A2064

DETERMINACION DEL PUNTO DE COMPENSACION DE LUZ DE ALGUNAS PLANTAS TROPICALES

Por

Myrna Johnston de Olivares

Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA
Centro de Enseñanza e Investigación
Turrialba, Costa Rica

Abril, 1969

DETERMINACION DEL PUNTO DE COMPENSACION DE LUZ DE ALGUNAS PLANTAS TROPICALES

Tesis

Sometida al Consejo de Estudios Graduados como
requisito parcial para optar al grado de

Magister Scientiae

en el

Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA

APROBADA: _____ Consejero
Ludwig Müller, Ph.D.

_____ Comité
George Greene, Ph.D.

_____ Comité
H. W. Fassbender, Ph.D.

_____ Comité
Fausto Maldonado M., Ing.Agr.

Abril, 1969

A mi esposo

AGRADECIMIENTOS

La autora desea dejar constancia de su agradecimiento a las siguientes instituciones y personas:

Al Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, por haberle permitido realizar estos estudios.

A los señores profesores Dr. Luwig Müller, consejero principal; Dr. George Greene, Dr. H. W. Fassbender e Ing. Fausto Maldonado, miembros del comité consejero, por el asesoramiento y revisión que hicieron posible este trabajo.

Al Dr. Gilberto Páez, por el asesoramiento en el análisis estadístico.

A todo el personal técnico y administrativo y a mis compañeros estudiantes por las muchas atenciones de que fuí objeto durante mi permanencia en el Centro.

BIOGRAFIA

La autora nació en la ciudad de Puerto Montt, Chile en 1942. Realizó sus estudios universitarios en la Facultad de Filosofía y Educación de la Universidad de Chile, graduándose de profesora de Biología y Ciencias en enero de 1966.

Desde entonces trabaja en la Estación Experimental Agronómica de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Chile, sección Fisiología Vegetal.

En enero de 1968 ingresó al Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA para seguir estudios de post-grado, egresando en abril de 1969.

CONTENIDO

1. INTRODUCCION

El proceso fotosintético es uno de los que reviste mayor significado tanto para los propios vegetales como para los animales y el hombre. Especialmente para este último la importancia es enorme pues la mayor parte de los bienes y riquezas económicas que persigue provienen, directa o indirectamente, de la fotosíntesis. Es pues de especial importancia conocer la eficiencia de este proceso en las distintas especies en sus condiciones naturales.

Hay una serie de factores ambientales que influyen en la asimilación clorofílica siendo los más importantes: luz, anhidrido carbónico y temperatura.

La relación entre intensidad fotosintética e intensidad de luz está descrita por una curva logarítmica que se eleva en línea recta y luego paulatinamente se vuelve paralela a la abscisa. Ahora bien, al examinar con más detalle esta curva se observa que empieza en un punto bajo la abscisa, porque sin luz o con intensidades bajas domina la respiración sobre la fotosíntesis; a medida que aumenta la intensidad lumínica se llega a un punto, característico para cada especie, en donde se utiliza tanto CO_2 en la fotosíntesis como el que se produce en la respiración, de modo que el intercambio neto de gases es cero. Este punto es el llamado "punto de compensación de luz" (14).

Cuando las condiciones ambientales comprendidas en el biótopo de la planta le son completamente favorables, la cantidad de luz que recibe superará en mucho los requerimientos de sus órganos asimiladores en el punto de compensación de luz, y por tanto su eficiencia

fotosintética será alta. Lo contrario ocurrirá cuando dichas condiciones ambientales le son desfavorables especialmente en cuanto a luz.

Por tanto, uno de los puntos de partida para los estudios de eficiencia fotosintética es determinar la ubicación de ese punto de compensación de luz, ya que éste insidirá en un mayor o menor crecimiento de la planta por ganancia de carbohidratos y otros compuestos y en una adecuada adaptación fisiológica y ecológica a diversos ambientes.

En el presente trabajo se persiguen fundamentalmente dos objetivos:

1) Determinar el punto de compensación de luz en algunas plantas comunes en el trópico.
2) Estudiar algunos factores como: grado de luminosidad que reciben las hojas, período del día en que se toman las muestras, segmento de la hoja considerado (cuando son grandes) y edad de las mismas, factores que puedan tener influencia sobre la ubicación de ese punto de compensación.

Esto interesa por el hecho que ninguna planta puede sobrevivir indefinidamente con la intensidad luminosa debajo de la que requiere el punto de compensación, ya que la respiración nocturna hace necesarias ciertas reservas acumuladas durante el día. Por tanto, para que una planta prospere adecuadamente en la naturaleza, la intensidad de luz debe estar por sobre su punto de compensación de luz, por lo menos durante un período diurno adecuado.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1. Punto de compensación de luz y su relación con la eficiencia fotosintética

El punto de compensación de luz fue definido por primera vez por Plätzer en 1917 (20). En la actualidad se entiende comunmente como el punto en el cual la intensidad de la fotosíntesis está balanceada por la respiración de modo que el intercambio neto de gases es cero (21).

Cuando el CO_2 proporcionado en la atmósfera no es demasiado bajo, la compensación ocurrirá dentro del rango linear de la curva de luz donde la pendiente está determinada tanto por el número de quanta fotosintético como por la tasa de absorción de luz. Es probable que el rendimiento en quanta máximo producido sea aproximadamente el mismo para todas las especies. En estas condiciones los puntos de compensación pueden variar por dos factores principales: la tasa de respiración y la densidad óptica de la especie (cantidad de luz absorbida) (21).

Corroborando esto último Lieth (10) determinó que en circunstancias similares una planta que recibe alta luminosidad y tiene una alta respiración posee un punto de compensación de luz también alto. Con respecto a la luz recibida había aplicabilidad universal pero con la respiración hay ciertas diferencias no muy claras a pesar de haber encontrado una correlación positiva entre punto de compensación y respiración de las especies que estudió.

Es sabido que las plantas deben mantener su actividad fotosinté

tica sobre el punto de compensación de luz a fin de obtener una real ganancia de materia seca por cada 24 h y su ubicación estará determinada en última instancia por el biótopo. De esta manera la pendiente ascendente de la curva de luz que sigue sobre la región de compensación es una medida directa de la eficiencia máxima de la fotosíntesis. Sin embargo, algunos autores entre los que figuran Kok (8), sostienen que se podría lograr doblar la eficiencia bajo el punto de compensación ya que se necesitaría menos energía para la producción del O_2 y los metabolitos intermediarios servirían de sustituto del CO_2 como sustrato para la fotosíntesis. No obstante, Emerson y Chalmers (5) no pudieron lograr bajo ninguna combinación de procedimientos experimentales esa mayor eficiencia fotosintética manteniéndose así la idea de que la planta debe permanecer periódicamente cierto tiempo sobre el punto de compensación.

2.2. Factores que afectan el punto de compensación de luz

Lieth (9) hizo un análisis detallado de algunos factores experimentales que pudieran influir en el punto de compensación de luz llegando así a determinar que:

-- las hojas marchitas necesitan más luz lo que se puede evitar disminuyendo las pérdidas por transpiración al mínimo.

-- el movimiento estomático no influye por tratarse de un equilibrio sin intercambio gaseoso al exterior.

-- el corte de las hojas provoca heridas que inducen una mayor respiración la cual sin embargo, no alcanza normalmente a ser significativa.

-- la hora del día en que se toma la muestra lo hace variar de modo que el máximo se produce por lo general al medio día disminuyendo la eficiencia en la mañana y en la tarde;

-- la suciedad en la superficie de las hojas provoca un aumento artificial en el punto de compensación de luz;

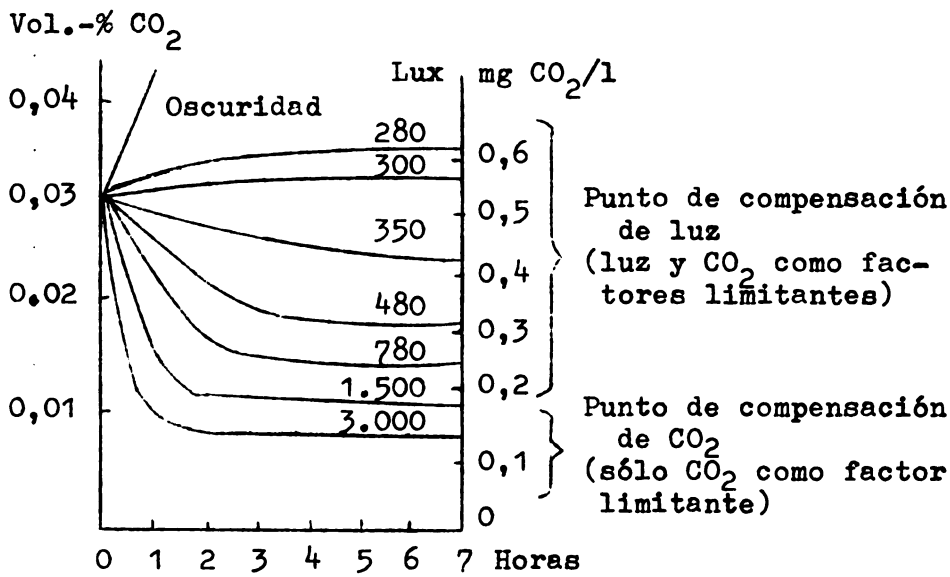
-- el lado (haz o envés) expuesto a la luz también determina variaciones en las hojas normales.

Müller (16) al estudiar la interacción de la luz y la temperatura encontró que el punto de compensación disminuía al bajar ésta última porque el coeficiente de temperatura (Q_{10}) para la respiración era más alto que el de la asimilación real. A una conclusión similar llegó más tarde Lieth (9), agregando que estos cambios no eran siempre iguales para todas las plantas por lo que él distinguió tres grupos: las de necesidad creciente en un rango de 5-30°C, las que muestran un rango óptimo y las que presentan dos curvas óptimas. Se puede deducir de todo esto que al bajar la intensidad lumínica, una reducción en la temperatura puede llevar a un aumento de la tasa de asimilación neta, o una elevación a un aumento del punto de compensación de luz.

Heath y Meidner (6) hicieron una serie de experimentos para determinar la influencia de la temperatura en la relación de los puntos de compensación de luz y CO_2, de esta manera llegaron a determinar que para cada temperatura había una curva hiperbólica que relacionaba el punto de compensación de luz y CO_2 y por tanto servía para indicar el punto de compensación de luz a diversas concentraciones de CO_2 y el punto de compensación de CO_2 a distintas intensidades de luz.

El punto de compensación de luz disminuye levemente con altas concentraciones de CO_2 (1). Egle y Shenck (4) estudiando la influencia del CO_2 en el punto de compensación de luz determinaron las siguientes curvas correspondientes a Pellia epiphylla.

Variaciones temporales de concentración del CO_2 en un sistema aislado con diversas intensidades de luz.
Egle y Shenck (4)



En otro estudio realizado en el sur este de Australia con Eucalyptus regnans (1) se comprobó cierta influencia de las estaciones del año en el punto de compensación de luz ya que éste bajaba bruscamente del verano al invierno; aquel cambio estaba relacionado en parte, con la temperatura del ambiente.

Resultados similares obtuvieron Lieth y Ashton (11) con Ranúnculus, Anemone y Allium, ya que los puntos de compensación disminuían

a principios de la primavera con el primer indicio de vejez y a principios de verano coincidiendo con dos fuertes heladas, aunque podía pensarse también en un ritmo endógeno propio de las plantas. Este efecto de las estaciones sobre la decadencia del punto de compensación de luz también fue comprobado por Lieth (10) así como los desórdenes causados por las heladas.

Otro aspecto que tiene influencia en la ubicación del punto de compensación de luz es la vida previa de las plantas respecto a las intensidades de luz recibidas. Hosokawa y Odani (7), trabajando con musgos y líquenes epífitos, encontraron que los puntos de compensación estaban en relación directa con las cantidades de luz que recibía cada uno en su ambiente natural: éstos eran bajos en los del tronco y ramas inferiores y altos en los de las ramas superiores y corona. En general, las plantas de la zona umbrosa o las hojas sombreadas de lugares bajos tienen puntos de compensación de luz menores que las de espacio abierto y los niveles superiores que disponen de más sol (10, 14, 15). Lieth (10) trató de encontrar una relación entre el punto de compensación de luz y la naturaleza heliófila o umbrófila de una planta sin obtener resultados positivos.

Trabajando con cerca de 20 especies diversas de una zona umbrosa, Lieth y Vogt (12) encontraron cierta influencia de la edad y grado de desarrollo de las plantas, así con hojas que iniciaban su crecimiento se obtenían puntos de compensación de luz de 800 a 1000 lux. Más tarde, al envejecer y amarillarse, en las hojas subieron los puntos de compensación de luz. Los autores postularon al respecto que esta disminución durante el desarrollo de las hojas es conse-

cuencia de una mayor respiración (medida paralelamente) y no debido a un aumento de la asimilación. También Lieth (10) pudo constatar el descenso del punto de compensación en hojas en crecimiento.

2.3. Algunas determinaciones ya obtenidas

En el trabajo de Stålfelt (22) aparece una breve lista de las determinaciones hechas en diversas especies considerando hojas de sol y sombra y de diversas épocas estacionales.

