo que concuerda con el hecho de que esta planta crece en ambientes menos expuestos del dosel.

La relación clorofila/ nitrógeno se puede utilizar como un índice para caracterizar plantas de sombra. Tanto *P. fraxinifolium* como *A. nymphaeifolium* terrestre presentan una mayor relación clorofila/ nitrógeno que *A. nymphaeifolium* epífita. Los estudios de la relación clorofila/nitrógeno en plantas de sol y sombra, indican que las plantas de sombra tienen mayor cantidad de clorofila por unidad de nitrógeno que las plantas de sol, lo cual se relaciona con la mayor eficiencia en la utilización de las bajas intensidades de luz, y en una mayor alocación del nitrógeno foliar a las membranas tilacoides de los cloroplastos en plantas de sombra (Azócar, 1969; citada en Medina, 1986a; Evans, 1989; citado en Garcia 1992).

RESPUESTA FOTOSINTÉTICA

Existen dos factores que representan los principales limitantes de la fotosíntesis en plantas epífitas: la radiación, sobre todo para aquellas epífitas que crecen en los estratos más bajos del dosel, y el más importante la disponibilidad de agua.

Además del gradiente vertical de radiación, la heterogeneidad del dosel resulta en una gran variabilidad de la disponibilidad de luz en los estratos inferiores. Para plantas que crecen en diferentes estratos dentro del bosque, las diferencias en sus ambientes lumínicos deben verse reflejadas en la respuesta adaptativa de la fotosíntesis a la RFA.

En las tres plantas estudiadas la respuesta fotosintética a la RFA fue característica de plantas de sombra. Sin embargo, se encontraron importantes diferencias en los puntos de saturación de luz entre *A. nymphaeifolium* epífita y terrestre y entre las dos especies epífitas. El punto de saturación en *A. nymphaeifolium* epífita fue intermedio entre plantas obligadas de sombra y plantas de sol (Ball *et al*, 1991), y fue dos veces mayor que el de *A. nymphaeifolium* terrestre y *P. fraxinifolium*. Esto significa que *A. nymphaeifolium* epífita presenta adaptación de su aparato fotosintético a las mayores intensidades de luz, como resultado del cambio en el ambiente lumínico a lo largo de su ciclo de vida. Esta adaptación a intensidades de luz superiores se refleja también en los menores contenidos de clorofila, y en la menor relación clorofila/nitrógeno de *A. nymphaeifolium* epífita.

De las curvas de A versus RFA se deduce que *P. fraxinifolium* crece en sitios más sombreados que *A. nymphaeifolium* epífita. En parte el éxito de este grupo de plantas en la colonización de los hábitats epifíticos se debe a que su patrón de tolerancia a la sequía, que a diferencia de las plantas CAM, es compatible con la ocupación de los estratos más sombreados del bosque (Benzing, 1989). Numerosos autores señalan que la ocupación de los sitios más sombreados del dosel, más que tolerancia a los bajos niveles de luz, obedece a requerimientos hídricos, ya que en estos sitios la humedad es superior.

La respuesta fotosintética frente a la RFA, disminuyó durante la época seca en las tres plantas, probablemente como consecuencia del estrés hídrico. Sin

embargo, en promedio las tasas de asimilación fueron similares en las dos épocas, o incluso superiores en la terrestre durante la época seca, ya que en este periodo, las tres plantas recibieron una mayor proporción de radiación a intensidades por debajo de 100 y $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, que son bien aprovechadas por éstas, y no son lo suficientemente altas como para producir fotoinhibición.

Crecer como una planta epífita significó una ventaja sobre plantas terrestres de la misma especie que se encuentran en el piso del bosque, principalmente en el periodo de mayor disponibilidad hídrica. Las plantas epífitas recibieron una mayor cantidad de radiación que la planta terrestre, principalmente durante el periodo húmedo, lo que dió como resultado mayores tasas de asimilación en las primeras, situación que seguramente se mantiene durante la época seca, solo que en este caso, ocurrió una perturbación que permitió que las plantas terrestres recibieran mayor radiación, durante la época seca.

Asumiendo que las epífitas se encuentran sometidas a un déficit hídrico superior que el de las plantas terrestres, lo que se refleja en la mayor disminución de los Ψ_f , esperaríamos que la asimilación fuera afectada en mayor grado que en una planta terrestre que tiene mayor acceso al recurso hídrico. Sin embargo, comparando las dos formas de crecimiento de *A. nymphaeifolium*, a pesar de que la forma epífita parece presentar mayor control estomático, la diferencia entre las tasas de conductancia foliar fue muy poca. Incluyendo en esta comparación a *P. fraxinifolium*, se observa que en el periodo de sequía, las conductancias foliares en

las tres plantas fueron bastante similares; por lo tanto, de existir **limitación** estomática sobre la asimilación, sería del mismo grado en las tres plantas. En este caso, no se cumple la hipótesis que plantea que *A. nymphaeifolium* epífita debería tener una mayor restricción en la asimilación, al tener un mayor control estomático. Los resultados parecen indicar que la radiación fue el factor que determinó las diferencias entre las tasas de asimilación entre las diferentes formas de crecimiento.

Estudios realizados con la hemiepífita *Clusia uvitana* (Zotz y Winter, 1994b) revelaron que la luz fue el factor principal en la determinación de las tasas máximas de asimilación, mientras que el agua fue de importancia secundaria. Estos mismos autores concluyeron en un estudio realizado con dos especies epífitas y una hemiepífita, que en la etapa epífita el estatus hídrico tuvo mayor influencia que la luz en el intercambio de gases, y que la productividad fue más vulnerable a la sequía, obteniendo tasas de fijación en la oscuridad para la CAM facultativa *Clusia uvitana* cuatro veces inferiores a las del periodo húmedo (Zotz y Winter, 1994a).

En *Clusia rosea*, otra estranguladora, el uso de agua cambia cuando son adultas y tienen acceso al suelo. Las plantas juveniles en su etapa epífita utilizan CAM más frecuentemente que las adultas, sin embargo la capacidad de mantener un rendimiento estable por todo el año depende del sustrato (Ball *et al*, 1991).

Observando la severa disminución de Gs, además de la reducción en los potenciales hídricos durante el periodo seco, cabe preguntarse ¿Afectan estos factores las tasas de asimilación, y por lo tanto el crecimiento en la época seca ?. La mejor forma de evaluar la influencia de los estomas en la reducción de la asimilación

en un periodo de estrés hídrico es por medio de las curvas de asimilación versus la concentración interna de CO_2 (A/c_i). Se intentó realizar estas curvas en el laboratorio, pero ésto no fue posible debido a que las muestras permanecían en buen estado por periodos muy cortos de tiempo. Sin embargo, los resultados muestran que la relación entre la concentración de CO_2 interno y CO_2 ambiental (c_i/c_a) disminuye muy levemente en las tres plantas durante la época seca, lo cual no sería suficiente para atribuir a limitaciones estomáticas, la disminución en la respuesta fotosintética. Esto parece indicar que la principal limitación de la asimilación en las tres plantas ocurrió dentro del mesófilo; ya que incluso con una marcada disminución en A , c_i se puede elevar indicando que la limitación incrementa en gran extensión dentro del mesófilo (Long, 1985).

La reducción de la conductancia estomática raramente es la causa principal de la reducción en la tasa de A , ya que los estomas funcionan para minimizar las pérdidas de vapor de agua mientras que limitan solo marginalmente la asimilación de CO_2 . Aunque los estomas pueden estar casi cerrados bajo severas condiciones de estrés hídrico, ellos no necesariamente representan un marcado incremento en la limitación de la asimilación de CO_2 , sino pueden simplemente reflejar la pérdida de la capacidad de asimilar CO_2 dentro del mesófilo. Por lo tanto la fuerte correlación entre A y G_s , se debe a un ajuste de esta última para nivelarse con la capacidad fotosintética intrínseca más que ser una relación causal (Long, 1985; Pearcy, 1987).

Se ha encontrado que la reducción en la capacidad del mesófilo es la característica dominante en los casos en que A disminuye debido a estrés hídrico

inducido (Farquhar y Sharkey, 1982). La capacidad bioquímica de la fotosíntesis es de algún modo disminuida por el estrés hídrico. Es posible que después de largos periodos de estrés hídrico la síntesis de proteínas sea afectada, lo que puede envolver un real decrecimiento en la capacidad de la fotosíntesis sobre todo a altas intensidades de luz (fotoinhibición) (Farquhar *et al*, 1989).

RELACIÓN A/Gs

La asimilación de CO₂ está linealmente correlacionada con la conductancia foliar cuando esta tiene valores bajos, mientras que a conductancias mayores, la asimilación de CO₂ aumenta en menor grado con los aumentos de la conductancia (Osmond *et al*, 1980). La manera en que la asimilación de CO₂ y la conductancia foliar están correlacionadas parece tener un gran significado ecológico. En nuestro caso se obtuvo una alta correlación en *A. nymphaeifolium* epífita (Fig. 36) durante la época seca, en la terrestre la correlación fue más baja (Fig. 37); mientras que en el helecho se obtuvo una correlación media durante la época húmeda (Fig. 35). Farquhar (1978a; Schulze y Hall, 1982), demostró que una asociación lineal entre la conductancia y la capacidad de asimilación es consistente con el concepto de un óptimo funcionamiento de los estomas propuesto por Cowan y Farquhar (1977; citado en Schulze y Hall, 1982), que implica la maximización de las ganancias de carbono a un nivel dado de transpiración diaria. Un mayor acoplamiento de estas variables en las plantas epífitas y en consecuencia

Figura 32.-Relación entre la tasa de asimilación (A) y la conductancia foliar (Gs) para *P. fraxinifolium* en la época húmeda (●) y seca (○).

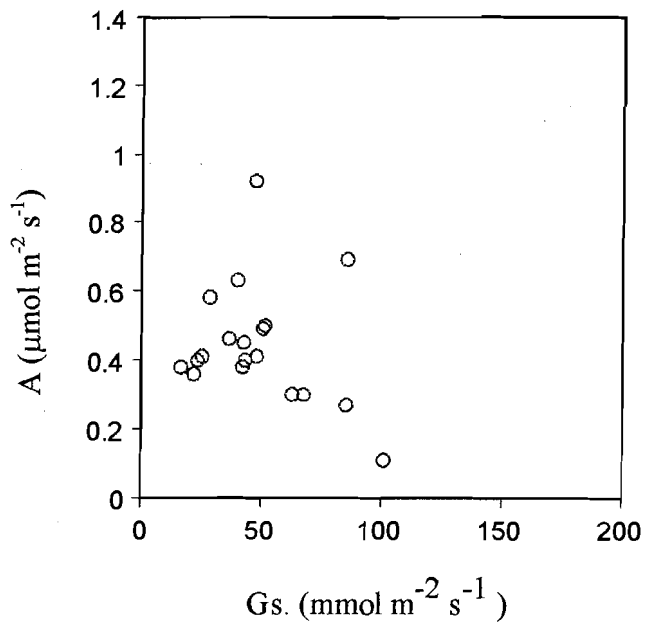
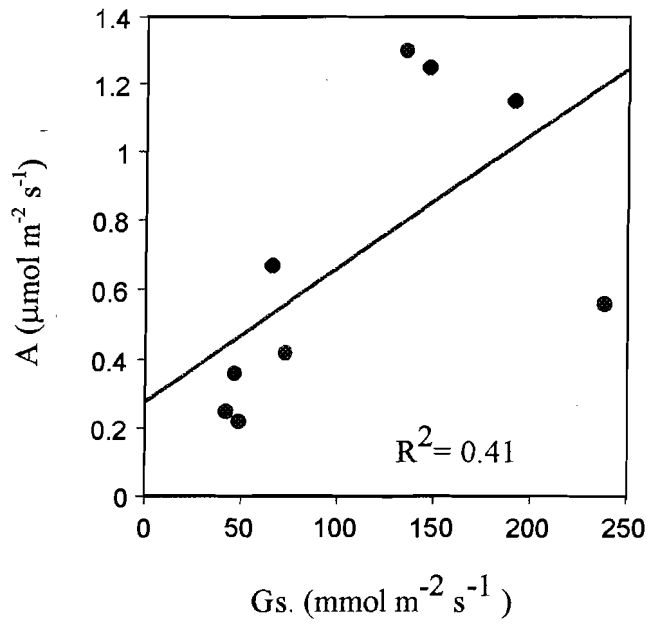


Figura.33.-Relación entre la tasa de asimilación (A) y la conductancia foliar (Gs) para *A. nymphaeifolium* epífita en la época húmeda (●) y seca (○).

