

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA  
(CATIE)

**Variación de microclima y su efecto sobre las características  
fotosintéticas y de morfología foliar de 10 especies arbóreas de un  
bosque lluvioso de Costa Rica**

Tesis sometida a la consideración del Comité Técnico de Postgrado y Capacitación del  
Programa de Enseñanza en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del Centro  
Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, para optar al grado de

*Magister Scientiae*

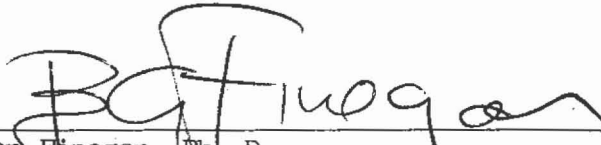
por

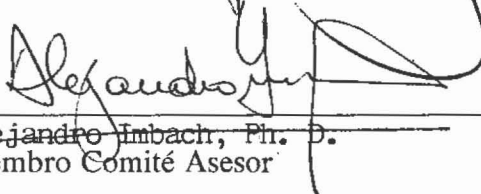
NORMA ESTHER VERA  
Turrialba, Costa Rica  
1994


Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma, por la Jefatura del Area de Postgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales del CATIE y aprobada por el Comité Asesor del estudiante como requisito parcial para optar al grado de:

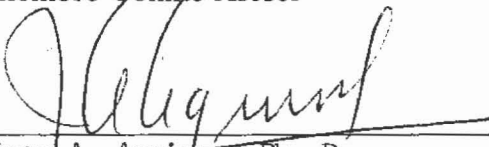
*MAGISTER SCIENTIAE*

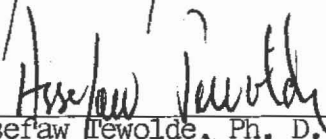
FIRMANTES:


  
Bryan Finegan, Ph. D.  
Profesor Consejero

  
Alejandro Imbach, Ph. D.  
Miembro Comité Asesor

  
Pedro Ferreira, Ph. D.  
Miembro Comité Asesor

  
Juan A. Aguirre, Ph. D.  
Jefe, Area de Postgrado

  
Assefaw Tewolde, Ph. D.  
Director, Programa de Enseñanza

  
Norma Esther Vera  
Candidato

CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA  
SUBDIRECCION GENERAL ADJUNTA DE ENSEÑANZA  
PROGRAMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**Variación de microclima y su efecto sobre las características  
fotosintéticas y de morfología foliar de 10 especies arbóreas de un  
bosque lluvioso de Costa Rica**

por

NORMA ESTHER VERA

Turrialba, Costa Rica  
1994

## RECONOCIMIENTOS

Dedico este trabajo a quienes me acompañaron permanentemente en el esfuerzo: mi esposo Oscar y mi hija Florencia.

Quiero agradecer muy especialmente a las siguientes personas:

- Dr. Bryan Finegan
- Dr. Adrian Newton
- Ing. Juan C. Diaz
- Ing. Luis Diego Delgado
- M. Sc. Alejandro Imbach
- Dr. Pedro Ferreira
- Familia Imbach
- Ing. Victoria Mainardi
- M.Sc. Alberto Sánchez
- M.Sc. Mario Paiz
- Sr. Jhony Perez
- Sr. Alvaro Chaves
- Personal del Proyecto CATIE-COSUDE

Hago extensivo el reconocimiento a las instituciones y Proyectos que me apoyaron financiera y logísticamente:

- Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Misiones
- Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD)
- Proyecto CATIE- COSUDE
- Proyecto Mejoramiento Genético Forestal
- Proyecto Madeleña