Otro grupo importante de determinaciones ha sido realizado por Pavletic (18) quien trabajó con una enorme variedad de cormófitos recogiendo diversas especies de cada clase a saber: Briófitos, Pteridófitos, Gimnospermas y Angiospermas. Entre estas últimas hizo además una división geográfica: centro-europeas, mediterráneas, australianas, sub-tropicales y tropicales. Según los puntos de compensación obtenidos las dividió en ocho grupos, pero no logró uniformidad en las clasificaciones sistemáticas o fitogeográficas por las diferencias en sus biótopos.

Diversos investigadores, como los ya mencionados anteriormente, también han hecho sus determinaciones del punto de compensación de luz en diversas especies. Hay otra serie de datos sobre musgos, líquenes y algas; estas últimas están adaptadas a luz débil y baja temperatura y sus puntos de compensación de luz son más bajos a medida que aumenta la profundidad a que viven (21).

Promedios máximos de asimilación y punto de compensación de luz.
Tomado de Stålfelt (22)

Especies	Temperatura °C	$\bar{X}$ asim. máx. lux	PCL lux	
Fagus (sol)	20	2.500	500	
(sombra)	20	800	150	
Fraxinus (sol)	20	4.100	700	Boysen-Jensen
(sombra)	20	1.000	200	1929
Betula (sol)	20	3.000	1.000	
(sombra)	20	2.300	400	
Hyloconium proliferum (Ene)	15	2.800	600	
(Marzo)	13	1.800	300	
(Nov)	12	1.200	300	
Hyloconium parientinum (Marzo)	11	1.800	300	Stålfelt
Hyloconium parientinum (Nov)	12	1.200	300	1937
Hyloconium squarrosum (Enero)	13	3.200	700	
(Nov)	11	2.000	300	
Cetraria glauca (Mayo-Junio)	18	3.500	700	
(Dic.-Enero)	13	2.000	400	
Evernia prunastri (Mayo-Junio)	18	6.400	800	Stålfelt
(Dic-Enero)	14	3.500	500	1938
Umbilicaria pustulata (Mayo-Jun)	20	6.000	2.000	
(Dic-Ene)	15	6.000	2.000	

2.4. Caso especial de las suculentas

Es conveniente mencionar este grupo de plantas aparte puesto que tienen condiciones de hábitat más homogéneo y reaccionan muy uniformemente. Según Pavletic (18) estas plantas requieren muy alta intensidad de luz no a pesar de respirar poco sino debido, como se sabe en la actualidad, a su particular metabolismo respiratorio que utiliza ácidos orgánicos. Coutinho (3) también hizo estudios con las epífitas suculentas que muestran el efecto de "De Saussure" (extracción de CO_2 en la oscuridad).

Medidas de compensación en dos epífitas suculentas a diversas horas del día. Tomado de Coutinho (3)

Especies	Horas		
	10:30-11:30	16:30-17:30	18:00-6:00
Billbergia amoena	> 2.700 lux	≤ 2.000 lux	asim. CO_2 sin luz
Epidendrum elipticum	> 2.700 "	≤ 2.000 "	" " " "

3. MATERIALES Y METODO

3.1. Principales características del lugar

Este trabajo se realizó en el laboratorio de Fisiología Vegetal y terrenos del Centro de Enseñanza e Investigación del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA en Turrialba, Costa Rica durante el período comprendido entre noviembre de 1968 y febrero de 1969.

El Centro está ubicado en el valle de Turrialba a 602 m sobre el nivel del mar y su situación geográfica es 9° 53' N de latitud y 83° 39' W de longitud.

Respecto al clima dominante según el estudio realizado por Budowski y Schreuder (2) tenemos:

a) Precipitación: el promedio anual es de 2.581 mm y el máximo y mínimo mensual fluctuan entre 342 y 65 mm durante los meses de diciembre y marzo respectivamente. En general puede decirse que descontando estos extremos, la lluvia en Turrialba es relativamente uniforme a través de todo el año.

b) Temperatura: el promedio anual es de 22.5°C y en el día la máxima y la mínima promedio alcanzan 28° y 17°C respectivamente. Las temperaturas máximas y mínimas absoluta se registraron en mayo y enero con 32° y 10°C.

c) Brillo solar: la luminosidad promedio mensual es de 139 h, con un máximo de 174 h y un mínimo de 102 h en marzo y julio respectivamente; la duración del brillo solar por día alcanza en promedio a 4 h 33 min.

d) Humedad relativa: mensualmente hay un promedio de 87% con un máximo y un mínimo de 90% y 83% en julio y marzo respectivamente. Al medio día es de 65% y durante la noche llega entre 98% y 100%.

Todos estos datos son el resultado de cuatro años de observaciones; las condiciones climáticas del terreno en el período en que se tomaron las muestras se presentan en el Cuadro 1 del Apéndice.

3.2. Material vegetal empleado

Se usaron diversas especies vegetales cuyo cultivo reviste importancia económica. Ellas son siete en total, a saber: *Musa sapientum* (banano), *Anthocephalus cadamba* (kadam), *Elaeis guineensis* (palma africana), *Solanum quitoense* (naranjilla), *Coffea arabica* (café), *Coffea canephora* y *Coffea canephora* var robusta.

Se escogieron aquellas plantas que por sus características representaban mejor a la especie, por ejemplo: buena ramificación, follaje abundante, adecuado estado sanitario, etc. Donde fue factible se usó la misma planta para todos los muestreos con el fin de evitar variaciones individuales.

En todas las especies se estudiaron cuatro factores que podrían tener influencia en la ubicación de su punto de compensación a saber: cantidad de luz recibida, período del día en que se toma la muestra, sector de la hoja en que se hizo la medición y edad de la misma. Las hojas eran tomadas completamente al azar entre las que cumplían las condiciones dadas para cada ensayo.

a) Cantidad de luz recibida: en una misma planta (previamente escogida) se tomaban simultaneamente hojas expuestas a la luz directa del sol y hojas sombreadas por las ramas circundantes (autosombrío).

b) Período del día en que se toma la muestra: siempre en una misma planta se tomaron hojas de sol y del último período de crecimiento, tanto en la mañana a las 7:30 h, como al medio día a las 11:30 h, y en la tarde a las 15:30 h.

c) Segmento de la hoja utilizado: usando hojas al sol y del último período de crecimiento, pertenecientes a la misma planta, se hizo una subdivisión de aquellas atendiendo a su tamaño. Así en las hojas grandes se tomaron sectores a lo largo de su eje central (ápice, parte media y base) y dentro de cada uno de ellos otras regiones pertenecientes al nervio mismo, al borde y a la región comprendida entre ambos denominada centro.

d) Edad de la hoja: se tomaron muestras del período de crecimiento reciente y del inmediatamente anterior. Por escasez de material se cogió sólo una muestra de este último. En cambio, del primero, o sea del reciente, se escogió al azar una bandola expuesta completamente al sol, y se tomaron desde las hojas muy jóvenes, en vías de desarrollo, hasta el último par más frecuente que se pudo encontrar en la planta; en otras especies, como la palma aceitera, se fue descendiendo desde el ápice en la sucesión de hojas.

3.3. Procedimiento experimental

El punto de compensación de luz de las especies mencionadas fue medido por medio de un procedimiento determinado por el método colorimétrico de Lieth (9) que representa una modificación del original de Kauko y Calberg. Este método se basa en la sensitividad del rojo de cresol a pequeños cambios de la presión parcial del CO_2 en la atmósfera del sistema, equivalente a la normal ambiental del lugar. Su exactitud es bastante alta y su variabilidad va del 10% al 25%.

Las muestras fueron recogidas inmediatamente antes de comenzar cada ensayo y se llevaron al laboratorio envueltas en papel toalla humedecido para evitar deshidratación.

Las hojas limpiadas cuidadosamente fueron colocadas enteras o en trozos de 6.3 cm por 3.3 cm, según su tamaño, dentro de tubos de ensayo que en su interior llevaban una rejilla plástica (Figura 1) y 5 ml de la solución indicadora compuesta por:

0,001 N de $NaCO_3$	-	84 mg/l
0,099 N de KCl	-	7460 mg/l
rojo de cresol	-	10 mg/l

Esta solución tenía un pH que fluctuaba entre 6.7 y 6.9, de color naranja o rojo suave respectivamente que se utilizó varias veces pues se le dejaba equilibrar con la concentración de CO_2 ambiental retornando a su color y pH inicial. La solución se volvía básica al disminuir la presión de CO_2 adquiriendo un color rojo-fucsia y se acidificó cuando esa presión aumentaba, volviéndose amarilla. Cuando la solución no sufría alteración en su color inicial se consideraba

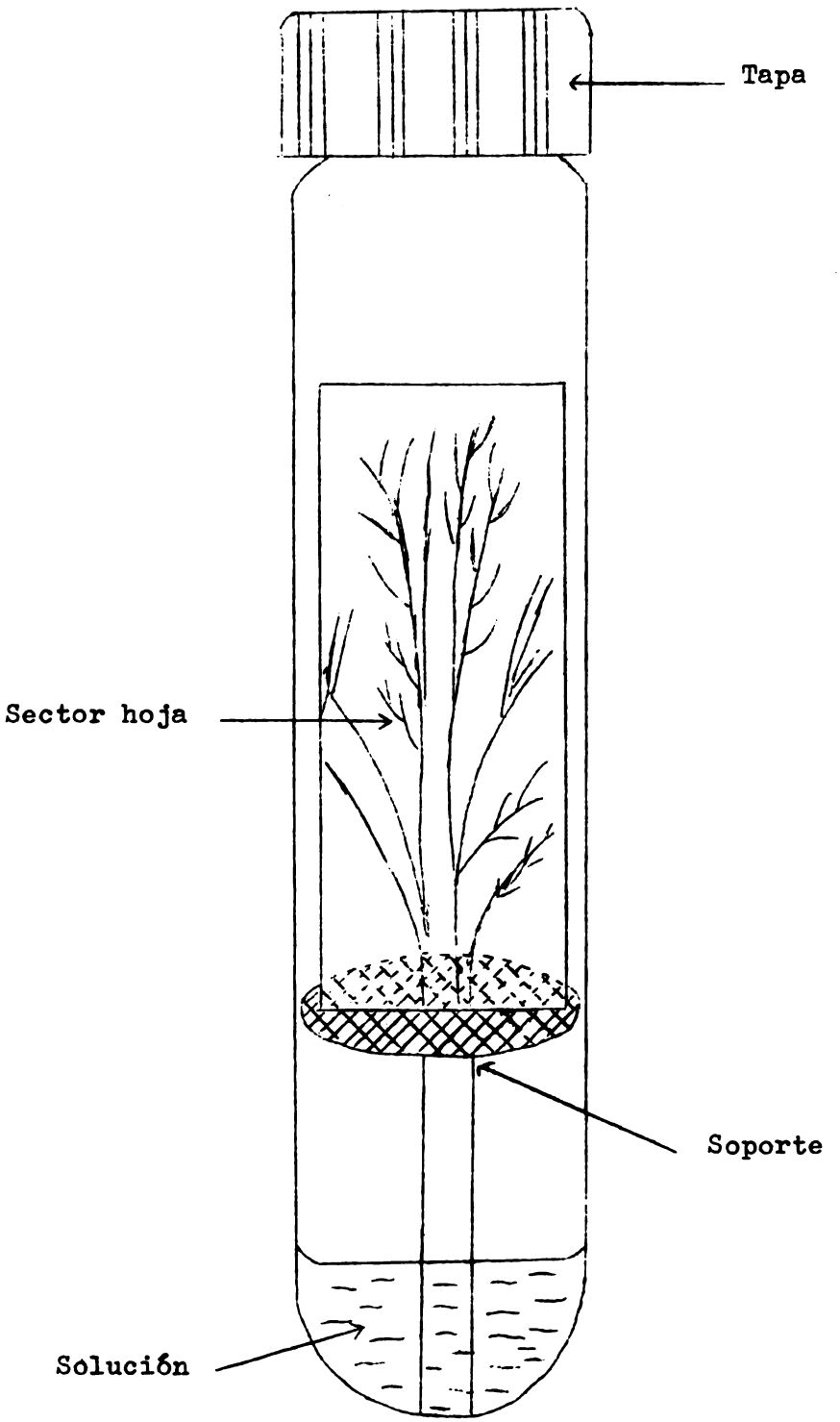


Figura 1. Esquema del dispositivo y tubo de ensayo usados en las mediciones.

que estaba en el punto de compensación de luz. El tiempo de reacción para cada ensayo en las condiciones dadas fluctuaba entre 3 y 4 horas.

Después de introducir las hojas en los tubos y tapar estos herméticamente, fueron iluminadas con dos tubos de luz fluorescente F. 40 D. Lifeline de 40 wattios cada uno (con un espectro de 420 mμ a 660 mμ) marca Sylvania. Mediante la disposición de soportes a diversas distancias de la fuente luminosa se obtuvieron intervalos de 250 lux desde 6.000 lux hasta 250 lux. Los valores fueron medidos con un luxímetro de la marca AEG modelo UM E-Nr. 446-044-121 y controlados continuamente. Variaciones de la intensidad lumínica fueron eliminadas por medio de un dispositivo electrónico que estabilizó el voltaje.