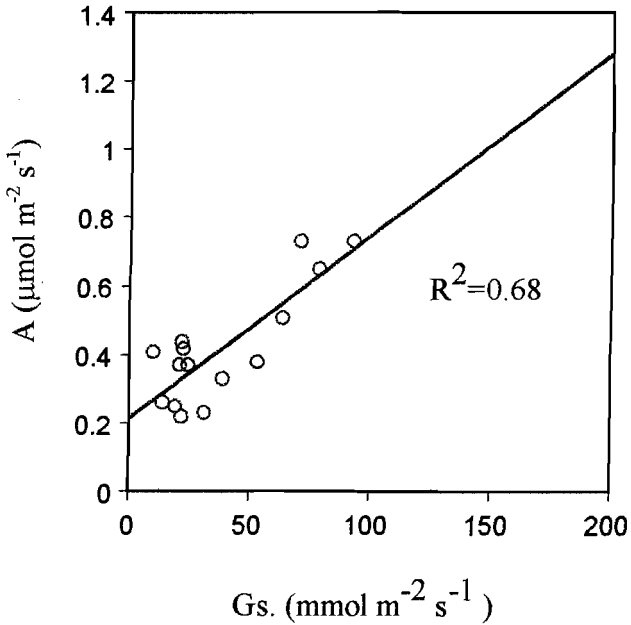
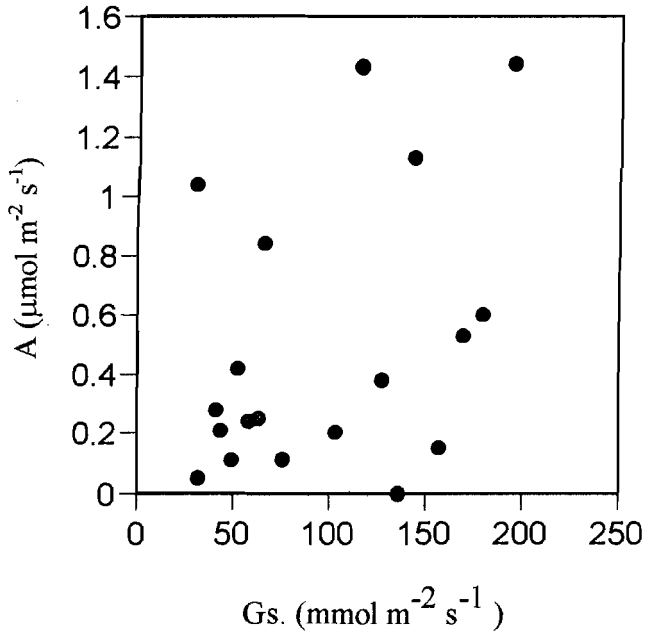
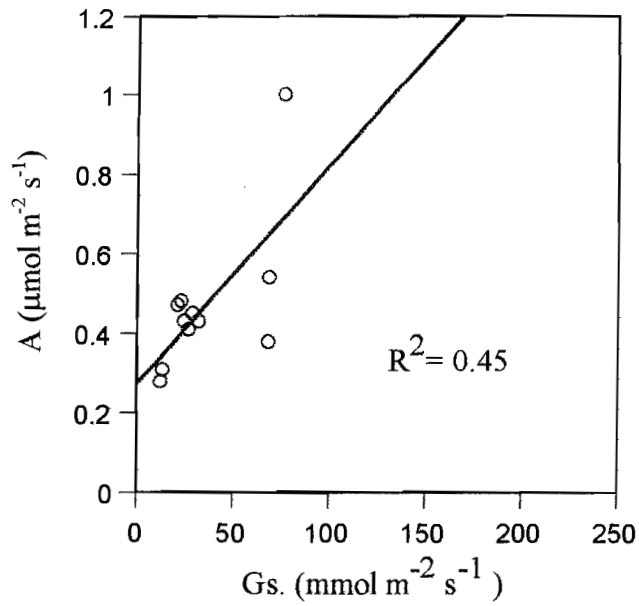
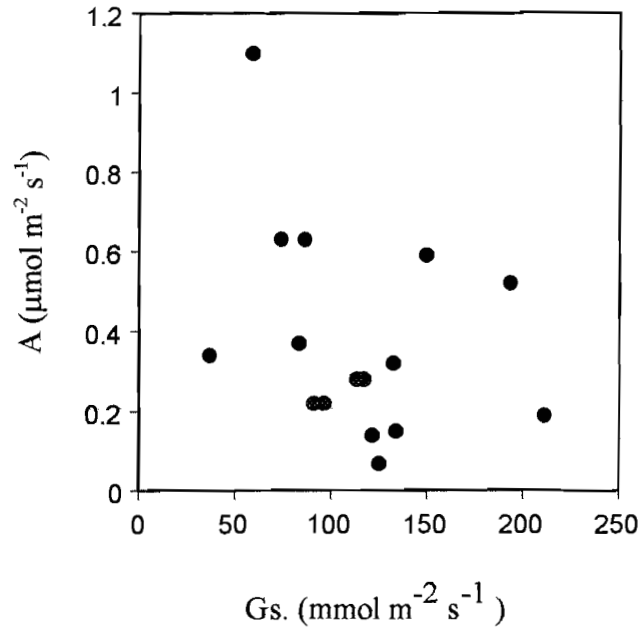


Figura 34.-Relación entre la tasa de asimilación (A) y la conductancia foliar (Gs) para *A. nymphaeifolium* terrestre en la época húmeda (●) y seca (○).



una mayor eficiencia intrínseca en el uso de agua, representa una adaptación a el hábitat microclimáticamente más seco en el cual ellas crecen . Si durante las variaciones ambientales o de las condiciones internas de la planta, la asimilación de CO_2 y la conductancia foliar cambian proporcionalmente de tal manera que se obtenga una relación lineal que pase por el origen, la concentración interna de CO_2 permanece constante, y si la temperatura foliar y el DPV no varían, la eficiencia en el uso de agua también permanece constante (Schulze y Hall, 1982). Sin embargo en estas plantas la relación no pasa por el origen, lo que indica que uno de los dos factores responde más fuertemente que el otro a cambios del ambiente o de las condiciones internas de la planta . En este caso ni la concentración interna de CO_2 , ni la eficiencia en el uso de agua permanecerían constantes. Una pendiente poco inclinada significa que existe una alta eficiencia intrínseca en el uso de agua; relaciones de este tipo han sido observadas en plantas C4 y en plantas C3 sometidas a sequía (Schulze y Hall, 1982).

EFICIENCIA DE USO DE AGUA (EUA) Y EFICIENCIA INTRÍNSECA DE USO DE AGUA (EIUA).

Como ya se ha mencionado, la apertura estomática conduce a la toma de CO_2 necesaria para la fotosíntesis, también resulta en una inevitable pérdida de agua. Un parámetro útil para relacionar ambos flujos es la eficiencia de uso de agua, que se

define como la cantidad de CO_2 fijado por unidad de agua perdida (Nobel, 1991). Los más altos valores de EUA en *A. nymphaeifolium* epífita en comparación con *P. fraxinifolium* y *A. nymphaeifolium* terrestre, evidencian la ventaja de esta planta en comparación con la terrestre que crece a nivel del suelo y recibe menor radiación y sobre el helecho que posee un menor control sobre las pérdidas de agua.

Todas las plantas presentaron un aumento significativo de la EUA durante el periodo seco como resultado del severo cierre estomático que se produjo en esta época, mientras que la tasa de asimilación disminuyó en un menor grado. Una reducción de la conductancia foliar, sirve para restringir en gran medida las pérdidas transpiratorias mientras que su efecto sobre la asimilación es mucho menor.

Por otra parte, para comparar la eficiencia de uso de agua entre diferentes especies, y eliminar el efecto de los factores externos sobre la transpiración, resulta conveniente utilizar la eficiencia intrínseca de uso de agua, la cual se define como la cantidad de CO_2 asimilado para una dada conductancia estomática. Las tres plantas presentaron valores bastante bajos de EIUA, y las diferencias entre épocas y sobre todo entre las tres plantas fueron menos evidentes. En este caso el helecho presentó la mayor EIUA lo que significa que la mayor conductancia estomática representó una ventaja para la asimilación de CO_2 .

CONCLUSIONES

- A pesar de las diferencias en los sustratos sobre los cuales crecen cada una de las plantas estudiadas, el periodo de menor disponibilidad hídrica influyó de la misma manera sobre las tasas de conductancia y transpiración de las tres especies.
- *A. nymphaeifolium* epífita presenta un mayor control estomático que *A. nymphaeifolium* terrestre, mediado por los potenciales hídricos foliares, y en menor grado por el aumento del DPV, mientras que en la forma terrestre, la conductancia estomática está regulada por el DPV. Por otra parte, *P. fraxinifolium* presenta menor control de la conductancia estomática, influenciado débilmente tanto por el DPV como por los potenciales hídricos foliares.
- La respuesta fotosintética frente a la RFA disminuyó en las tres plantas durante la época seca, como consecuencia del estrés hídrico. Sin embargo, las tasas de asimilación promedio se mantuvieron, como resultado de los mayores niveles de luz recibidos en este periodo.
- Las diferencias en las tasas de asimilación entre *A. nymphaeifolium* epífita y terrestre fueron principalmente el resultado de la diferencia en sus ambientes lumínicos, más que a la disponibilidad del recurso hídrico. Las dos plantas epífitas presentan ventajas sobre la terrestre, ya que el recibir mayores cantidades de RFA, presentan tasas de asimilación superiores. Además, como resultado de las diferencias en el ambiente de luz, *A. nymphaeifolium* epífita presentó un punto

de saturación de luz dos veces mayor que el de *A. nymphaeifolium* terrestre, menor contenido de clorofila y menor relación clorofila/nitrogeno.

- El punto de saturación de *P. fraxinifolium* es típico de plantas de sombra obligadas, y a pesar de que se encuentran en el mismo estrato, es la mitad del valor de el de *A. nymphaeifolium* epífita. Esto indica que ésta planta habita en sitios menos expuestos del dosel.
- Las tres plantas presentaron ajuste osmótico en la época seca. La capacidad de ajuste osmótico fue mayor en *A. nymphaeifolium* epífita seguida por *P. fraxinifolium* y por último en *A. nymphaeifolium* terrestre, lo que concuerda con la disponibilidad hídrica del microambiente que ocupa cada una de estas plantas.
- *P. fraxinifolium* es más tolerante a la sequía que *A. nymphaeifolium* tanto epífita como terrestre, ya que durante el periodo de menor disponibilidad hídrica mantiene mayores tasas de conductancia, a pesar de la mayor reducción en sus potenciales hídricos foliares.

REFERENCIAS

- ARNON, D. I. (1949) Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, 24: 1-15.
- ATAROFF, M. (1994) Dinámica y balance hídrico en una selva nublada andina. Proyecto del C.D.C.H.T., Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- BALL, E.; HANN, J.; KLUGE, M.; LEE, H. S. J.; LÜTTGE U.; ORTHEN, B.; POPP, M.; SCHMITT, A.; TING I. P. (1991) Ecophysiological compartment of the tropical CAM-tree *Clusia* in the field. *New Phytologist*, 117: 473-481.
- BENZING, D.H. (1989) The mineral nutrition of epiphytes. En U. Lüttge (Ed.) *Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag. Berlin. pp. 167-197.
- BENZING, D.H. (1990) *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge University Press, Cambridge, New York. pp. pp. 354.
- CAVALIER, J. (1986) Relaciones hídricas y de nutrientes en bosques enanos nublados. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. pp 273
- CHACÓN, M. B. (1995) Composición y distribución en tamaños de Nayades de Ephemeroptera que derivan en la corriente de dos ríos andinos de la Alta Montaña

en el Edo. Mérida, Venezuela. Tesis de Maestría, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. pp. 33.

CHAPIN, F. S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 11: 233-260.

CHAZDON, R. L.; FETCHER, N. (1984) Light environments of Tropical Forest. En Medina E., Mooney H., Vazquez-Yanes C. (Eds). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. The Hague. Boston. Lancaster. pp. 27-36.

DALE, M. P.; CAUSTON, D. R. (1992) Use of the chlorophyll a/b ratio as a bioassay for the light environment of the plant. *Functional Ecology*, 6: 190-196.

DIAZ P., R. A. (1995) Caracterización ecológica del clima en una selva nublada andina . (datos no publicados) Proyecto de Tesis de Maestría. Post-grado de Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

FARQUHAR, G.; SHARKEY, T. D. (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33: 317-345.

FARQUHAR, G.; WONG, S.; EVANS, J.; HUBICK, K. (1989) Photosynthesis and gas exchange.

FIELD, C.; BALL, J.; BERRY, J. (1989) Photosynthesis: principles and field techniques. En: Pearcy R., Ehleringer J., Mooney H. y Rundel (Eds.). *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*. Chapman and Hall. London-New York. pp. 209-253.

GARCIA, C. (1992) Efectos del ambiente de luz en la respuesta fotosintética, anatomía foliar y relaciones hídricas en plántulas de dos especies arbóreas de la selva nublada de la Carbonera. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. pp. 164.

GILDNER, B.; LARSON, D. (1992) Seasonal changes in photosynthesis in the desiccation-tolerant fern *Polypodium virginianum*. *Oecologia*, 89: 383-389.

GOH, C. J.; KLUGE, M. (1989) Gas exchange and water relations in epiphytic orchids. En U. Lüttge (Ed.) *Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag. Berlin. pp. 139-166.

HAMILTON, L.; JUVIK, J.; SCATENA, F. (1993) The Puerto Rico Tropical Cloud Forest Symposium: Introduction and workshop synthesis. En: L. Hamilton, J. Juvik, F. N. Scatena (Eds.) *Tropical Montane Clouds Forest. Proceedings of an International Symposium*. UNESCO-USDA (IITF).

HOLLINGER, D. (1987) Photosynthesis and stomatal conductance patterns of two fern species from different forest understoreys. *Journal of Ecology*, 75: 925-935.

KLUGE, M.; AVADHANI, P. N.; GOH, C. J. (1989) Gas exchange and water relations in epiphytic tropical ferns. In: *Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology*. Lüttge, U. (Ed.) Springer-Verlag. pp 87-108.

LAMPRECHT, H. (1954) Estudios silviculturales en los bosques del valle de la Mucuy, cerca de Mérida. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

LONG, S. P. (1985) Leaf gas exchange. En: Barber, J. and Baker, N. R. Photosynthetic Mechanisms and the Environments. Elsevier Science Publishers B. V. (Biomedical Division).

LONG, S. P ; HALLGREN, J. E. (1987) Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. En: Coombs, J., Hall, D. O., Long, S. P. y Scurlock, J. (Eds.) Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis. Second edition. Pergamon Press. Oxford, England.

LÜTTGE, U. (1989) Vascular epiphytes: setting de scene. En U. Lüttge (Ed.) Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology. Springer-Verlag. Berlin. pp. 1-12.

MARTIN, C. E. (1994) Physiological ecology of the Bromeliaceae. The Botanical Review, 60(1): 1-35.

MASINI, L. (1977) Proyecto de un sendero de interpretación de la naturaleza en el área de la Mucuy. Trabajo de Ascenso. Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

MEDINA, E. (1986a). Aspectos ecofisiológicos de las plantas de bosques nublados tropicales: el bosque nublado de Rancho Grande. En: Huber, O. (Ed.) La Selva Nublada de Rancho Grande. Parque Nacional "Henri Pittier". Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas. pp. 189-196.

MEDINA, E. (1986b) Forest, savannas and montane tropical environments. En: Baker, N. R. and Long, S. P. (Eds.) Photosynthesis in Contrasting Environments. Elsevier Science Publishers B. V. (Biomedical Division).

MEINZER, F.; GOLDSTEIN, G.; JAIMES, M. (1984). The effect of atmospheric humidity on stomatal control of gas exchange in two tropical coniferous species. *Can Journal of Botany*, 62: 591-595.

MÜLLER, L. (1961) Un aparato de microKjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. *Turrialba*, 11(1): 17-25.

NOBEL, P. (1991) *Physicochemical and environmental plant physiology*. Academic Press, Inc. California. pp. 455.

OROZCO, A. (1986) Economía hídrica en rosetas juveniles de *Espeletia* en el páramo desértico. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. pp. 95.

OSMOND, C. B.; WINTER, K.; ZIEGLER, H. (1982) Functional significance of different pathways of CO₂ fixation in photosynthesis. En: O. Lange, P. Nobel, C. Osmond y H. Ziegler. (Eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology, Physiological Plant Ecology II*, Vol 12B. Springer, Berlin. pp 497-547.

PEARCY, R. W.; BJÖRKMAN, O.; CALDWELL, M. M.; KEELEY, J.; MONSON, R. K.; STRAIN, B. (1987). Carbon gain by plants in natural environments. *BioScience*37(1): 21-29.

PEARCY, R. W.; EHLERINGER, J. R.; MOONEY, H. A. and RUNDEL, P. W. (1989) *Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall. London. New York. pp 430-431.

PUTZ, F.; HOLBROOK, N. (1986) Notes on the natural history of hemi-epiphytes. *Selbyana*, 9: 61-69.

RADA, F.; JAIMEZ, R. (1992) Comparative ecophysiology and anatomy of terrestrial and epiphytic *Anthurium bredemeyeri* Schott in a tropical Andean cloud forest. *Journal of Experimental Botany*, 43: 723-727.

RADA, F. (1993) Respuesta estomática y asimilación de CO₂ en plantas de distintas formas de vida a lo largo de un gradiente altitudinal en la Alta Montaña Tropical Venezolana. Tesis de Doctorado, Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela, pp. 125.

SARMIENTO, G.; MONASTERIO, M.; AZÓCAR, A.; CASTELLANOS, E.; SILVA, J. (1971) Vegetación Natural. Estudio integral de las cuencas de los ríos Chama y Capazón. Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

SCHULZE, E. (1986) Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and the soil. *Annual Review of Plant Physiology*, 37: 247-274.

SCHULZE, E.; HALL, A. (1982). Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. En: Lange, O; Nobel, P.; Osmond, C. and Ziegler, H. (Eds.) *Physiological Plant Ecology II, Water Relations and Carbon Assimilation*. Encyclopedia of Plant Physiology. Vol 12 B. Springer-Verlag. Berlin. Heiderberg-New York. pp. 181-230.

SINCLAIR, R. (1983a) Water relations of tropical epiphytes: Relationships between stomatal resistance, relative water content and the components of water potential. *Journal of Experimental Botany*, 34(149): 1652-1663.

SINCLAIR, R. (1983b) Water relations of tropical epiphytes: Performance during droughting. *Journal of Experimental Botany*, 34 (149): 1664-1675.

SMITH, J. A. C. (1989) Epiphytic Bromeliads. En U. Lüttge (Ed.) *Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag. Berlin. pp.109-138.

STADTMÜLLER, T. (1987) Los bosques nublados en el trópico húmedo. Universidad de las Naciones Unidas.

STEYERMARK, J.; HUBER, O. (1978) *Flora del Avila*. Publicación especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas. pp. 971.

TYREE, M.; HAMMEL, H. (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relation of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany*, 23: 267-282.

VARESCHI, V. (1968) Helechos Vol II. En: T. Lasser (Ed.) *Flora de Venezuela*. Edición especial del Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.

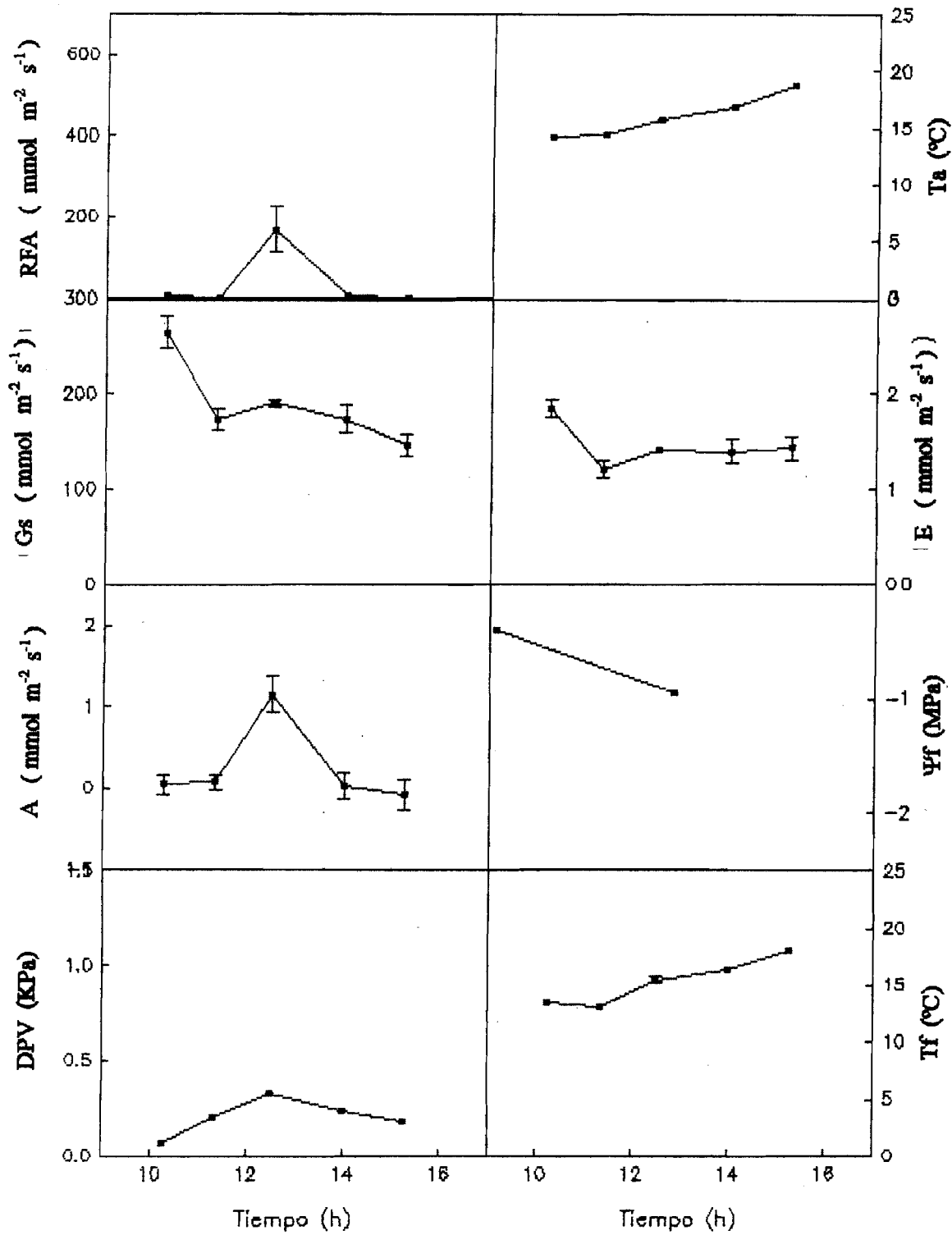
VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G. D. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153: 376-387.

ZOTZ, G.; WINTER K. (1994 a) Annual carbon balance and nitrogen-use efficiency in tropical C3 and CAM epiphytes. *New Phytologist*, 126: 481-492.