Las mediciones se efectuaban en un cuarto oscuro y aislado, con sólo los tubos fluorescentes. Se midió y controló la temperatura y humedad relativa por medio de un termógrafo e higrógrafo durante el mes de diciembre. La variación máxima de temperatura llegó a 3°C y la de humedad relativa alcanzó al 5%.

3.4. Análisis estadístico

El ensayo se hizo con un diseño irrestrictamente al azar. Las muestras fueron escogidas, entre aquellas que cumplían las condiciones dadas para cada factor en estudio, por medio de una selección al azar. Se usaron tres repeticiones para cada variable analizada.

Los valores obtenidos fueron sometidos al análisis de variancia

correspondiente al tipo de diseño usado. Para algunos factores como influencia de la edad de las hojas y período del día en que se tomaba la muestra, éste se amplió a un análisis funcional de los datos. Las curvas teóricas fueron obtenidas por medio del cálculo de las regresiones correspondientes en los casos de respuestas significativas. Además se hizo una determinación del par de hojas con punto de compensación de luz máximo o mínimo, para lo cual se utilizó la técnica del cálculo diferencial elemental.

4. RESULTADOS

A continuación se presentan los resultados obtenidos durante el período experimental. En la exposición se encuentra el análisis del punto de compensación de luz en cada una de las especies de plantas estudiadas y sus variaciones determinadas por las cuatro condiciones consideradas.

4.1. Punto de compensación de luz en Musa sapientum

En el Cuadro 1 se puede apreciar que las hojas que crecen en condiciones de luminosidad diversa tienen diferencias altamente significativas ($P < 0,01$) respecto a la ubicación de su punto de compensación de luz, es decir, las de sol tienen valores mucho más altos que las autosombreadas.

Cuadro 1. Influencia de las condiciones de luz sobre el punto de compensación.

Condiciones crecimiento	Medias ($\bar{X}$)	Desviación estandar (s)
Sol	1.333 lux	± 144,33
Sombra	333 "	± 144,33

Los Cuadros 2 y 3 muestran que también hay diferencias altamente significativas entre las porciones de las hojas siendo los valores de la base superiores a los del ápice y medio. Esta diferencia

también se observa entre la región del nervio medio con respecto a las del centro y borde. Además se obtuvo alta significación al considerarse la combinación de porciones y regiones dentro de ellas. Así la región del nervio principal correspondiente a la base dio los valores más altos.

Cuadro 2. Promedios de las observaciones de la influencia del sector de la hoja considerado.

Tratamientos	Subtratamientos			
	Nervio	Centro	Borde	Medias ($\bar{X}$)
Apice	2.083	750	666	1.166 lux
Medio	3.166	791	650	1.536 "
Base	6.000	583	500	2.357 "
Medias ($\bar{X}$)	3.750	708	605	

Cuadro 3. Análisis de variancia de la influencia del sector de la hoja considerado sobre el punto de compensación de luz.

F.V.	G.L.	C.M.
Tratamientos	2	3.365.717 **
Subtratamientos	2	28.724.745 **
Interacción	4	4.498.425 **
Error	18	36.570
Total	26	

Los resultados que aparecen en el Cuadro 4 no difieren significativamente unos de otros como se comprobó en el análisis de varianza.

Cuadro 4. Influencia del período del día en que se toma la muestra sobre el punto de compensación de luz.

Tratamientos	Mañana (7:30 h)	Medio día (11:30 h)	Tarde (15:30 h)
Medias ($\bar{X}$)	916 lux	1.000 lux	1.083 lux
Desviación estandar (s)	± 144,33	0	± 144,33

En el Cuadro 5 se presentan los valores promedios de la sucesión de hojas en una planta de la especie. Como puede verse el par 1, hoja aún en formación que sólo ha alcanzado la mitad del tamaño de la hoja normal, tiene un punto de compensación de luz de 2.166 lux, el más alto obtenido. El par 2, hoja ya de tamaño normal pero aún con características juveniles, presenta un punto de compensación mucho más bajo (1.166 lux). Este valor desciende aún en el par 3 a 1.083 lux que corresponde a una hoja adulta plenamente formada. Las hojas viejas, con 666 lux de promedio tienen los puntos de compensación más bajos de la especie.

El Cuadro 6 permite ver claramente que entre las hojas del período de crecimiento más reciente (C.R.) y entre éstas y las hojas viejas (H.V.) hay una diferencia altamente significativa.

Cuadro 5. Promedios de las mediciones de punto de compensación de luz en hojas de diversas edades expuestas al sol.

Tratamientos	Medias ($\bar{X}$)
Par 1	2.166 lux
Par 2	1.166 "
Par 3	1.083 "
$\bar{X}$ crecimiento reciente	1.472 "
Hojas viejas	666 "

Cuadro 6. Análisis de variancia de la influencia de la edad de las hojas sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C.M.
Tratamientos	3	1.210.208 **
H.V. vs C.R.	(1)	1.460.069 **
Entre h. C.R.	(2)	1.090.278 **
Resp. lineal	(1)	1.760.416 **
" cuadr.	(1)	420.138 *
Error	8	52.083
Total	11	

Entre las hojas del período de crecimiento reciente había una relación cuadrática (Figura 2) y los valores de éstas fueron superiores a los de las hojas viejas.

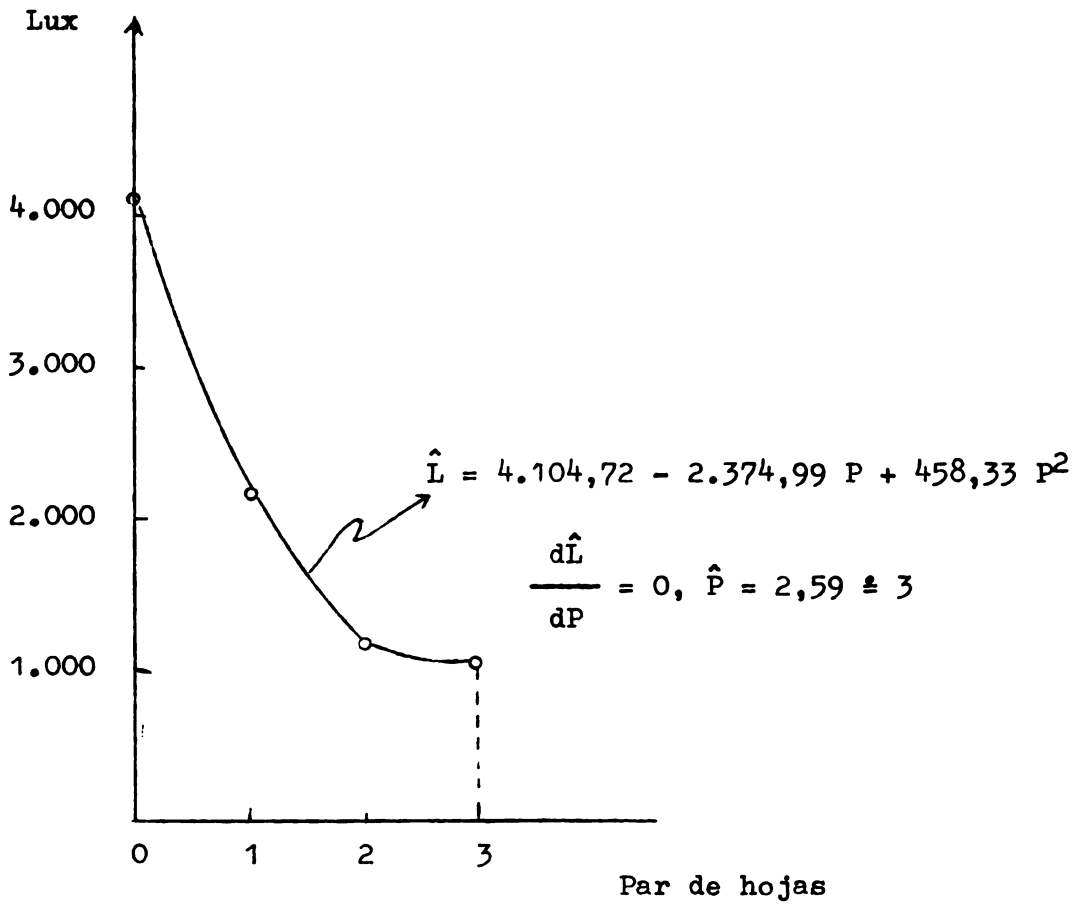


Figura 2. Curva del punto de compensación de luz como función de la edad de la hoja (par) en *Musa sapientum*.

4.2. Punto de compensación de luz en Anthocephalus cadamba

En esta especie las hojas expuestas al sol y las autosombreadas tienen diferencias altamente significativas siendo superiores los valores de las primeras.

Cuadro 7. Influencia de las condiciones de luminosidad sobre el punto de compensación de luz.

Condiciones crecimiento	Medias ($\bar{X}$)	Desviación estandar (s)
Sol	1.458 lux	± 68,62
Sombra	583	± 144,33

De la observación de los cuadros 8 y 9 se deduce que las diferencias entre los tratamientos (porciones de ápice y base) y las de los subtratamientos (región del nervio principal y centro) son altamente significativas. Lo mismo ocurrió al considerar las combinaciones de ambos aspectos. Así se tiene que los valores en lux de la porción de la base y los de la región del nervio principal son marcadamente superiores a las restantes.

Cuadro 8. Promedios de las mediciones de los diversos sectores de la hoja considerados.

Tratamientos	Subtratamientos		
	Nervio	Centro	Medias ($\bar{X}$)
Apice	1.750	1.083	1.416 lux
Base	3.416	1.583	2.500 "
Medias ($\bar{X}$)	2.583	1.333	

Cuadro 9. Análisis de variancia de la influencia del sector de la hoja sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C.M.
Tratamientos	1	3.520.833 **
Subtratamientos	1	4.685.500 **
Interacción	1	1.020.834 **
Error	8	15.625
Total	11	

Como puede verse en el Cuadro 10 las diferencias allí obtenidas no fueron significativas.

Cuadro 10. Influencia del período del día en que se toma la muestra sobre el punto de compensación de luz.

Tratamientos	Mañana 7:30 h	Medio día 11:30 h	Tarde 15:30 h
Medias ($\bar{X}$)	916 lux	1.083 lux	1.083 lux
Desviación estandar (s)	± 144,33	± 144,33	± 144,33

El Cuadro 11 presenta los puntos de compensación de luz promedio de la sucesión de hojas de varias ramas de la planta estudiada. Se puede apreciar aquí que el valor del par 1, hoja en formación con

Cuadro 11. Promedios de las mediciones de punto de compensación de luz en hojas de diversas edades expuestas al sol.

Tratamientos	Medias ($\bar{X}$)
Par 1	6.000 lux
Par 2	1.413 "
Par 3	1.583 "
Par 4	1.333 "
Par 5	1.316 "
Par 6	1.191 "
Par 7	1.500 "
Par 8	1.250 "
Par 9	1.416 "
$\bar{X}$ crecimiento reciente	1.413 "
Crecimiento anterior	1.036 "

1/5 de la superficie total de una adulta y de color rojizo, sobrepasa los 6.000 lux. En el par 2, que presenta las características y el tamaño de una hoja normal, el punto de compensación ha descendido a 1.413 lux. En los pares subsiguientes se obtienen valores que fluctúan entre 1.191 lux (par 6) y 1.583 lux (par 3), las hojas de tamaño normal varían, según pudo observarse, sólo en el grado de dureza. Así el promedio de todos los pares de hojas de este período (1.413 lux) superaba a las hojas viejas con 1.036 lux y a las de

las ramas secundarias con 1.000 lux, a pesar de ser éstas de tamaño más reducido pero de igual consistencia y pigmentación que una adulta.

Cuadro 12. Análisis de variancia de la influencia de la edad de las hojas sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C.M.
Tratamientos	10	6.068.428 **
C.A. y R.S. vs C.R.	(1)	3.624.511 **
C.A. vs R.S.	(1)	10.416
Entre h. C.R.	(8)	7.131.169 **
Resp. lineal	(1)	18.320.170 **
" cuadr.	(1)	18.402.717 **
Desviación	(6)	3.387.744 **
Error	22	
Total	32	

Según lo que puede apreciarse en el Cuadro 12 hay diferencias altamente significativas en los tratamientos. Al analizar éstos con más detalle tenemos que las hojas del período de crecimiento anterior (C.A.) y de las ramas secundarias (R.S.) tienen el punto de compensación mucho más bajo que las del último período de crecimiento. Sin embargo, entre las dos primeras no hubo diferencias significatiras y entre las segundas hubo alta significación.

Entre los diversos pares de hojas de una rama del último período de crecimiento se obtuvo una relación cuadrática como puede notarse en la Figura 3.