ZOTZ, G.; WINTER K. (1994 b) A one year study on carbon, water and nutrient relationships in a tropical C3-CAM hemi-epiphyte, *Clusia uvitana* Pittier. *New Phytologist*, 127:45-60.

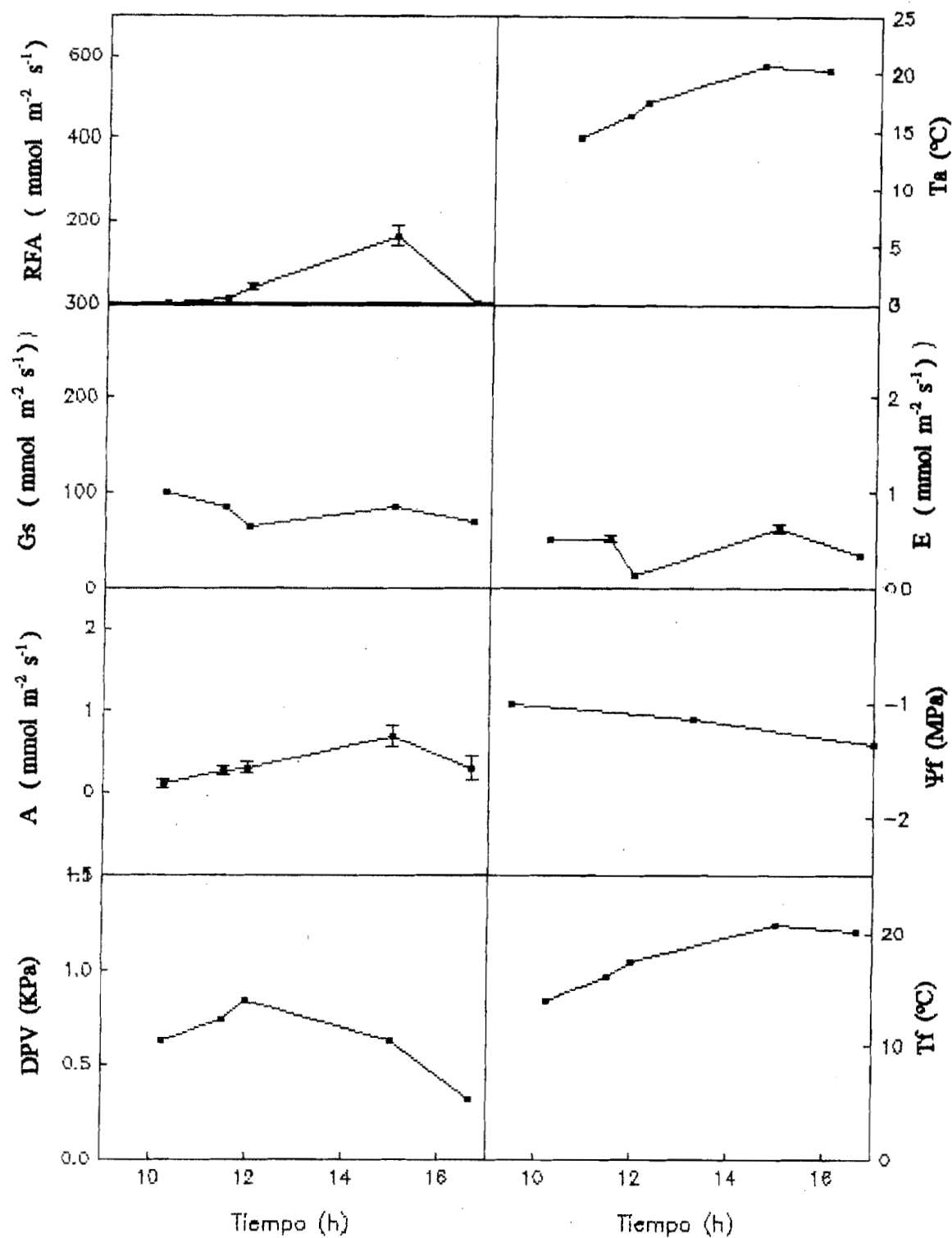
ANEXOS

1.1 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *P. fraxinifolium* realizado el 07/12/94.

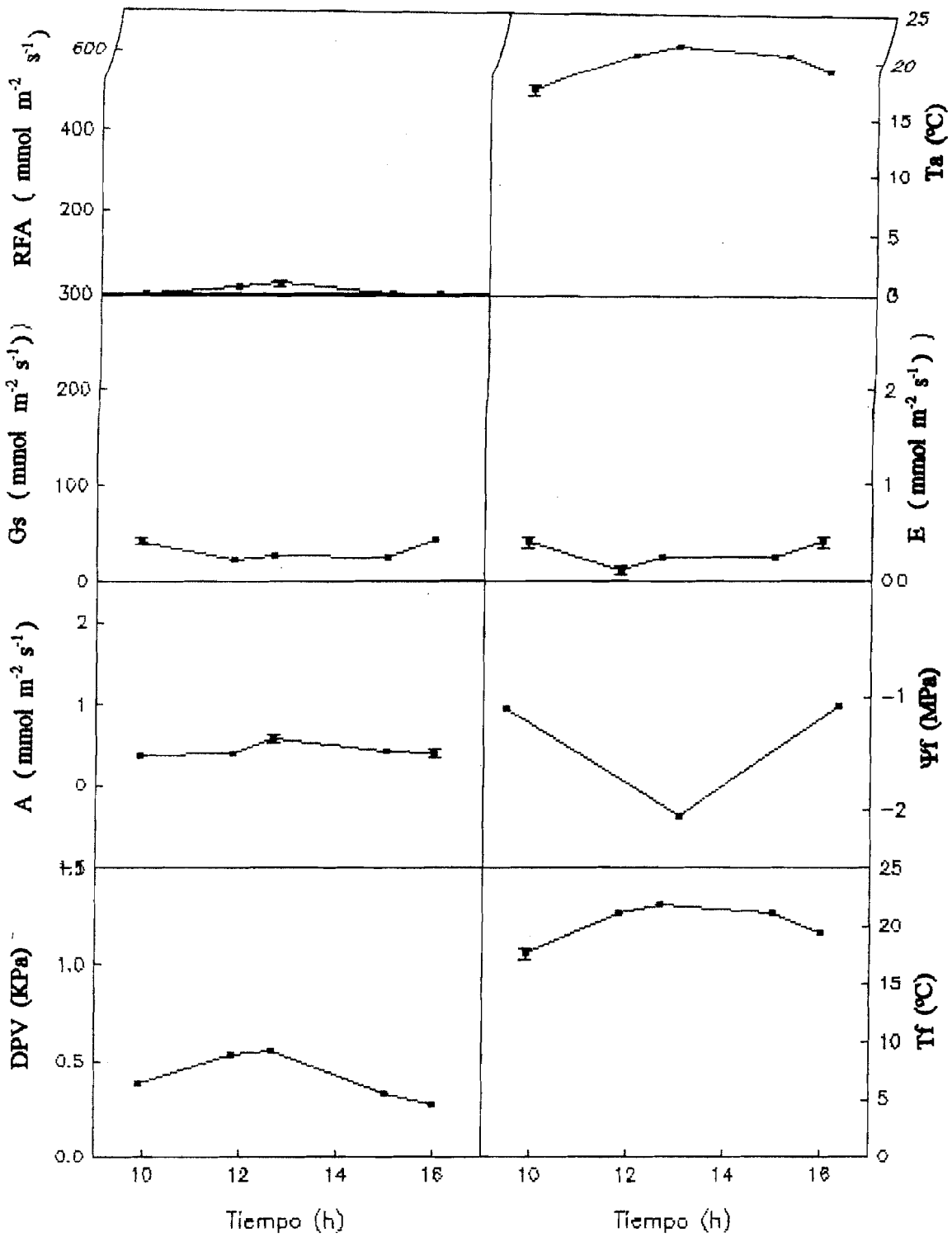


RFA: radiación fotosintéticamente activa, **Ta:** temperatura del aire, **Gs:** conductancia foliar, **E:** transpiración, **A:** asimilación de CO₂, **Ψf:** potencial hídrico foliar, **DPV:** diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire. **Tf:** temperatura foliar.

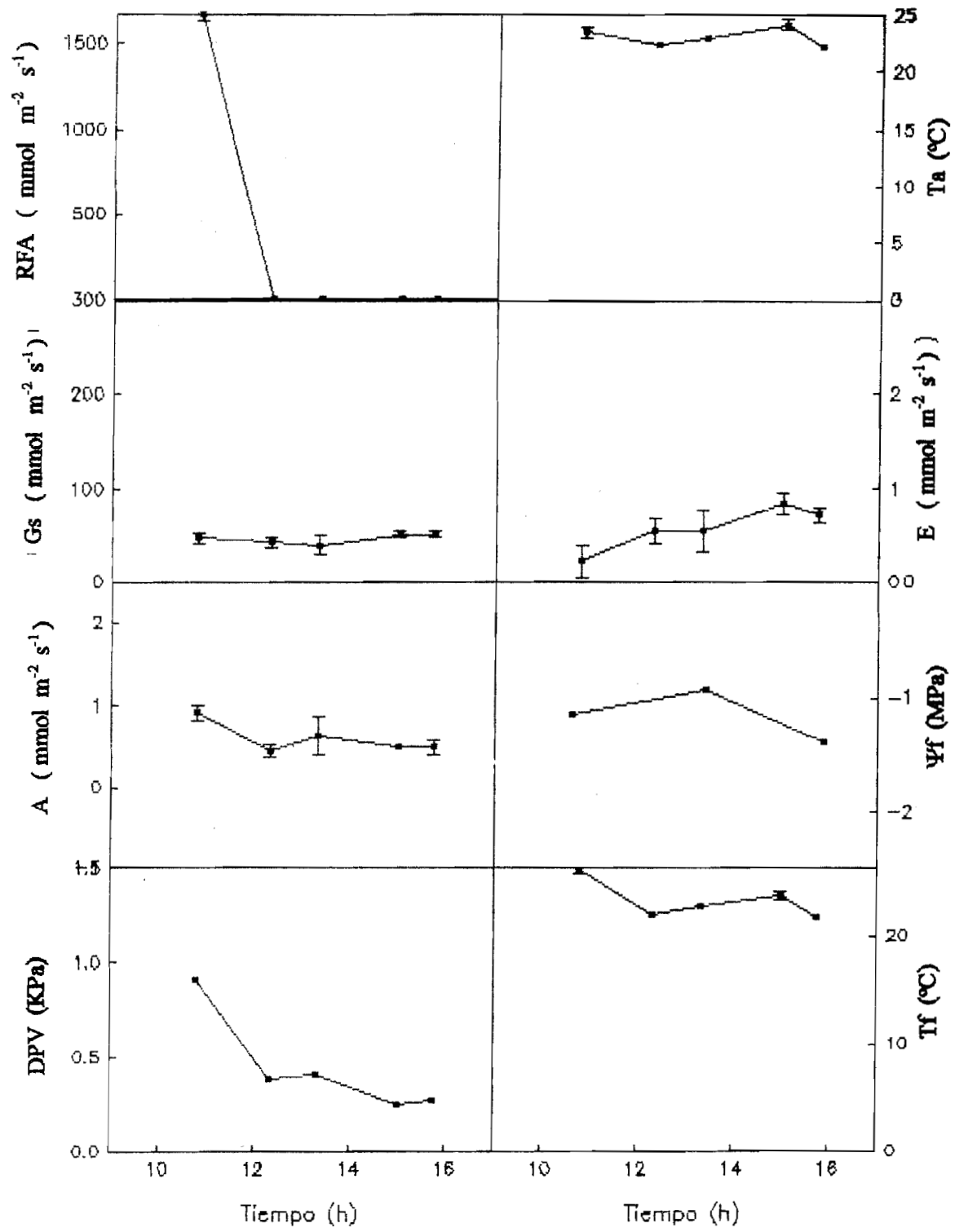
1.2 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *P. fraxinifolium* realizado el 26/01/95, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