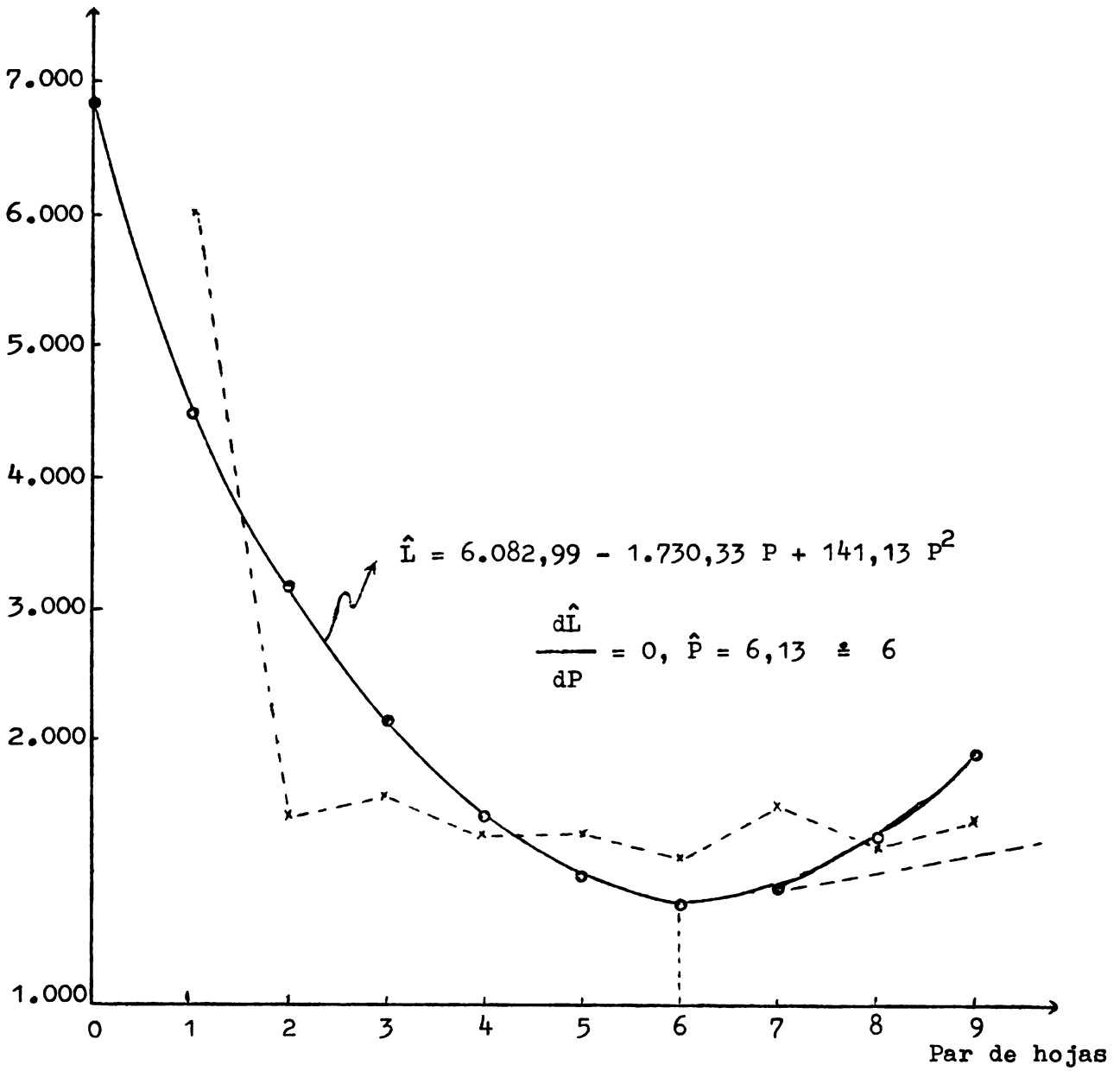


Figura 3. Curva del punto de compensación de luz como función de la edad de la hoja (par) en *Anthocephalus cadamba*.

4.3. Punto de compensación de luz en Elaeis guineensis

Las diferencias observadas entre las hojas que crecen al sol y las autosombreadas fueron sólo significativas ($P < 0,05$).

Cuadro 13. Influencia del grado de luminosidad sobre el punto de compensación de luz.

Condiciones crecimiento	Medias ($\bar{X}$)	Desviación estandar (s)
Sol	1.333 lux	± 288,69
Sombra	583 "	± 144,33

Los Cuadros 14 y 15 muestran claramente que no hay diferencias entre las porciones de las hojas escogidas para hacer la medición.

Cuadro 14. Promedio de las mediciones de punto de compensación de luz en los diversos sectores de hoja considerados.

Tratamientos	Apice	Medio	Base
Medias ($\bar{X}$)	958 lux	958 lux	958 lux

Cuadro 15. Análisis de variancia de la influencia del sector de la hoja sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C.M.
Tratamientos	2	0
Error	6	99.010
Total	8	

Cuadro 16. Influencia del período del día en que se toma la muestra sobre el punto de compensación de luz.

Tratamientos	Mañana 7:30 h	Medio día 11:30 h	Tarde 15:30 h
Medias ($\bar{X}$)	1.500 lux	1.333 lux	1.125 lux
Desviación estandar (s)	0	± 144,33	± 125

Al efectuar el correspondiente análisis de variancia para los datos se observa que las diferencias encontradas fueron altamente significativas y además, como se ilustra en la Figura 4, existe entre estos valores una relación lineal.

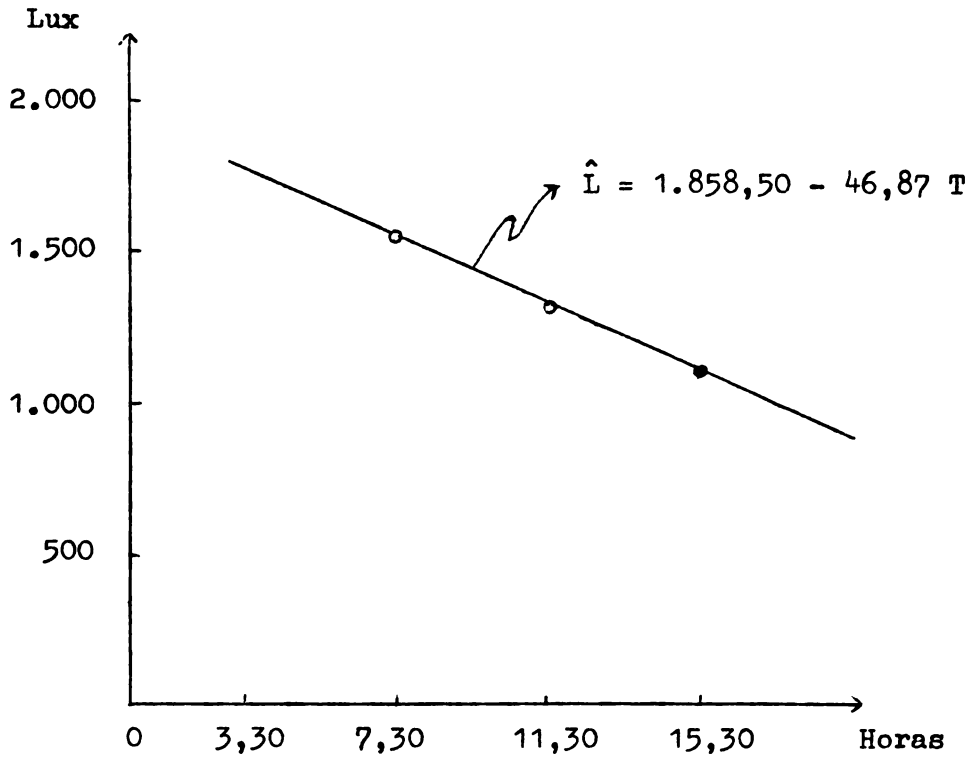


Figura 4. Curva del punto de compensación de luz como función del período del día en que se toma la muestra en Elaeis guineensis.

En el Cuadro 17 aparecen los puntos de compensación de luz promedios obtenidos al seguir la sucesión de hojas de la planta en estudio. El valor correspondiente al par 1, hoja aún en desarrollo de tamaño menor a la adulta y de color amarillo, es uno de los más bajos con 958 lux. El par 2, con hojas totalmente desplegadas y desarrolladas, sube a 1.291 lux. Otro aumento se observa en el par 3 de iguales condiciones al anterior, para decaer nuevamente en el par 4. Sin embargo, el punto de compensación de luz promedio de todos estos pares es tan sólo levemente superior a las hojas viejas.

Cuadro 17. Promedios de las mediciones del punto de compensación de luz en hojas de diversas edades expuestas al sol.

Tratamientos	Medias ($\bar{X}$)
Par 1	958 lux
Par 2	1.291 "
Par 3	1.416 "
Par 4	833 "
$\bar{X}$ crecimiento reciente	1.125 "
Hojas viejas	1.083 "

Cuadro 18. Análisis de variancia de la influencia de la edad de las hojas sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C.M.
Tratamientos	4	170.062
H.V. vs C.R.	(1)	4.167
Entre h. C.R.	(3)	225.694
Resp. lineal	(1)	9.375
" cuadrat.	(1)	630.208 *
Desviación	(1)	37.500
Error	10	
Total	14	

El Cuadro 18 muestra que no hubo diferencia significativa entre las hojas de diversas edades. Sin embargo, se encontró significación entre las hojas del último período de crecimiento dando una relación cuadrática entre ellas (Figura 5) aunque su sentido es inverso a las obtenidas anteriormente.

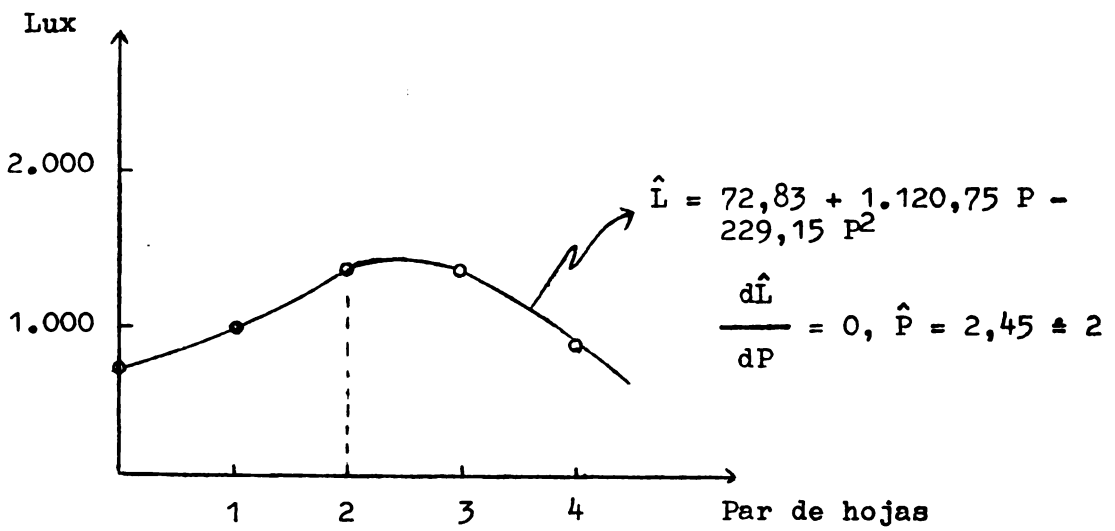


Figura 5. Curva del punto de compensación de luz como función de la edad de la hoja (par) en Elaeis guineensis.

4.4. Punto de compensación de luz en Coffea arabica

Las diferencias aquí encontradas resultaron ser altamente significativas, dándose los valores más altos en las hojas que crecen expuestas al sol.

Cuadro 19. Influencia de las condiciones de luminosidad sobre el punto de compensación de luz.

Condiciones crecimiento	Medias ($\bar{X}$)	Desviación estandar (s)
Sol	1.333 lux	± 144,33
Sombra	333 "	± 144,33

En los Cuadros 20 y 21 se observa que las diferencias que existen entre usar para la medición un sector de la hoja o ésta entera no fueron significativas.

Cuadro 20. Promedios de las mediciones de punto de compensación de luz en el sector de hoja considerado.

Tratamientos	Sector	Entera
Medias ($\bar{X}$)	1.166 lux	958 lux

Cuadro 21. Análisis de variancia de la influencia del sector de hoja sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C.M.
Tratamientos	1	65.104
Error	4	44.271
Total	5	

Se puede apreciar en el Cuadro 22 que las diferencias entre las horas del día del muestreo no tuvieron significación para esta especie.

Cuadro 22. Influencia del período del día en que se toma la muestra sobre el punto de compensación de luz.

Tratamientos	Mañana 7:30 h	Medio día 11:30 h	Tarde 15:30 h
Medias ($\bar{X}$)	1.166 lux	1.000 lux	916 lux
Desviación estandar (s)	± 144,33	± 125	± 260,20

En el Cuadro 23 se presentan los valores promedio del punto de compensación de luz de la secuencia de hojas de varias ramas de C. arabica. Las hojas del par 1 son 1/3 de la normal adulta y de color verde-amarillento, su valor es 1.333 lux igual al del par 2 que tiene mayor tamaño y color ligeramente más verde. El par 3, con las dimensiones de una hoja normal adulta, tiene 875 lux. Los pares restantes presentan valores fluctuantes alrededor de 1.000 lux. Las hojas del crecimiento anterior tienen valores inferiores (441 lux) al promedio de las anteriormente especificadas (1.131 lux).

Cuadro 23. Promedio de las mediciones del punto de compensación de luz en hojas de diversas edades expuestas al sol.

Tratamientos	Medias ($\bar{X}$)
Par 1	1.333 lux
Par 2	1.333 "
Par 3	875 "
Par 4	1.125 "
Par 5	958 "
Par 6	1.166 "
$\bar{X}$ crecimiento reciente	1.131 "
crecimiento anterior	441 "

Cuadro 24. Análisis de variancia de la influencia de la edad de las hojas sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C.M.
Tratamientos	6	239.554 **
C.A. vs C.R.	(1)	1.225.243 **
Entre h. C.R.	(5)	107.216
Resp. lineal	(1)	125.074
" cuadrat.	(1)	174.169
Desviación	(3)	78.947
Error	14	
Total	20	

Los resultados que aparecen en el Cuadro 24 presentan una diferencia altamente significativa entre los tratamientos usados, pero al examinar éstos con más detalle vemos que la diferencia altamente significativa se encuentra también al comparar los valores de las hojas del período de crecimiento anterior y los de las del último período de crecimiento, ya que las primeras tienen valores inferiores a las segundas. En cambio, entre las del crecimiento reciente no hubo diferencias significativas.

4.5. Punto de compensación de luz en Coffea canephora

Las diferencias entre las hojas que crecen expuestas al sol y las autosombreadas fueron en esta especie sólo significativas ($P < 0,05$) manteniéndose siempre los valores mayores para las primeras.

Cuadro 25. Influencia de las condiciones de luminosidad sobre el punto de compensación de luz.

Condiciones crecimiento	Medias ($\bar{X}$)	Desviación estandar (s)
Sol	1.250 lux	± 250
Sombra	416 "	± 288,69

Según puede verse en los Cuadros 26 y 27, las diferencias encontradas entre las porciones de la hoja y las regiones de la misma no fueron significativas.

Cuadro 26. Promedio de las observaciones del punto de compensación de luz según el sector de la hoja considerado.

Tratamientos	Subtratamientos		
	Nervio	Centro	Medias ($\bar{X}$)
Apice	1.041	875	958 lux
Base	2.208	2.083	2.187 "
Medias ($\bar{X}$)	1.104	1.041	2.187 "

Cuadro 27. Análisis de variancia de la influencia del sector de la hoja considerado sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C. M.
Tratamientos	1	157.552
Subtratamientos	1	11.718
Interacción	1	32.553
Error	8	152.334
Total	11	

Las diferencias observadas en el Cuadro 28 resultaron no ser significativas después de realizado el correspondiente análisis de variancia.

Cuadro 28. Influencia del período del día en que se tomó la muestra sobre el punto de compensación de luz.

Tratamientos	Mañana 7:30 h	Medio día 11:30 h	Tarde 15:30 h
Medias ($\bar{X}$)	750 lux	666 lux	958 lux
Desviación estandar (s)	± 250	± 288,69	± 260,20

El Cuadro 29 presenta los puntos de compensación de luz de una sucesión de hojas de varias ramas de la especie en estudio. El par 1, con hojas 1/2 de la normal adulta y de color amarillo, tiene un valor de 2.166 lux superior a todas las demás. A partir del par 2, hojas completamente desarrolladas y con pigmentación típica, los valores comienzan a decrecer (1.250 lux) hasta llegar al par 7 con un leve aumento en el par 5. El punto de compensación de luz promedio de todos estos pares de hojas es considerablemente superior al de las hojas del crecimiento anterior (541 lux).

El Cuadro 30 nos muestra que las hojas del período de crecimiento reciente tienen diferencias altamente significativas respecto a las del período de crecimiento inmediatamente anterior, pues su punto de compensación de luz es siempre superior al de las últimas.

También hay alta significación entre los distintos pares de hojas del último período de crecimiento encontrándose entre ellas una relación cuadrática como se aprecia en la Figura 6.

Cuadro 29. Promedio de las mediciones de punto de compensación de luz en hojas de diferentes edades expuestas al sol.

Tratamientos	Medias ($\bar{X}$)
Par 1	2.166 lux
Par 2	1.250 "
Par 3	958 "
Par 4	1.041 "
Par 5	1.125 "
Par 6	1.041 "
Par 7	875 "
$\bar{X}$ crecimiento reciente	1.208 "
Crecimiento anterior	541 "

Cuadro 30. Análisis de variancia de la influencia de la edad de la hoja sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C.M.
Tratamientos	7	662.202 **
C.A. vs C.R.	(1)	1.166.666 **
Entre h. C.R.	(6)	578.125 **
Resp. lineal	(1)	1.823.102 **
" cuadrat.	(1)	820.002 **
Desviación	(4)	250.775 *
Error	16	130.208
Total	23	

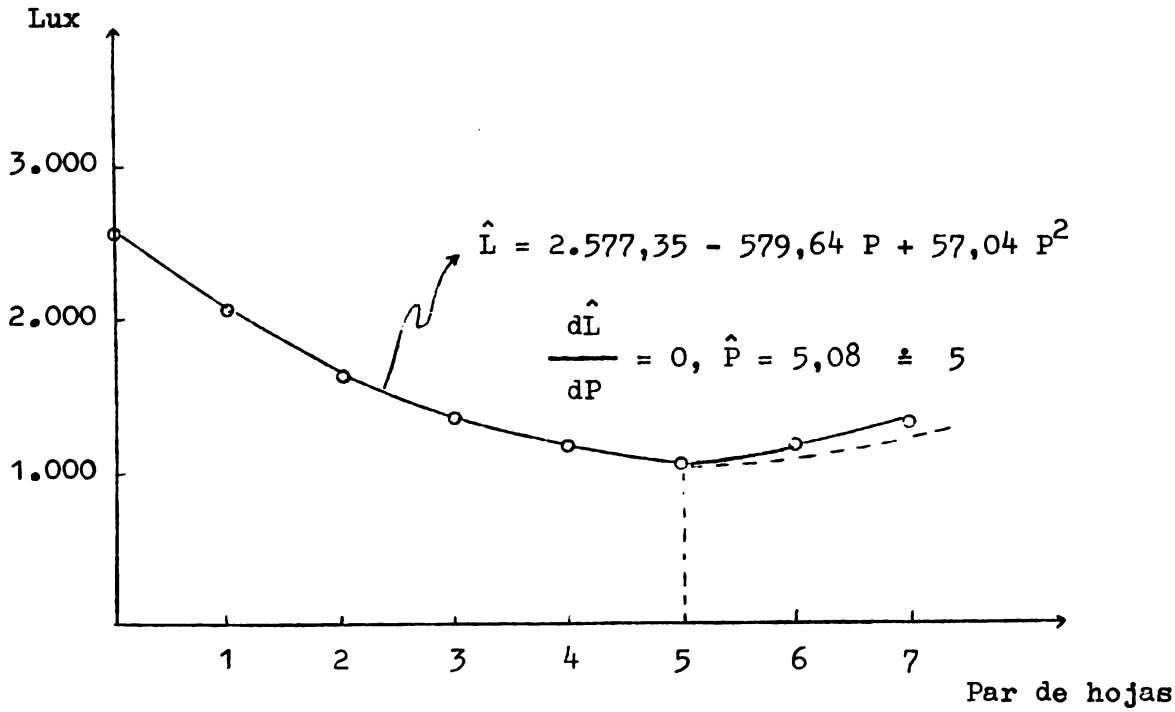


Figura 6. Curva del punto de compensación de luz como función de la edad de las hojas (par) en Coffea canephora.

4.6. Punto de compensación de luz en Coffea canephora var robusta

Con los datos del Cuadro 31 se obtuvo en el análisis de varian-cia alta significación, pues el punto de compensación de luz de las hojas expuestas al sol es claramente superior al de las autosombrea-das.

Al examinar los Cuadros 32 y 33 puede verse que hay diferencias altamente significativas entre las porciones del ápice y base, y en-tre las regiones del nervio principal y el centro de las hojas estu-diadas. Se destaca claramente que los valores para base y nervio son

Cuadro 31. Influencia de las condiciones de luminosidad en que crecen sobre el punto de compensación de luz.

Condiciones crecimiento	Medias ($\bar{X}$)	Desviación estandar (s)
Sol	1.041 lux	± 190,90
Sombra	333 "	± 144,33

Cuadro 32. Promedios de las mediciones del punto de compensación de luz en los diversos sectores de hojas.

Tratamientos	Subtratamientos		
	Nervio	Centro	Medias ($\bar{X}$)
Apice	1.083	708	895 lux
Base	2.750	1.750	1.354 "
Medias ($\bar{X}$)	1.341	875	

Cuadro 33. Análisis de variancia de la influencia del sector de la hoja considerado sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C.M.
Tratamientos	1	630.208 **
Subtratamientos	1	750.000 **
Interacción	1	46.875
Error	8	36.458
Total	11	

superiores a los otros, en cambio no dio significación la interacción de las porciones y regiones al considerarlas combinadas.

Las diferencias entre los valores medidos que aparecen en el Cuadro 34 no resultaron significativas al efectuar el análisis de variancia; pero en cambio se obtuvo una relación cuadrática entre las intensidades observadas y el período del día que puede verse claramente representada en la Figura 7.

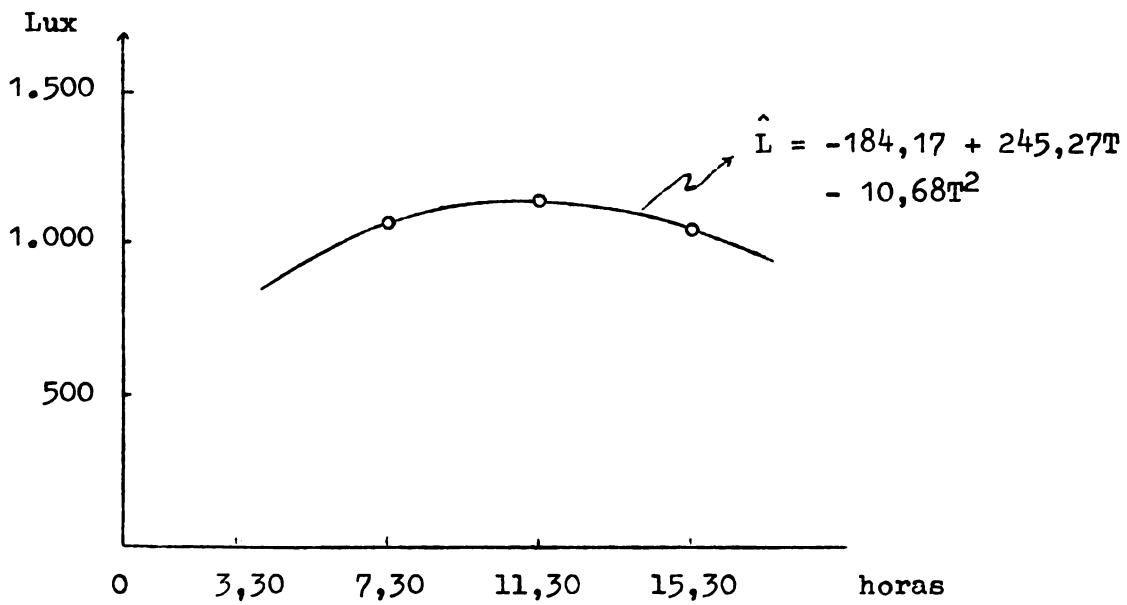


Figura 7. Curva del punto de compensación de luz como función del período del día en que se toma la muestra en <u>Coffea canephora</u> var robusta.

En el Cuadro 35 se pueden observar los puntos de compensación de luz promedios de la secuencia de hojas de varias ramas de la especie estudiada.

Cuadro 34. Influencia de la hora del día en que se toma la muestra sobre el punto de compensación de luz.

Tratamientos	Mañana 7:30 h	Medio día 11:30 h	Tarde 15:30 h
Medias	1.016 lux	1.275 lux	1.115 lux
Desviación estandar (s)	± 144,33	± 43,30	± 125

Cuadro 35. Promedios de las mediciones del punto de compensación de luz en hojas de diversas edades expuestas al sol.

Tratamientos	Medias ($\bar{X}$)
Par 1	2.166 lux
Par 2	1.208 "
Par 3	1.166 "
Par 4	791 "
Par 5	958 "
$\bar{X}$ crecimiento reciente	1.258 "
Crecimiento anterior	625 "

El valor de 2.166 lux del par 1 es el más alto, corresponde a hojas de 2/3 el tamaño de una adulta. El par 2 de hojas completamente desarrolladas alcanza a 1.208 lux. En el par 3, hojas también

adultas este valor desciende a 1.166 lux. En el par 4 baja otro poco para subir levemente en el par 5 con 958 lux. El punto de compensación de luz del promedio de estos pares (1.258 lux) supera claramente al del período de crecimiento anterior con 625 lux.