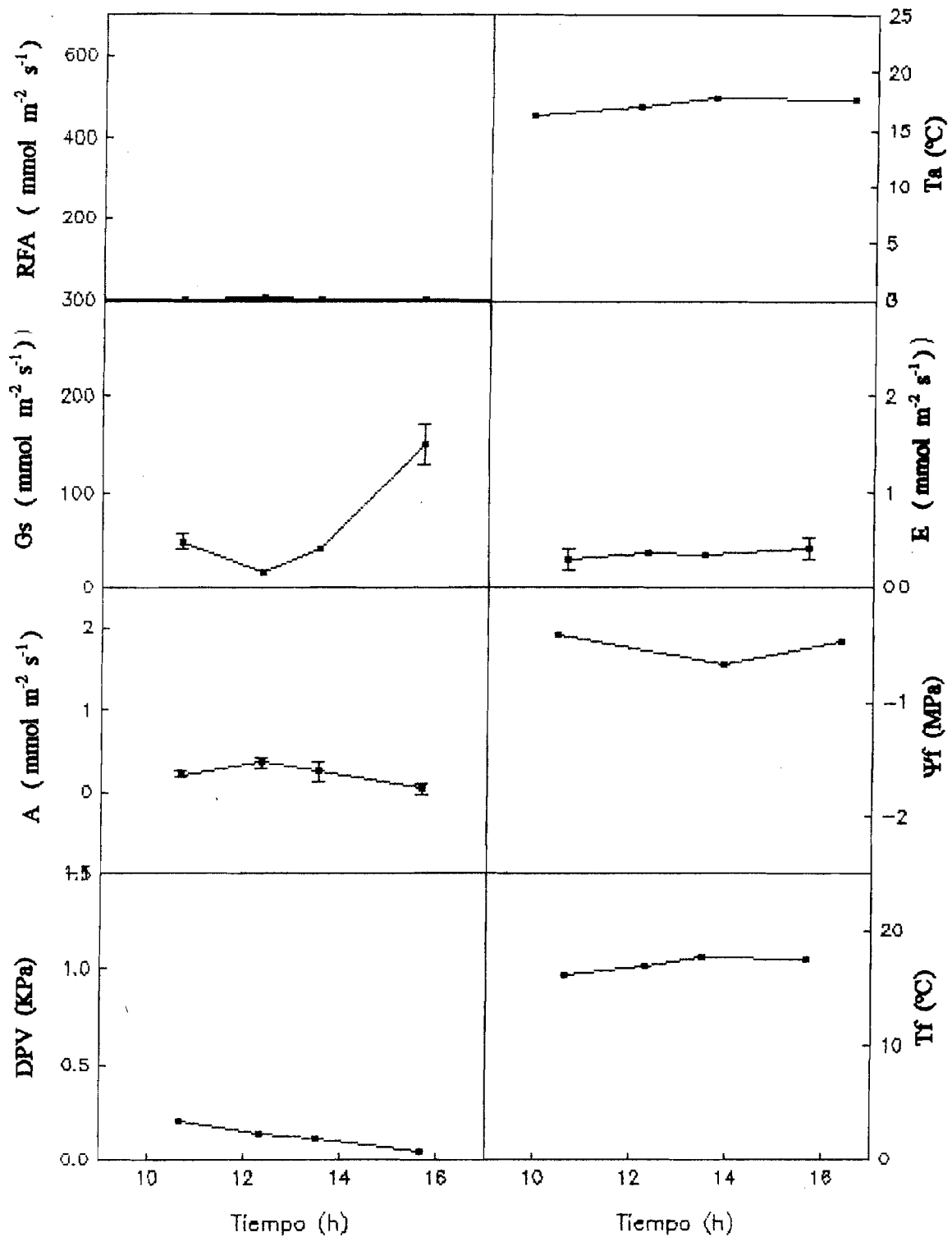
1.3 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídras para *P. fraxinifolium* realizado el 21/02/95, simbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



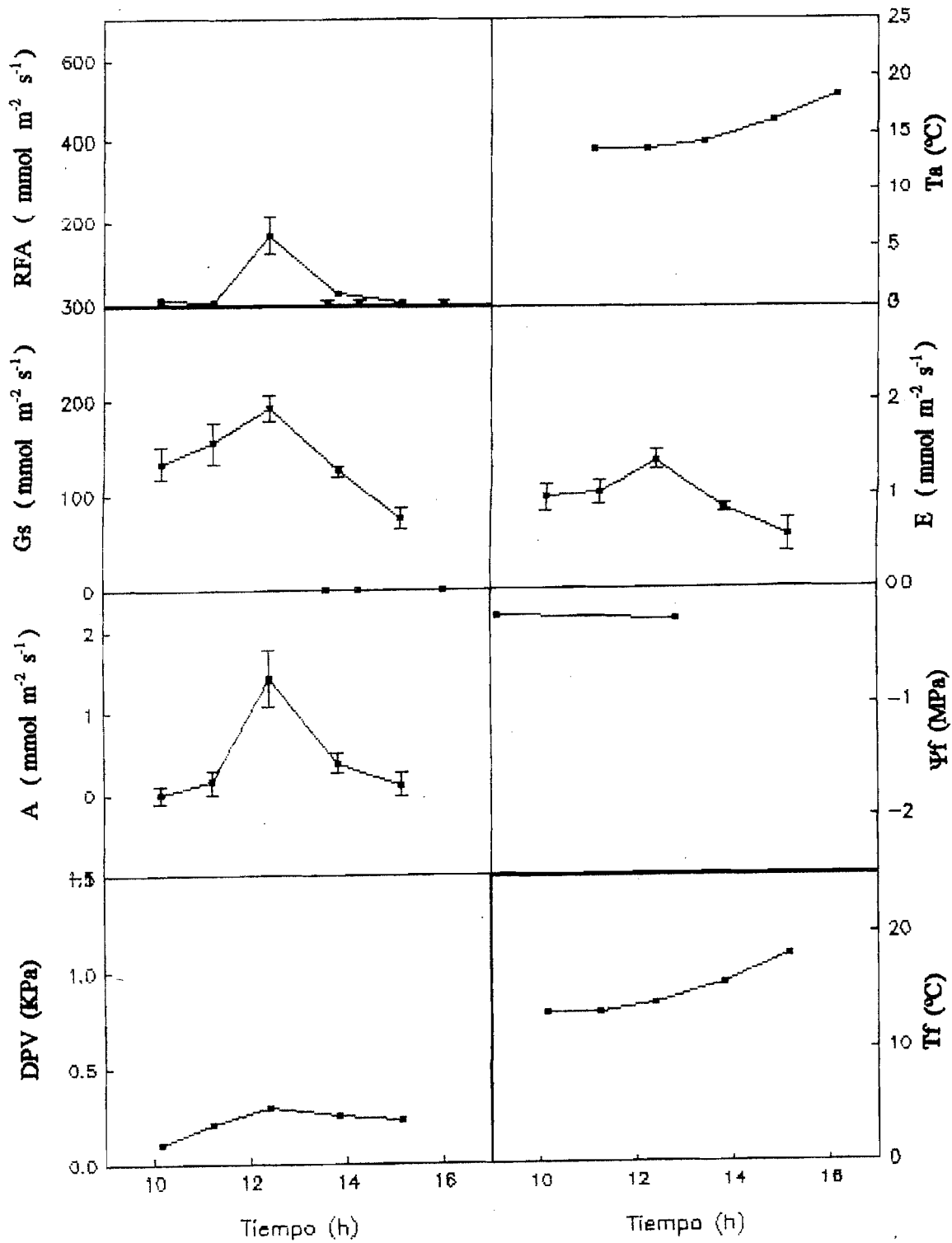
1.4 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *P. fraxinifolia* realizado el 07/04/95, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



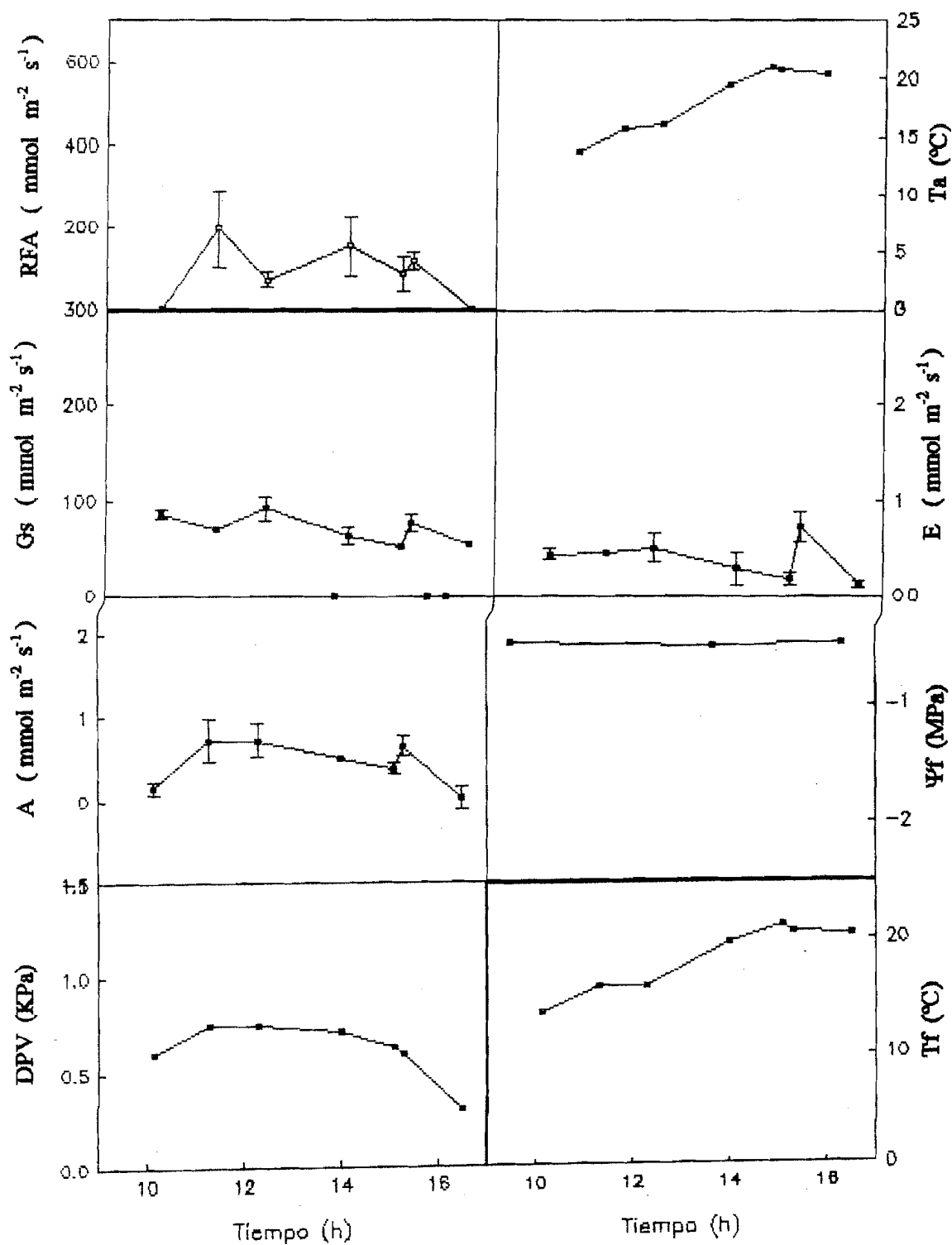
1.5 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *P. fraxinifolium* realizado el 03/10/95, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