Cuadro 36. Análisis de variancia de la influencia de la edad de las hojas sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C.M.
Tratamientos	5	886.805 **
C.A. vs C.R.	(1)	1.002.778 **
Entre h. C.R.	(4)	857.812 **
Resp. lineal	(1)	2.408.333 **
" cuadrat.	(1)	787.202 **
Desviación	(2)	117.857 **
Error	12	56.423
Total	17	

El Cuadro 36 muestra diferencias altamente significativas entre las hojas de cada período de crecimiento siendo superiores los valores de las hojas de crecimiento reciente. La diferencia también fue altamente significativa entre los pares del último período de crecimiento, además se encontró entre éstas una relación decididamente cuadrática que aparece fielmente ilustrada en la Figura 8.

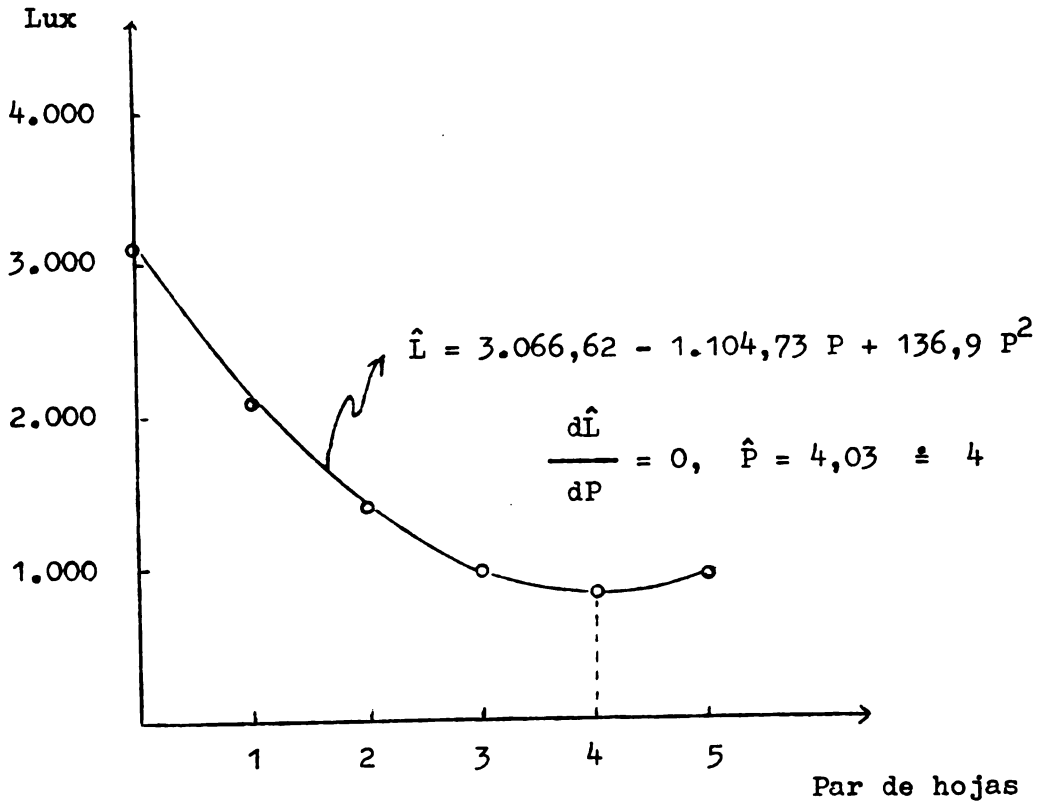


Figura 8. Curva del punto de compensación de luz como función de la edad de la hoja (par) en Coffea canephora var robusta.

4.7. Punto de compensación de luz en Solanum quitoense

Se observó en este caso que las diferencias eran sólo significativas ($P < 0,05$) aunque siempre se mantienen los valores más altos para las hojas que crecen expuestas al sol sobre las autosombreadas.

Cuadro 39. Análisis de variancia de la influencia de los sectores de hojas sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C.M.
Tratamientos	1	1.020.832 **
Subtratamientos	1	2.999.996 **
Interacción	1	520.838 **
Error	8	15.625
Total	11	

Las diferencias que se aprecian en el Cuadro 40 no resultaron significativas después de haber hecho el correspondiente análisis de variancia.

Cuadro 40. Influencia del período del día en que se toma la muestra sobre el punto de compensación de luz.

Tratamientos	Mañana 7:30 h	Medio día 11:30 h	Tarde 15:30 h
Medias ($\bar{X}$)	1.166 lux	1.500 lux	1.333 lux
Desviación estandar (s)	± 144,33	± 250	± 144,33

El Cuadro 41 muestra los valores promedio de la secuencia de hojas de esta especie. Se observa que el par 1, hojas de un tamaño

Cuadro 37. Influencia de las condiciones de luminosidad sobre el punto de compensación de luz.

Condiciones crecimiento	Medias ($\bar{X}$)	Desviación estandar (s)
Sol	1.833 lux	± 311,80
Sombra	1.041 "	± 144,33

Los Cuadros 38 y 39 muestran que tanto entre los tratamientos (ápice y base) como en los subtramientos (regiones central y del nervio principal) hubo diferencias altamente significativas puesto que las intensidades de luz requeridas eran mayores para la base y nervio sobre las otras dos. Esto se observó también al considerar combinaciones de ambos.

Cuadro 38. Promedios de las mediciones del punto de compensación de luz en los sectores de hojas considerados.

Tratamientos	Subtratamientos		
	Nervio	Centro	Medias ($\bar{X}$)
Apice	2.083	1.500	1.625 lux
Base	3.083	1.666	2.375 "
Medias ($\bar{X}$)	2.583	1.583	

la mitad de la normal adulta y de color verde rojizo, tiene un punto de compensación de luz de 2.583 lux que es el más alto. Del par 2 en adelante, hojas completamente adultas, se tiene un paulatino descenso en el punto de compensación de luz. El valor promedio de todas estas hojas del crecimiento reciente supera a los valores de las hojas viejas (1.385 lux).

Cuadro 41. Promedios de las mediciones del punto de compensación de luz en hojas de diversas edades.

Tratamientos	Medias ($\bar{X}$)
Par 1	2.583 lux
Par 2	1.833 "
Par 3	1.416 "
Par 4	1.083 "
$\bar{X}$ crecimiento reciente	1.720 "
Hojas viejas	1.385 "

Del Cuadro 42 se deduce que las diferencias obtenidas entre las hojas del período de crecimiento reciente y las viejas resultaron altamente significativas, pues los valores en lux son marcadamente superiores para las primeras.

Cuadro 42. Análisis de variancia de la influencia de la edad de las hojas sobre el punto de compensación de luz.

Fuente de variación	G.L.	C.M.
Tratamientos	4	1.023.916 **
H.V. vs C.R.	(1)	330.041 **
Entre h. C.R.	(3)	1.255.208 **
Resp. lineal	(1)	3.626.041 **
" cuadrat.	(1)	130.208 *
Desviación	(1)	9.376
Error	10	19.958
Total	14	

También se observa que entre las hojas del último período las diferencias son altamente significativas y se obtiene una relación cuadrática como la que aparece en la Figura 9.

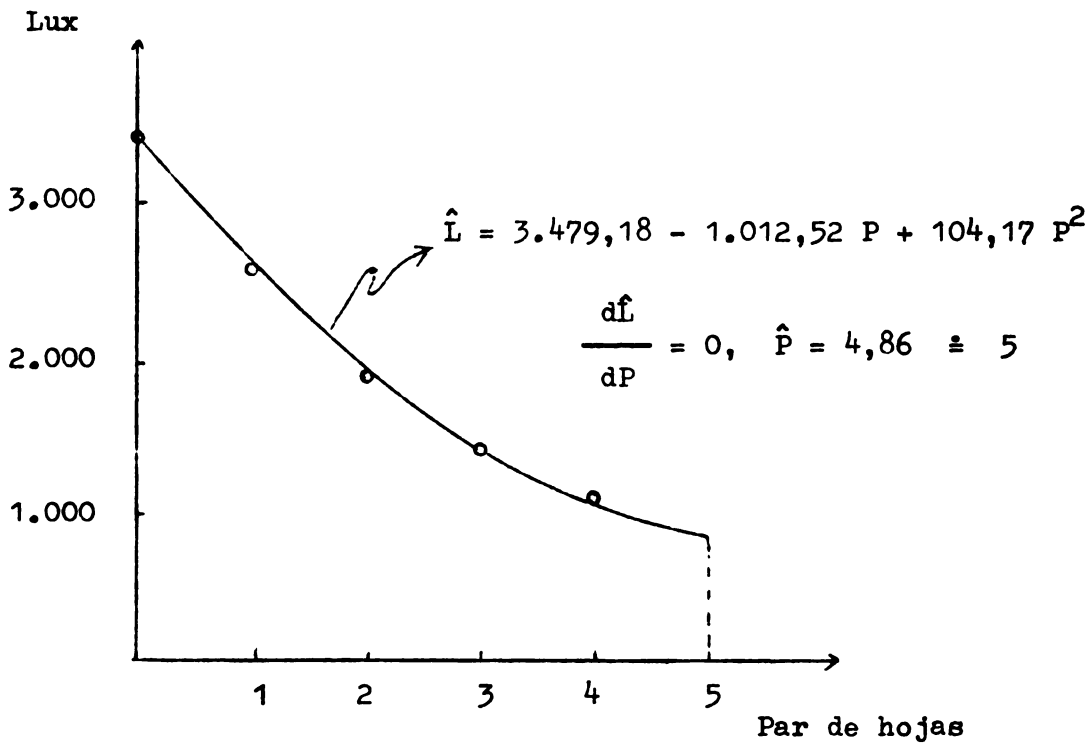


Figura 9. Curva del punto de compensación de luz como función de la edad de la hoja (par) en <u>Solanum quitoense</u>.

5. DISCUSION

5.1. Condiciones de luminosidad en que crecen las hojas

En todas las especies estudiadas se obtuvieron diferencias significativas al considerar la cantidad de luz que recibían cada uno de los grupos considerados. Siempre aquellas hojas que crecían expuestas al sol, presentaron puntos de compensación de luz superiores a las que lo hacían a la sombra. Por tanto aquellas necesitan diariamente altas intensidades de luz para obtener una ganancia fotosintética neta.

Estos resultados concuerdan perfectamente con los valores determinados por diversos autores tales como Lieth (10), Lieth y Ashton (11), Hosokawa y Odani (7), Ashton (1) y Pavil'onov (19) quienes llegaron a la conclusión que la vida previa de las plantas o de sus partes, respecto a la intensidad de luz a que están sometidas, es un factor determinante en la ubicación de su punto de compensación de luz.

En la Figura 10 puede apreciarse claramente la diferencia entre ambas características para cada especie. Permite también hacer comparaciones entre los valores de las diversas plantas. Así, por sus puntos de compensación relativamente altos, *S. quitoense*, *M. sapientum* y *A. cadamba* serían plantas de sol. En la última Lugo (13) determinó que la tasa de fotosíntesis neta era alta y que crecía en espacios abiertos de luz abundante.

Si se consideran diferencias de tipo físico entre las hojas expuestas al sol y las expuestas a la sombra, se ve que en general las

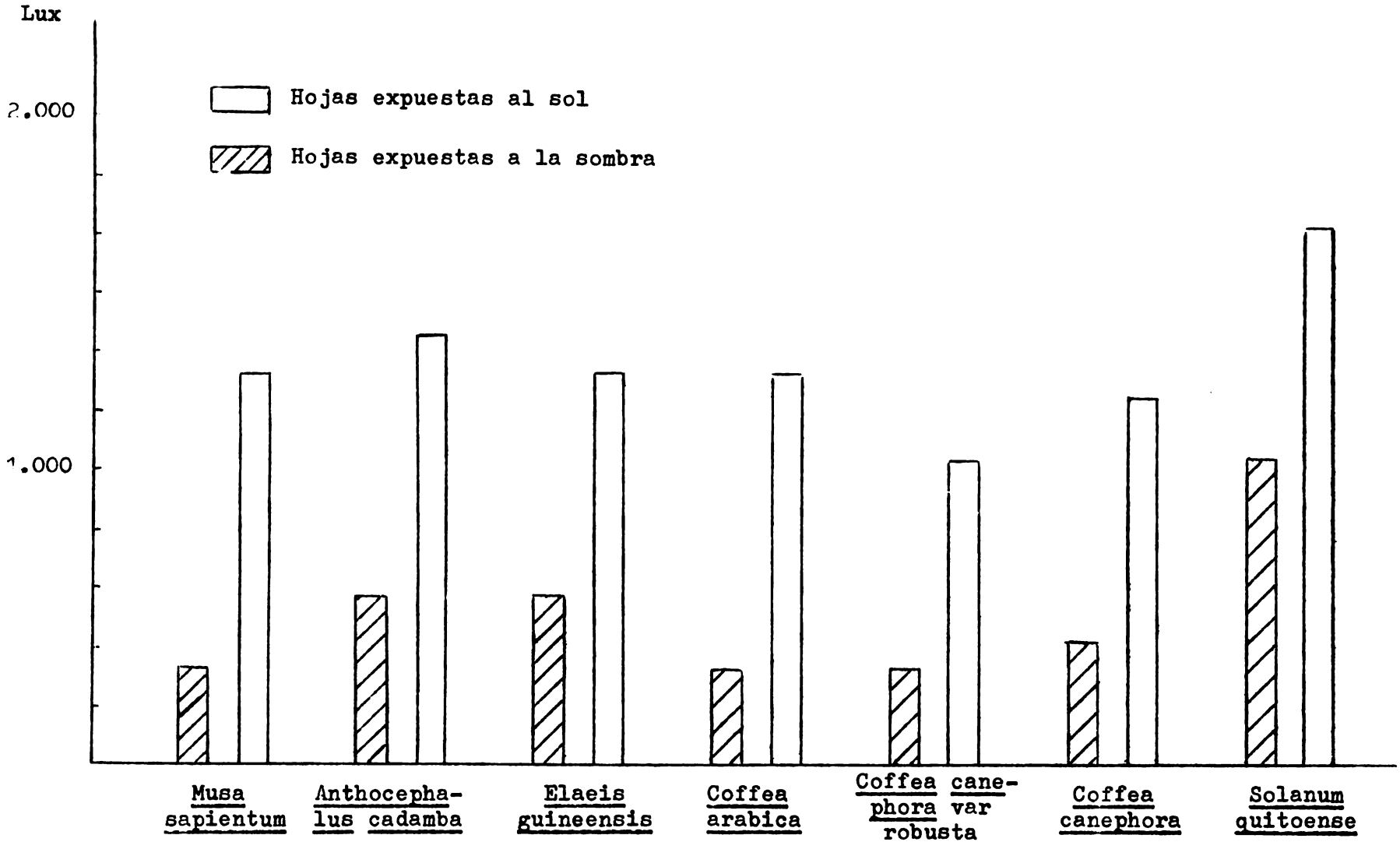


Figura 10. Diagrama del punto de compensación de luz en diversas especies según la cantidad de luz que reciben sus hojas.