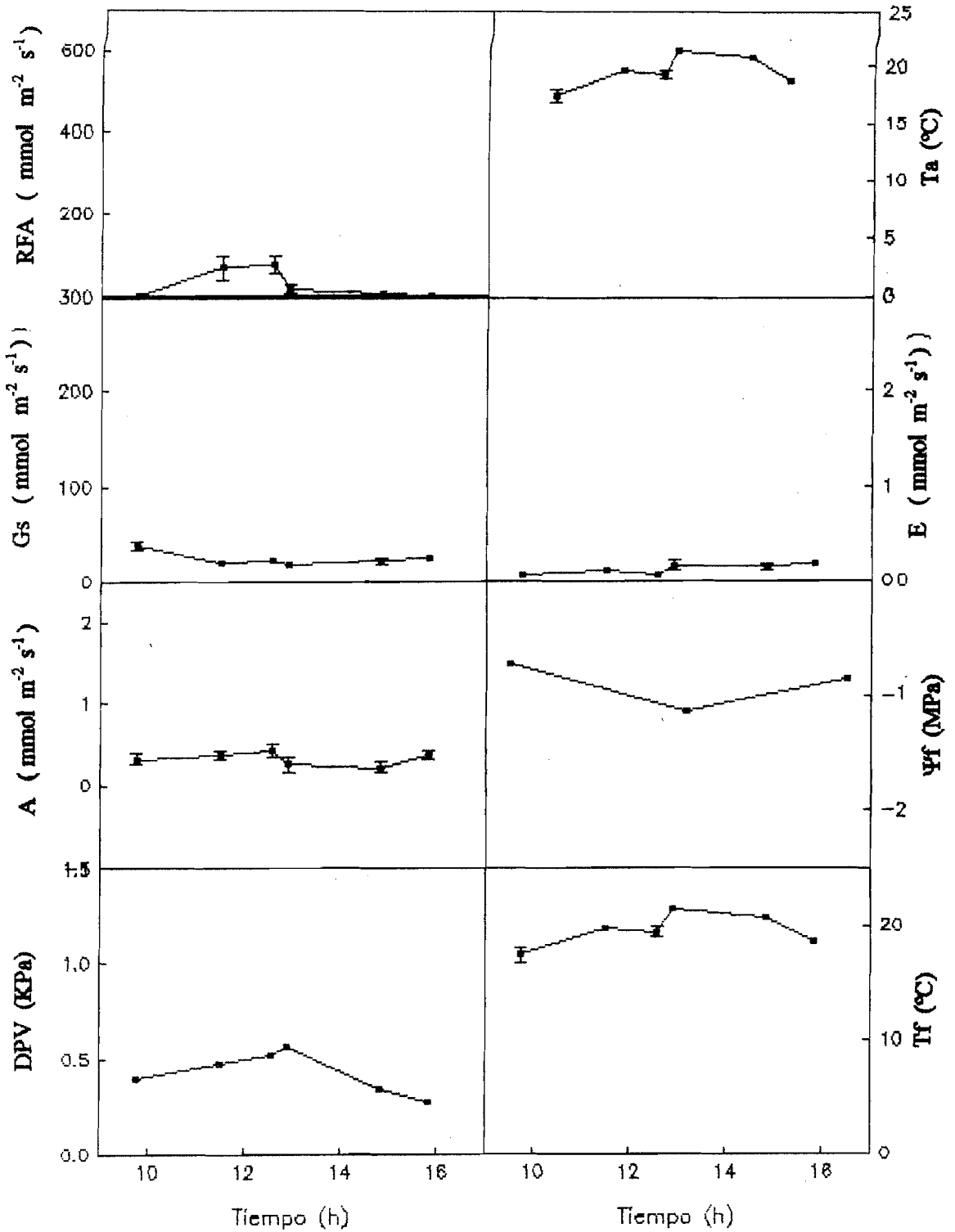
1.6 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *A. nymphaeifolium* epífita realizado el 07/12/94, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



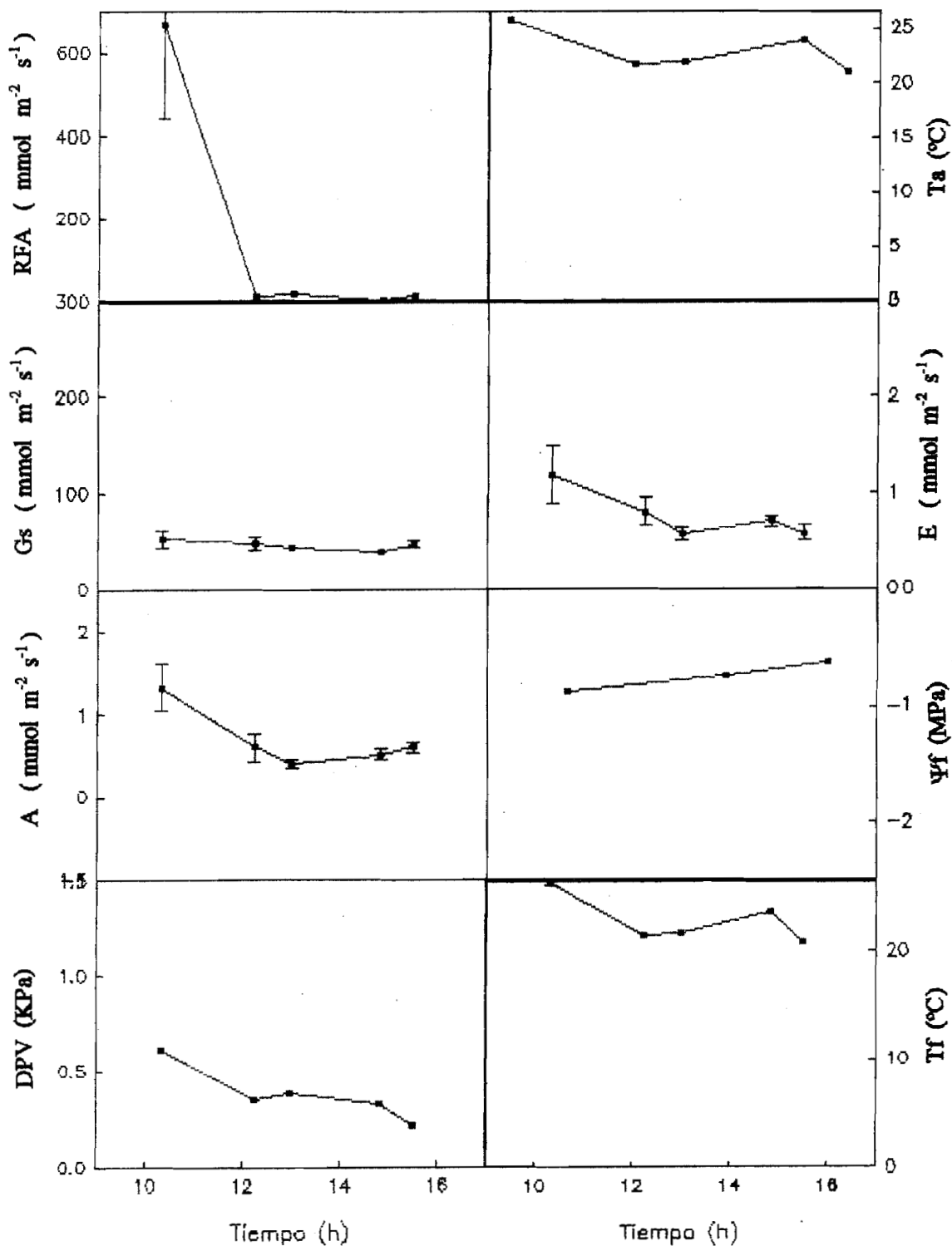
1.7 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *A. nymphaeifolium* epífita realizado el 26/01/95, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



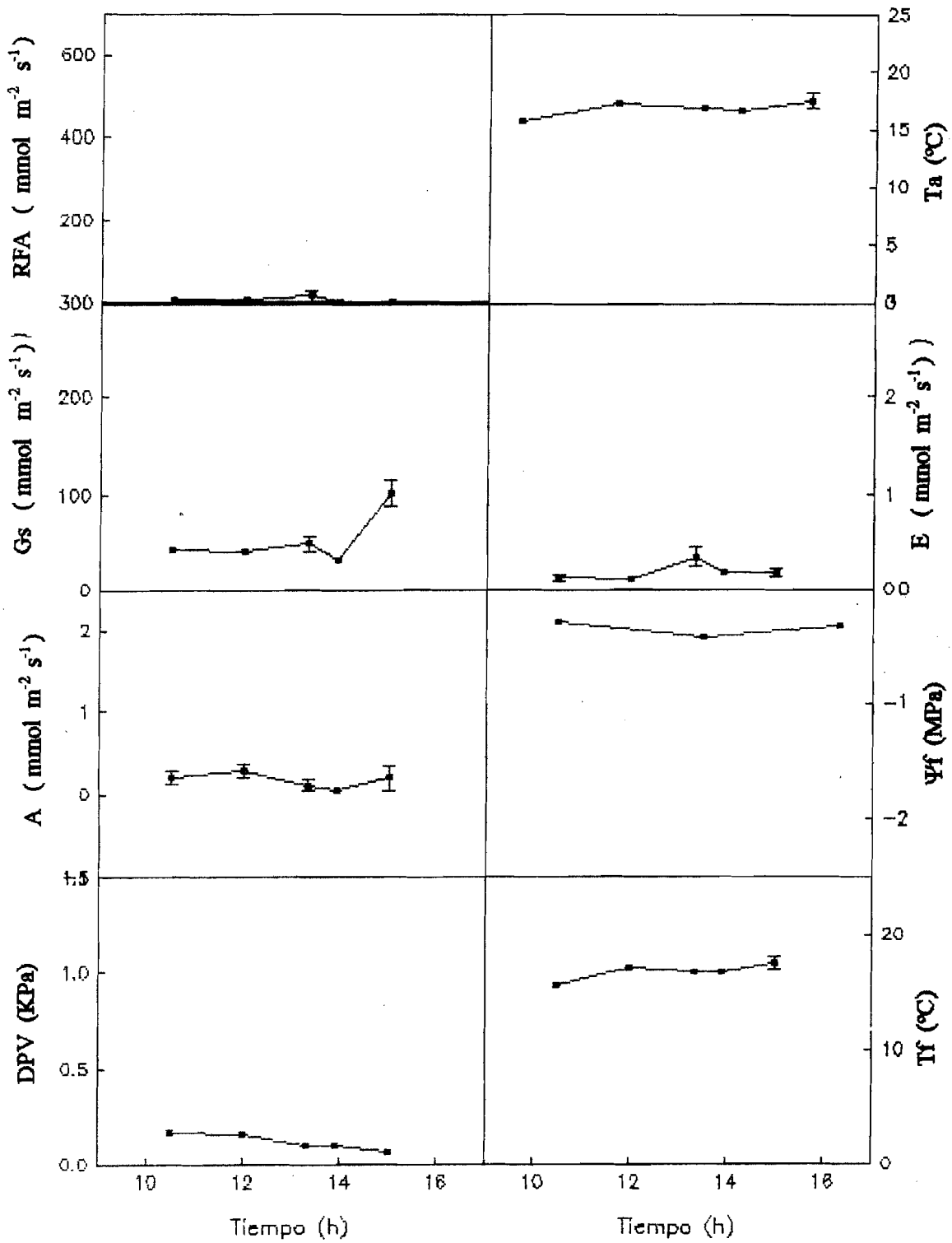
1.8 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *A. nymphaeifolium* epífita realizado el 21/02/95, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



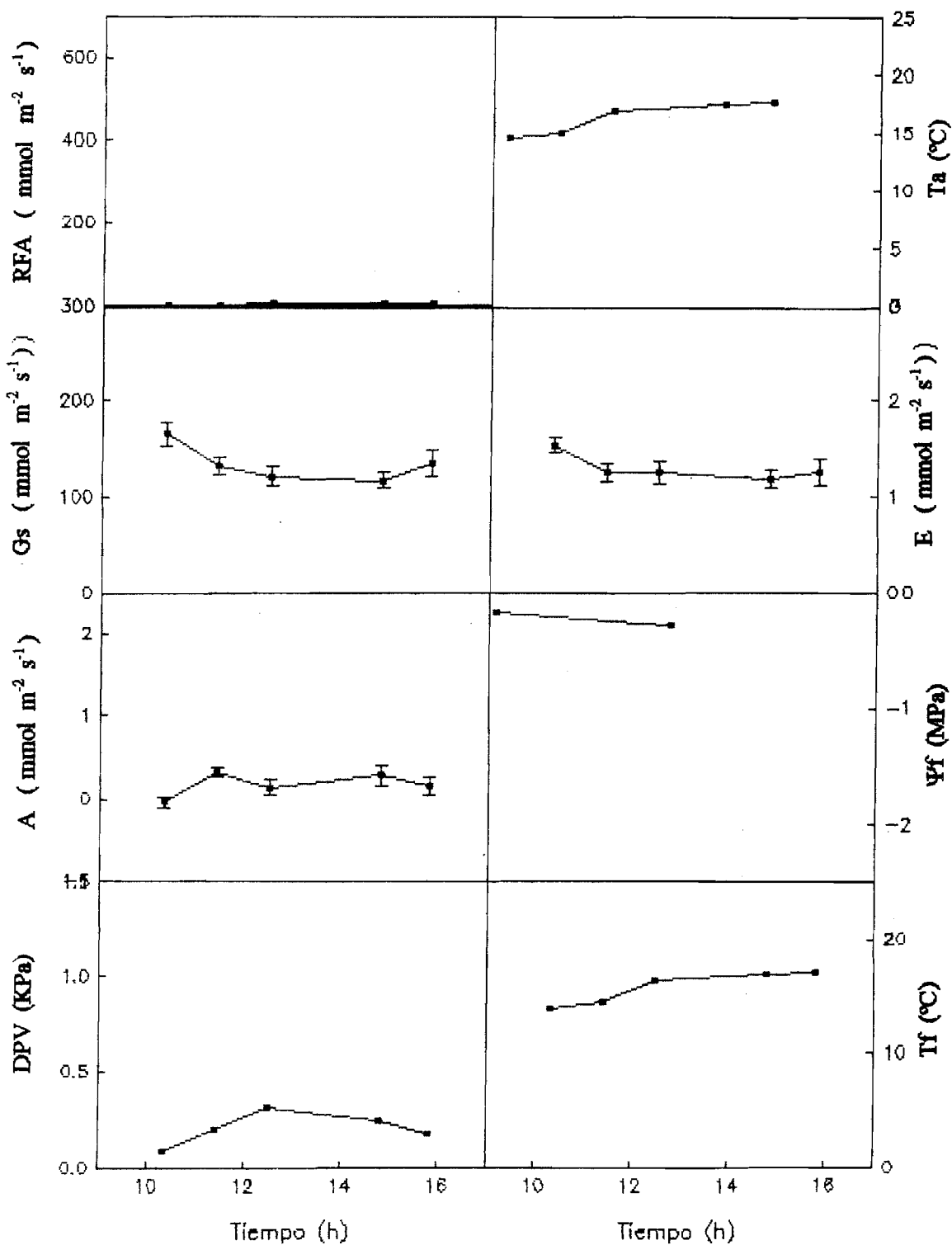
1.9 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *A. nymphaeifolium* epífita realizado el 07/04/95, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



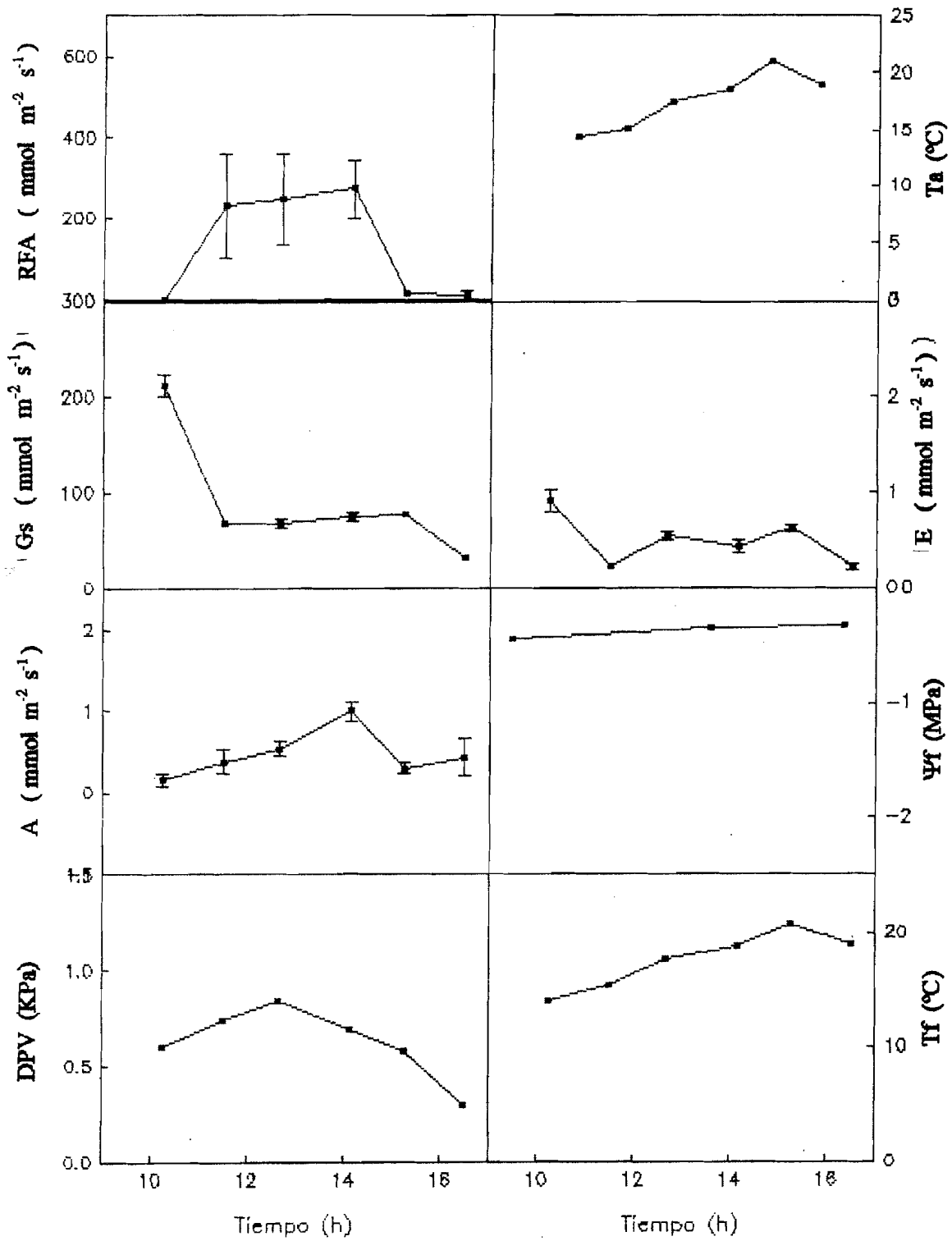
1.10 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *A. nymphaeifolium* epífita realizado el 03/10/95, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



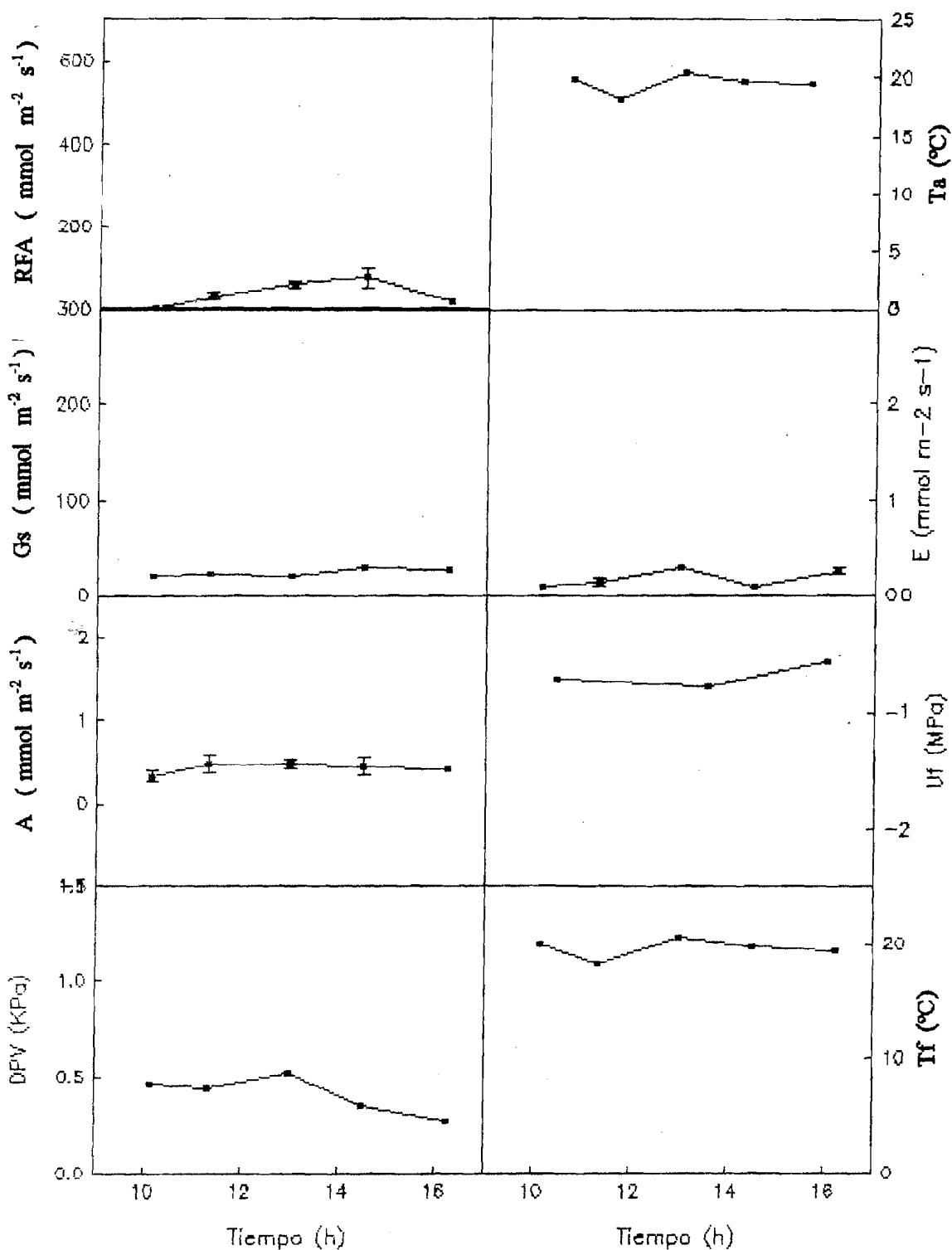
1.11 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *A. nymphaefolium* terrestre realizado el 07/12/94, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