últimas presentan una mayor superficie foliar y una pigmentación clorofílica más intensa que las de sol. Mahotiere (15) al estudiar algunos parámetros foliares en especies de café encontró que las hojas de sol contenían más materia seca, menos agua y una relación peso-superficie mayor que las de sombra.

5.2. Porción de la hoja que se usa en la medición

El único aspecto considerado en estudios previos es la influencia del corte de las hojas sobre el punto de compensación de luz hecho por Lieth (9). Este autor llegó a determinar que la influencia de heridas no afectaba significativamente el punto de compensación de luz. El caso de *Coffea arabica* se ajusta estrechamente a estos resultados, ya que las diferencias entre usar una hoja entera (fue la más pequeña de las empleadas) o tan sólo un segmento de ella no fueron significativas. (Cuadro 20).

Sin embargo, al trabajar con distintos segmentos de hojas expuestas al sol de *M. sapientum*, *A. cadamba*, *C. canephora* var robusta y *S. quitoense*, se obtuvo diferencias altamente significativas entre los tratamientos, es decir, porciones del ápice, medio y base, y entre los subtratamientos que comprendían diferentes regiones dentro de cada porción (nervio principal, centro y borde). En todos ellos los segmentos que llevan parte del nervio principal son los que presentan los valores más altos (Cuadros 2, 8, 32 y 38). Esto es perfectamente comprensible si se piensa que dichos segmentos llevan en su mayor parte tejido conductor que no es fotosintéticamente activo en forma directa y por tanto requiere intensidades de luz más o

menos altas para hacer producir efectivamente al escaso tejido asimilador presente.

En el caso de E. guineensis no hubo diferencias entre los tratamientos usados (Cuadro 14), debido, presumiblemente, a las características propias de la ramificación y tipo de hoja de la especie, ya que en especial estas últimas no presentan diferencias morfológicas marcadas en cada región. Tampoco C. canephora dio significación (Cuadro 26) lo que puede atribuirse a que sus hojas son todavía pequeñas en relación a las restantes lo que da zonas con escasas diferencias.

5.3. Hora del día en que se toma la muestra

De los siete casos estudiados, tomando muestras a las 7:30 h, 11:30 h y 15:30 h, sólo se obtuvo una respuesta significativa en E. guineensis y C. canephora var robusta. En esta última las diferencias dieron una relación cuadrática con un máximo al medio día que coincidió con la máxima radiación solar de un día despejado. Esto también se insinúa al examinar los valores en C. canephora y S. quitoense (Cuadros 28 y 40).

Estos resultados concuerdan plenamente con los obtenidos anteriormente pues, según lo determinado por Lieth (9), existe cierta variación en el punto de compensación de luz de acuerdo a la hora en que se tome la muestra, ya que los valores máximos se producen alrededor de las 12 h. Otros autores (11) han trabajado tomando las muestras siempre a una misma hora para evitar variaciones por este factor. Sin lugar a dudas, dicho factor está intimamente relaciona-

do con la temperatura imperante en el lugar donde se encuentra la planta y es bien conocida la influencia que ejerce la temperatura sobre el punto de compensación de luz, pues cuando ésta aumenta dicho punto sube (6, 9, 16).

En el caso de E. guineensis sigue una respuesta lineal decreciente desde la primera muestra de la mañana a la última de la tarde. Una tendencia similar muestran A. cadamba y C. arabica (Cuadros 16, 10 y 22). Este hecho indica que el punto de compensación de luz es más alto en la mañana y va disminuyendo al avanzar el día. Hay cierta relación con los datos obtenidos por Nutman (17) en C. arabica; él encontró que la tasa de asimilación variaba directamente con la intensidad de luz cuando era baja, pero se reducía con intensidades altas, así la tasa de asimilación será mayor bajo intensidades moderadas de luz que a pleno sol.

En M. sapientum la relación lineal sería creciente (según los datos del Cuadro 4) de la mañana a la tarde, debido seguramente a la posición casi vertical de sus hojas que recibirían menos luz al iniciarse el día.

5.4. Edad de las hojas

En casi todas las especies estudiadas, descontando E. guineensis se obtuvo diferencias altamente significativas entre las hojas pertenecientes al período de crecimiento reciente y las del inmediatamente anterior (los dos tipos de hojas expuestas al sol).

Las más antiguas presentaron puntos de compensación de luz inferiores a las nuevas, lo que concuerda perfectamente con las

observaciones realizadas por Lieth y Vogt (12) en varias especies y con los resultados obtenidos por Lieth (10).

Entre los distintos pares de hojas del crecimiento reciente, partiendo por los más nuevos y continuando nudo por nudo hacia los viejos, se obtuvo diferencias significativas en casi todas las especies estudiadas, exceptuando C. arabica. Al analizar más en detalle la relación existente entre estas hojas se vio que había una respuesta cuadrática, como puede apreciarse en las Figuras 2, 3, 5, 6, 8 y 9. Las hojas más jóvenes, aún en vías de desarrollo, son las que presentan en general el punto de compensación de luz más alto y luego los valores van disminuyendo hasta llegar a un mínimo.

Los resultados obtenidos pueden relacionarse con las observaciones sobre el hecho que esas primeras hojas son más tiernas, tienen poca cantidad de clorofila y un alto contenido acuoso. Al aumentar la edad y completarse su desarrollo, también aumenta el contenido de clorofila, se vuelven más duras y adquieren un mayor porcentaje de materia seca junto a un mayor tamaño con lo que captan mejor la energía lumínica. Su punto de compensación desciende hasta llegar a un valor mínimo, tras el cual, en la especie que fue posible obtener material, se observó un leve aumento del punto de compensación de luz (Figuras 3, 6 y 8).

Este resultado estaría de acuerdo con lo enunciado por Sestak y Catsky (23) con Nicotianum sanderae en el sentido que tanto la tasa de fotosíntesis como la cantidad de clorofila se incrementan durante la primera fase del desarrollo de la hoja hasta cierto

máximo descrito como "madurez fotosintética" después del cual ambos decrecen. Una ampliación a este hecho es la afirmación de Lieth y Vogt (12) quienes dicen que al envejecer y amarillarse las hojas sus puntos de compensación de luz aumentan.

En el caso especial de E. guineensis, la relación cuadrática entre las hojas de crecimiento reciente fue de sentido inverso. Esto puede explicarse porque las hojuelas nuevas, en formación, se encuentran como dentro de un estuche, unas en las otras, y tienen un color fuertemente amarillo ya que reciben muy poca luz. Pero a medida que crecen se van separando y aumenta su contenido de clorofila. Finalmente cabe mencionar que las palmas se caracterizan por un bajo metabolismo gaseoso (19).

6. CONCLUSIONES

6.1. Vida previa de las plantas respecto a la cantidad de luz recibida:

a) Para determinar el punto de compensación de luz en las especies estudiadas es preciso considerar las condiciones de luminosidad en que han crecido.

b) Las hojas de las ramas superiores y en general todas aquellas más expuestas a la luz tienen puntos de compensación mayores que las hojas menos expuestas en todas las plantas estudiadas.

6.2. Segmento de la hoja utilizado en la medición:

a) Los segmentos de la hoja que influyen elevando el punto de compensación de luz en las especies en estudio son las que comprenden la región del nervio central y la porción basal.

b) El segmento del nervio principal en la base de la hoja da los valores más altos de punto de compensación de luz.

6.3. Hora del día en que se toma la muestra

a) En los casos estudiados no resultó un factor que introdujese cambios considerables excepto en *Elaeis guineensis* y *Coffea canephora* var robusta.

b) Existe una relación lineal decreciente entre las horas del día en que se tomó la muestra y el valor del punto de compensación de luz de *Elaeis guineensis*.

c) En Coffea canephora el punto de compensación de luz es una función cuadrática de la hora del día en que se toma la muestra.

6.4. Edad de las hojas

a) La edad de las hojas influyó significativamente en todas las especies estudiadas excepto en Elaeis guineensis.

b) Las hojas correspondientes al último período de crecimiento tienen puntos de compensación de luz más altos que las del período inmediatamente anterior.

c) Las hojas del período de crecimiento anterior y las de las ramas secundarias de Anthocephalus cadamba no presentan diferencias en sus puntos de compensación de luz.

d) Los pares de hojas de distintas edades en todas las especies estudiadas, excepto Coffea arabica, presentan una paulatina disminución de su punto de compensación de luz a partir de la más joven hasta la más vieja, que está representada por una curva cuadrática.

e) El par de hojas a que corresponde el punto de compensación de luz mínimo o máximo en las especies estudiadas es el más estable y por lo tanto recomendable para cualquier muestreo.

7. RESUMEN

Dada la importancia fisiológica y ecológica de un adecuado conocimiento del punto de compensación de luz y considerándolo como un primer paso para posteriores estudios sobre eficiencia fotosintética, se llevó a cabo el presente trabajo en los terrenos y laboratorios de Fisiología Vegetal del Centro de Enseñanza e Investigación en el Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de Turrialba, Costa Rica. Se determinó el punto de compensación de luz de algunas especies en el trópico húmedo y la influencia de ciertos factores ambientales sobre la ubicación de ese punto.

Las especies usadas fueron Musa sapientum, Anthocephalus cadamba, Elaeis guineensis, Solanum quitoense, Coffea arabica, Coffea canephora y Coffea canephora var robusta. En cada una de ellas se analizaron los siguientes factores: condición de luminosidad en que crecen las hojas, período del día en que se toma la muestra, segmento de la hoja utilizado en la medición y edad de ella. El muestreo del material indicado se hizo siguiendo un diseño irrestrictamente aleatorio.

El punto de compensación de luz se midió por el método de Lieth que se basa en la sensitividad del rojo de cresol a pequeños cambios de la presión parcial de CO_2 en la atmósfera.

Se comprobó que el punto de compensación de luz está directamente influenciado por las condiciones de luminosidad en que crecen las hojas, así las que lo hacen expuestas al sol tienen siempre valores

muy superiores a las de la sombra. Se determinó además, que el sector de la hoja usado en la medición (cuando son muy grandes) determina variaciones, puesto que los segmentos de la base y nervio principal dan puntos de compensación de luz superiores a las otras.

El efecto ejercido por la hora del día en que se toma la muestra sólo resultó significativo en dos de las especies Elaeis guineensis y Coffea canephora var robusta dando la primera una respuesta lineal y la segunda una cuadrática.

La edad de las hojas resultó ser un factor importante en la determinación del punto de compensación de luz de las especies analizadas. Las hojas del período de crecimiento reciente tienen valores de punto de compensación significativamente superiores a las del período de crecimiento inmediatamente anterior, y entre las hojas del período de crecimiento reciente, excepto en Coffea arabica, se encontraron diferencias altamente significativas dándose entre los pares de cada especie una relación cuadrática decreciente a partir de la más joven, aún en desarrollo.

8. SUMMARY

An adequate knowledge of the light compensation points of plants is of value, not only because of its physiological and ecological importance, but also as a first step in the study of photosynthetic efficiency. The present investigation was carried out to determine the light compensation points of various organs of species of plants of the humid tropics and the environmental factors which affect them.

The plants studied were found near the CEI of the Inter-American Institute of Agricultural Sciences, and the actual measurements were taken in the Plant Physiology laboratory. The species used were: *Musa sapientum*, *Anthocephalus cadamba*, *Elaeis guineensis*, *Solanum quitoense*, *Coffea arabica*, *Coffea canephora* and *Coffea canephora* var robusta. In each plant the following factors were analized: the light conditions under which the leaves developed; the time of day when the samples were taken; and the portions and ages of the leaves used for determinations. The material was sampled in a completely random fashion.

The light compensation point was measured by the method of Lieth which is based on the sensitivity of cresol red to slight changes of the partial pressure of CO_2 in the atmosphere.

Results showed that the light compensation point is directly influenced by the light conditions under which the leaves developed. Those exposed to full sunlight had much higher values than those

growing under shade. Variations were also observed with respect to the location of segment of the leaf used for the measurement. In samples of very large leaves the portions including the main vein and those of the basal section always had higher light compensation points then the rest of the leaf.

The only significant differences for the effect of time of day on the value of the light compensation point were observed in two species, Elaeis guineensis and Coffea canephora var robusta. In the first, the relation was linear, while in the second it was quadratic.

The age of leaves proved to influence greatly the value of light compensation point in the studied species. Leaves of recent growth had points much higher than those of the older parts of the branches. Except for Coffea arabica, there was a highly significant difference found between samples. This relation between age and light compensation point took the form of a decreasing quadratic relationship from the youngest to the oldest leaves.

9. LITERATURA CITADA

1. ASHTON, D. H. Growth under shade and compensation points of Eucalyptus regnans. International Botanical Congress, 9th., Montreal, August 19-29, 1959. Proceedings. Toronto, University of Toronto, 1959. v. 2, p. 10.

2. BUDOWSKI, G. y SCHREUDER, G. F. The climate at Turrialba. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. Comunicaciones no. 68. 1962? 36 p.

3. COUTINHO, L. M. Untersuchungen über die Lage des Lichtkompensations punktes einiger Pflanzen zu verschiedenen Tagezeiten mit besondere Berücksichtigun des "de Saussure Effektes" bei Sukkulenten. Arbeiten Landwirt-Schaft Hochschule Hohenheim 30:101-108. 1964.

4. EGLE, K. y SCHENK, W. Der Einfluss der Temperatur auf die Lage des CO_2-Kompensationspunktes. Planta 43(2):83-97. 1953.

5. EMERSON, R. y CHALMERS, R. On the eficiency of photosynthesis above and below compensation of respiration. In Gaffron, H. et al., ed. Research in photosynthesis. New York, Interscience, 1957. pp. 349-352.

6. HEATH, O. V. S. y MEIDNER, H. Compensation points and carbon dioxide enrichment for lettuce grown under glass in winter. Journal of Experimental Botany 18(57):746-751. 1967.

7. HOSOKAWA, T. y ODANI, N. The daily compensation period and vertical ranges of epiphytes in a beech forest. Journal of Ecology 45(3):901-915. 1957.

8. KOK, B. Efficiency of photosynthesis. In Ruhland, W. et al. Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin, Springer-Verlag, 1960. v. 5/1, pp. 566-663.

9. LIETH, H. Über den Lichtkompensationpunkt der Landpflanzen. I. Mitteilung. Planta 54(5):530-554. 1960.

10. _____. Über den Lichtkompensationpunkt der Landpflanzen. II. Mitteilung. Planta 54(6):555-576. 1960.

11. _____ y ASHTON, D. H. The light compensation points of some herbaceous plants inside and outside deciduous woods in Germany. Cannadian Journal of Botany 39(5):1255-1259. 1961.

12. LIETH, H. y VOGT, M. Der Lichtkompensationspunkt einiger Waldschttenpflanzen im Sommer and im Frühjar. International Botanical Congress, 9th., Montreal, August 19-29, 1959. Proceedings. Toronto, University of Toronto, 1959. v. 2, pp. 227-228.

13. LUGO, A. E. Photosynthetic studies on rain forest seedlings. Bulletin of the Ecological Society of America 46(3):93. 1965.

14. LUNDEGÅRDH, H. Plant physiology. Trad. del alemán por F. M. Irvine. Londres, Oliver-Boyd, 1966. pp. 120-126.

15. MAHOTIERE, S. Efecto de la luz solar sobre temperatura y movimiento de estomas en las hojas del cafeto (Coffea arabica L.). Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, 1967. 103 p. (Mimeografiada)

16. MÜLLER, D. Die Kohlensäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta 6:22-39. 1928. (Original no consultado; citado en Russell, R. S. Physiological and ecological studies on an artic vegetation. III. Observations on carbon assimilation, carbohydrate storage and stomatal movement in relation to the growth of plants on Jan Mayen Island. Journal of Ecology 28(2):289-309. 1940).

17. NUTMAN, F. J. Studies of the physiology of Coffea arabica. I. Photosynthesis of coffea leaves under natural conditions. Annals of Botany n.s. 1(3):353-367. 1937.

18. PAVLETIC, Z. Kolorimetrijsko odredivanje kompenzacione tocke svijetla kod Kormofita. Acta Botanica Croatica 17:113-149. 1958.

19. PAVIL'ONOV, A. A. The effect of potassium on the position of the light compensation point in plants. (En ruso). Biuletyn Glavnyi Botan Sada Akadem Nauk Sssr. 53:66-71. 1964. (Original no consultado; compendiado en Biological Abstracts 47(2):9456. 1966).

20. PLÄTZER, H. Untersuchungen über die Assimilation und Atmung der Wassenpflanzen. Dissertation in the University of Würzburg. 1917. (Original no consultado; citado en Lieth, H. Über den Lichtkompensationpunkt der Landpflanzen. I. Mitteilung. Planta 54(5):530-554. 1960).

21. RABINOWITCH, E. I. Photosynthesis and related proceses. New York, Interscience, 1951. v. 2/1, pp. 981-985.

22. STÅLFELT, M. G. Fletchen und Moose. In Ruhland, W. et al. Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin, Springer-Verlag, 1960. v. 5/2, pp. 364-375.

23. SESTAK, Z. y CATSKÝ, J. Intensity of photosynthesis and chlorophyl content as related to leaf age in Nicotiana sanderae hort. Biologia Plantarum 4(2):131-140. 1962.

A P E N D I C E

APENDICE 1

Datos meteorológicos tomados en la estación situada pocos metros al norte de la laguna del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Turrialba, Costa Rica. Elevación 602 m, latitud 9º53' N y longitud 83º38' W.

Temperatura	Noviembre 1968	Diciembre 1968	Enero 1969	Febrero 1969
Media	22,4 ºC	21,6 ºC	20,8 ºC	20,7 ºC
Promedio de las máximas	26,4	25,9	26,6	26,1
Promedio de las mínimas	18,5	17,2	16,5	16,6
Máxima absoluta	28,0	28,5	27,8	29,7
Mínima absoluta	16,5	13,8	13,5	12,9
Precipitación				
Total mensual	216,4 mm	266,0 mm	94,8 mm	46,7 mm
Días con 0,1 o más	21 días	14 días	16 días	10 días
Máximo por día	67,4 mm	131,1 mm	21,7 mm	30,1 mm
Brillo solar				
Duración de la iluminación:				
Total mensual	126,0 h	161,8 h	197,6 h	160,0 h
Promedio diario	4,2	5,2	6,3	57,1
Radiación:				
Total mensual	9.808 cal/cm^2	12.110 cal/cm^2	14.833 cal/cm^2	12.870 cal/cm^2
Promedio diario	326,9	390,6	478,4	459,6
Máxima diaria		582	624	669
Humedad relativa				
Promedio diario	86,9 %	85,2 %	84 %	81,4 %
Promedio de las mínimas		57,7	53,4	51,8
Mínima absoluta		45	37	33

Datos individuales obtenidos en cada una de las mediciones por especie y por tratamiento considerado.

I. Musa sapientum

1) Sol : 1250 - 1500 - 1250
Sombra: 250 - 500 250

2) Mañana : 1000 - 750 - 1000
Medio día: 1000 - 1000 - 1000
Tarde : 1000 - 1000 - 1250

3) Apice nervio: 2000 - 2000 - 2250
" centro: 875 - 500 - 875
" borde : 750 - 500 - 750
Medio nervio: 3000 - 3000 - 3500
" centro: 1000 - 750 - 625
" borde : 875 - 750 - 325
Base nervio : 6000 - 6000 - 6000
" centro: 750 - 500 - 500
" borde : 625 - 250 - 625

4) Hojas viejas: 750 - 500 - 750
Crecimiento reciente, muy joven : 2250 - 2500 - 1750
par 2 : 1250 - 1250 - 1000
par 3 : 1000 - 1000 - 1250

II. Anthocephalus cadamba

1) Sol : 1500 - 1500 - 1375
Sombra: 500 - 500 - 750

2) Mañana : 750 - 1000 - 1000
Medio día: 1000 - 1000 - 1250
Tarde : 1000 - 1000 - 1250

3) Apice nervio: 1750 - 1750 - 1750
" centro: 1250 - 1000 - 1000
Base nervio : 3250 - 3500 - 3500
" centro : 1500 - 1500 - 1750

4) Crecimiento anterior: 1000 - 1000 - 1250
Crecimiento reciente, muy joven : 6000 - 6000 - 6000
par 2 : 1250 - 1500 - 1500
3 : 1500 - 1500 - 1750
4 : 1250 - 1250 - 1500
5 : 1250 - 1250 - 1750
6 : 1000 - 1250 - 1325
7 : 1250 - 1500 - 1750
8 : 1000 - 1250 - 1500
9 : 1250 - 1500 - 1500
rama secundaria: 1000 - 1000 - 1000

III. Coffea arabica

1) Sol : 1250 - 1500 - 1250
Sombra: 250 - 250 - 500

2) Mañana : 1250 - 1250 - 1000
Medio día: 1125 - 1000 - 875
Tarde : 625 - 1125 - 1000

3) Sector : 1250 - 1000 - 1250
Entera : 1250 - 875 - 750

4) Crecimiento anterior: 750 - 250 - 325
Crecimiento reciente, muy joven : 1250 - 1250 - 1500
par 2 : 1000 - 1250 - 1750
3 : 875 - 750 - 1000
4 : 1250 - 875 - 1250
5 : 1125 - 750 - 1000
6 : 1000 - 1250 - 1250

IV. Elaeis guineensis

1) Sol : 1500 - 1500 - 1000
Sombra: 500 - 500 - 750

2) Mañana : 1500 - 1500 - 1500
Medio día: 1500 - 1250 - 1250

3) Apice : 750 - 1250 - 1250
Medio : 1250 - 750 - 1125
Base : 875 - 875 - 500

4) Hojas viejas: 1250 - 1500 - 500
Crecimiento reciente, muy joven : 875 - 1000 - 1000
par 2 : 1125 - 1250 - 1500
3 : 1250 - 1750 - 1250
4 : 500 - 1000 - 1000

V. Coffea canephora

1) Sol : 1000 - 1250 - 1500
Sombra: 250 - 250 - 750

2) Mañana : 500 - 1000 - 1250
Medio día: 1000 - 500 - 875
Tarde : 750 - 500 - 750

3) Apice nervio: 1500 - 875 - 750
" centro: 1250 - 625 - 750
Base nervio : 750 - 1750 - 1000
" centro : 1125 - 1500 - 1000

4) Crecimiento anterior : 250 - 625 - 750

Crecimiento reciente, muy joven	:	1500 - 1750 - 3250
par 2	:	1250 - 1250 - 1250
3	:	750 - 1000 - 1125
4	:	1000 - 1000 - 1125
5	:	1000 - 1125 - 1250
6	:	1000 - 1125 - 1000
7	:	875 - 750 - 1000

VI. Coffea canephora var robusta

1) Sol : 1000 - 875 - 1000
Sombra: 250 - 250 - 500

2) Mañana : 1000 - 1250 - 1000
Medio día: 1250 - 1250 - 1325
Tarde : 1250 - 1000 - 1125

3) Apice nervio: 1000 - 1000 - 1250
" centro: 625 - 500 - 1000
Base nervio : 1500 - 1750 - 1750
" centro : 875 - 1000 - 1250

4) Crecimiento anterior : 500 - 625 - 750

Crecimiento reciente, muy joven	:	2000 - 2250 - 2250
par 2	:	1500 - 875 - 1250
3	:	1125 - 875 - 1500
4	:	875 - 500 - 1000
5	:	1000 - 750 - 1125

VII. Solanum quitoense

1) Sol : 2250 - 1500 - 1750
Sombra: 1125 - 875 - 1125

2) Mañana : 1250 - 1250 - 1000
Medio día: 1250 - 1500 - 1750
Tarde : 1250 - 1250 - 1500

3) Apice nervio: 2000 - 2000 - 2250
" centro: 1500 - 1500 - 1500
Base nervio : 3000 - 3000 - 3250
" centro : 1750 - 1500 - 1750

4) Hojas viejas: 1250 - 1325 - 1500

Crecimiento reciente, muy joven	:	2750 - 2500 - 2500
par 2	:	1750 - 1750 - 2000
3	:	1250 - 1500 - 1500
4	:	1000 - 1000 - 1250

Date Due

DATE	ISSUED TO
240	JAN-10
240	JAN-23
210	OCT-12
403	JUN-6