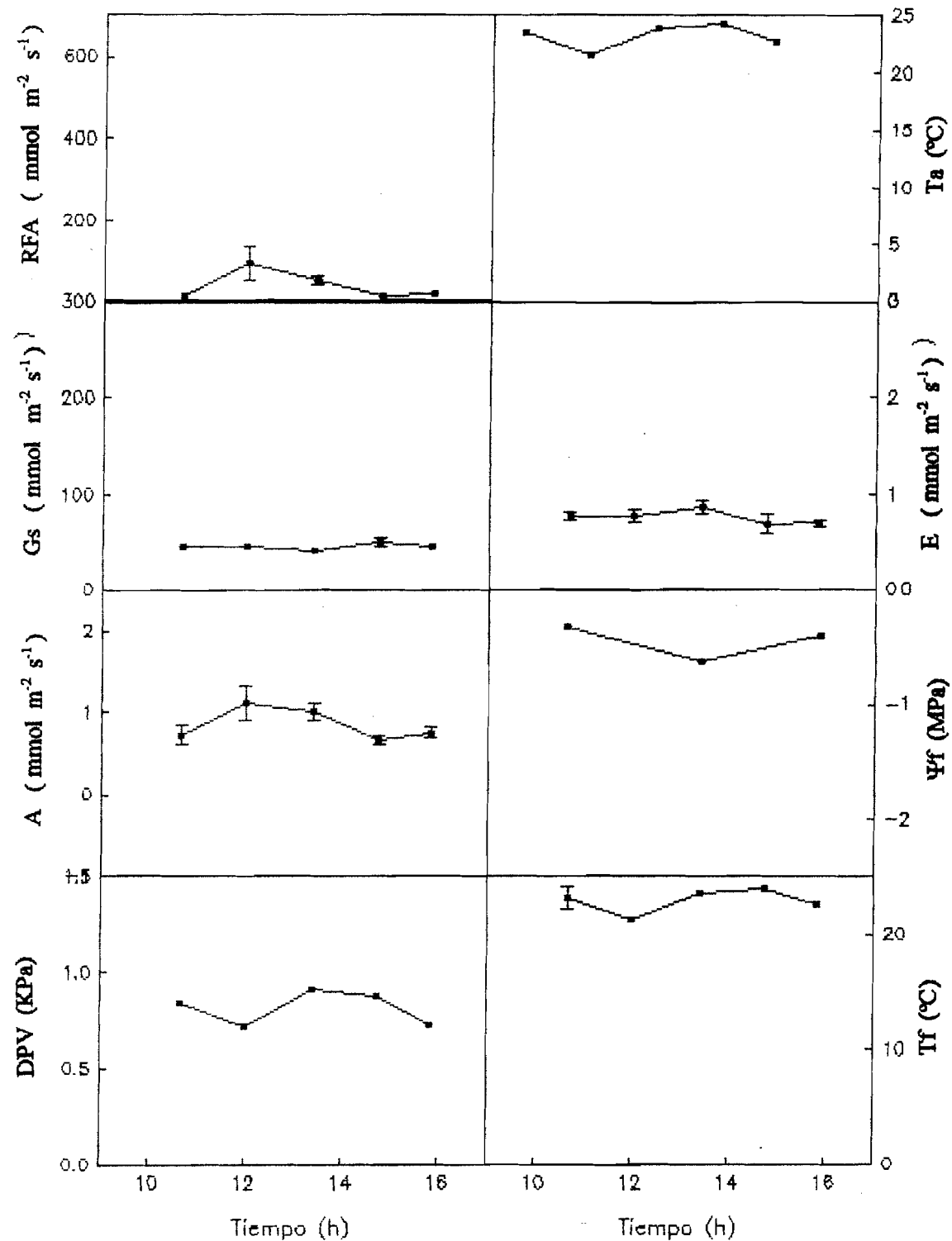
1.12 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *A. nymphaeifolium* terrestre realizado el 26/01/95, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



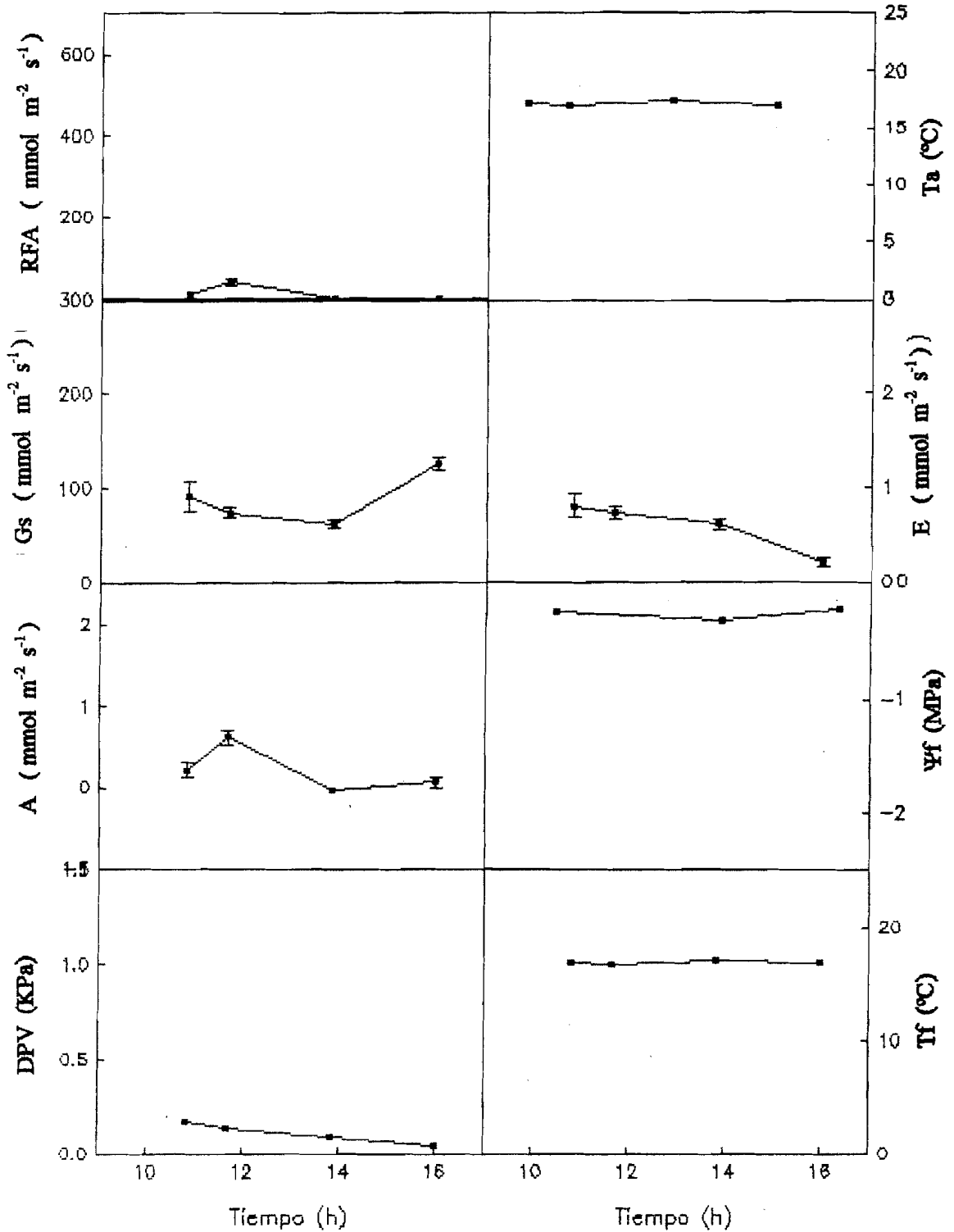
1.13 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *A. nymphaefolium* terrestre realizado el 21/02/95, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



1.14 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *A. nymphaeifolium* terrestre realizado el 07/04/95, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



1.15 Curso diario de intercambio de gases y relaciones hídricas para *A. nympheifolium* terrestre realizado el 03/10/95, símbolos correspondientes a los descritos en el anexo 1.1.



2.0.- Valores de las variables microambientales y de respuesta de las plantas en *P. fraxinifolium* (P. f), *A. nymphaeifolium* epífita (A. n. e.) y terrestre (A. n. t.). Se presentan la temperatura foliar (Tf), la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV), la radiación fotosintéticamente activa (RFA), el potencial hídrico foliar mínimo (Ψ_f min), la conductancia foliar (Gs), la transpiración (E), la asimilación (A) y la eficiencia de uso de agua (EUA).

FECHA	ESPECIE	Tf (°C)	DPV (KPa)	RFA (mmolm -2s-1)	Ψ_f min (MPa)	Gs (mmol m ⁻² s ⁻¹)			E (mmol m ⁻² s ⁻¹)			A (mmol m ⁻² s ⁻¹)			EUA mmol mol ⁻¹
						MED	MAX	MIN	MED	MAX	MIN	MED	MAX	MIN	
21/10/94	P. f.	19.43	0.07	68.00	-	134.61	238.00	134.50	2.37	2.67	1.36	0.53	-1.30	-0.33	0.57
	A. n. e.	19.10	0.08	118.52	-	140.88	179.30	98.4	1.64	2.03	1.00	0.71	1.43	-0.12	0.27
	A. n. t.	18.82	0.04	33.38	-	156.54	211.20	113.40	2.07	2.75	1.33	0.29	0.59	-0.14	0.18
07/12/94	P. f.	15.28	0.20	39.40	-0.40	190.20	265.70	145.70	1.46	1.85	1.20	0.24	1.15	-0.08	0.23
	A. n. e.	14.83	0.22	44.45	-0.25	137.94	194.50	75.50	0.96	1.38	0.55	0.42	1.44	0	0.37
	A. n. t.	15.72	0.21	7.80	1.83	134.12	165.60	117.00	1.30	1.54	1.19	0.17	0.32	-0.04	0.18
26/01/95	P. f.	17.68	0.63	46.20	-1.38	80.40	100.90	62.90	0.42	0.62	0.13	0.33	0.69	0.11	1.01
	A. n. e.	18.17	0.63	91.43	-0.50	71.50	92.60	53.10	0.39	0.74	0.13	0.46	0.73	0.03	1.20
	A. n. t.	17.56	0.63	113.79	-0.43	75.59	121.30	32.00	0.51	0.91	0.22	0.45	1.00	0.15	1.16
15/02/95	P. f.	18.05	0.58	79.55	-1.7	30.63	48.00	16.40	0.24	0.42	0.02	0.40	0.46	0.36	6.82
	A. n. e.	18.33	0.67	176.30	-1.15	19.72	31.20	10.00	0.14	0.24	0.02	0.36	0.44	0.23	6.73
	A. n. t.	19.23	0.66	177.08	-0.76	21.63	36.70	12.20	0.17	0.30	0.02	0.30	0.43	0.16	5.02

FECHA	ESPECIE	Tf (°C)	DPV (KPa)	RFA (mmolm -2s-1)	PHf min (MPa)	Gs (mmol m ⁻² s ⁻¹)			E (mmol m ⁻² s ⁻¹)			A (mmol m ⁻² s ⁻¹)			EUA mmol mol ⁻¹
						MED	MAX	MIN	MED	MAX	MIN	MED	MAX	MIN	
21/02/95	P. f.	20.16	0.42	11.80	-2.05	32.40	43.00	23.40	0.27	0.40	0.12	0.43	0.58	0.38	1.89
	A. n. e.	19.59	0.43	30.97	-1.15	24.58	38.90	19.20	0.13	0.19	0.06	0.33	0.42	0.22	3.28
	A. n. t.	19.57	0.41	38.00	-0.78	23.88	28.9	19.70	0.17	0.29	0.09	0.43	0.48	0.33	3.06
07/04/95	P. f.	23.34	0.45	338.40	-1.39	46.34	51.30	39.80	0.57	0.84	0.22	0.60	0.92	0.45	1.36
	A. n. e.	22.80	0.38	143.20	0.83	46.20	53.00	39.30	0.77	1.18	0.58	0.69	1.34	0.40	0.87
	A. n. t.	22.92	0.82	37.60	-0.63	46.32	50.30	41.6	0.76	0.86	0.70	0.85	1.11	0.66	1.12
<i>-d. p. f.</i>															
03/10/95	P. f.	17.03	0.12	3.25	-0.67	71.95	150.90	42.10	0.36	0.41	0.30	0.22	0.36	0.04	0.64
	A. n. e.	16.72	0.12	5.60	-0.41	53.64	102.90	41.00	0.19	0.35	0.11	0.17	0.28	0.05	1.17
	A. n. t.	16.94	0.11	14.58	-0.32	87.90	125.10	61.80	0.59	0.81	0.20	0.23	0.63	-0.02	0.36

(CONTINUACIÓN)

3.0.-Contenido de clorofila total (Ct), clorofila a (Ca) y clorofila b (Cb).

ESPECIE		mg/l	mg/g	mg/m ²
<i>P. fraxinifolium</i>	Ct	11.99	1.69	5.18
	Ca	8.39	1.18	3.62
	Cb	11.01	1.55	4.76
<i>A. nymphaeifolium</i> epífita	Ct	13.82	1.60	4.38
	Ca	10.60	1.23	3.36
	Cb	12.35	1.43	3.91
<i>A. nymphaeifolium</i> terrestre	Ct	14.43	2.15	5.42
	Ca	11.48	1.71	4.31
	Cb	12.73	1.89	4.79