## CONTENIDO

RECONOCIMIENTOS .....	iii
LISTA DE CUADROS .....	vi
LISTA DE FIGURAS .....	viii
<b>1. INTRODUCCION .....</b>	<b>1</b>
<b>2. ANTECEDENTES .....</b>	<b>4</b>
2.1 Caracterización ecológica del microclima de los bosques tropicales con énfasis en la radiación solar .....	4
2.2 Los gremios de especies arbóreas de los bosques tropicales húmedos .....	7
2.3 Fotosíntesis en los bosques tropicales húmedos .....	9
<b>3. MATERIALES Y METODOS .....</b>	<b>13</b>
3.1 Localización y descripción de las áreas de estudio .....	13
3.2 Selección de especies .....	14
3.2.1 Estudio en el bosque .....	14
3.2.2 Estudio fotosintético en vivero .....	16
3.3 Períodos de estudio .....	16
3.4 Partes integrantes .....	16
3.4.1 Caracterización de microclima .....	17
3.4.2 Evaluaciones fotosintéticas .....	19
3.4.2.1 Evaluaciones fotosintéticas en el bosque .....	19
3.4.2.2 Evaluaciones fotosintéticas en vivero .....	21
3.4.3 Estudio de morfología foliar .....	22
3.4.4 Forma general de crecimiento .....	22
3.5 Métodos de análisis y procedimientos .....	23
<b>4. RESULTADOS .....</b>	<b>26</b>
4.1 Caracterización de microclima .....	26
4.1.1 Humedad relativa del aire .....	26
4.1.2 Temperatura del aire .....	29
4.1.3 Temperatura foliar .....	31
4.1.4 Temperatura del suelo .....	33
4.1.5 Densidad de flujo de fotones fotosintéticos .....	35
4.1.6 Discusión general de los resultados de evaluación microclimática .....	42

4.2 Evaluaciones fotosintéticas .....	43
4.2.1 Ambiente lumínico de las plantas del estudio .....	43
4.2.1.1 Índice de iluminación de copas .....	44
4.2.1.2 Caracterización de regimen de radiación solar con fotografías hemisféricas .....	45
4.2.1.3 Densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPDF) ...	48
4.2.2 Fotosíntesis .....	50
4.2.3 Comportamiento fotosintético en el bosque y en el vivero: comparación general .....	73
4.2.4 Correlación Fotosíntesis-luz .....	74
4.3 Peso específico foliar .....	75
4.3.1 Correlaciones entre peso específico foliar y factores de sitio .....	76
4.3.2 Correlaciones area foliar-factores de sitio .....	77
4.3.3 Correlaciones Peso específico foliar-tasa fotosintética .....	77
4.4 Análisis discriminante canónico .....	78
5. CONCLUSIONES .....	81
6. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS .....	82
ANEXOS .....	87

## LISTA DE CUADROS

Cuadro 1.	Las especies estudiadas, familia y grupo ecológico al que pertenecen (HE= heliófita efímera, HD= heliófita durable, I= intermedia, E= esciófita) . . . . .	15
Cuadro 2.	Categorías de tamaño consideradas para el estudio . . . . .	15
Cuadro 3.	Especies y número de individuos por especie evaluados fotosintéticamente en cada parcela en el bosque . . . . .	20
Cuadro 4.	Medianas de la humedad relativa del aire (en %) en las parcelas cinco y ocho durante ambos períodos . . . . .	26
Cuadro 5.	Medianas de la temperatura del aire (en grados C) en las parcelas cinco y ocho durante ambos períodos . . . . .	29
Cuadro 6.	Medianas de la temperatura de la hoja de <i>Miconia sp.</i> (en grados C) en las parcelas cinco y ocho durante ambos períodos . . . . .	33
Cuadro 7.	Medianas de la temperatura del suelo (en grados C) en las parcelas cinco y ocho durante ambos períodos . . . . .	35
Cuadro 8.	Medianas de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en el camino y en las diferentes posiciones en el sotobosque en la parcela cinco en ambos períodos . . . . .	36
Cuadro 9.	Medianas de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en el camino y en las diferentes posiciones en el sotobosque en la parcela ocho en ambos períodos . . . . .	37
Cuadro 10.	Medianas del índice de iluminación de copa por especie en las parcelas cinco y ocho (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son significativamente diferentes; Prueba de Duncan, alfa=0,05) . . . . .	44
Cuadro 11.	Valores de medianas del Factor de sitio total (TSF) por especie en las parcelas cinco y ocho (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son significativamente diferentes; Prueba de Duncan, alfa=0,05) . . . . .	46
Cuadro 12.	Valores de medianas del Factor de sitio directo (DSF) por especie en las parcelas cinco y ocho (especies cuyas medianas tiene la misma letra no son significativamente diferentes; Prueba de Duncan, alfa=0,05) . . . . .	46
Cuadro 13.	Medianas del Factor de sitio indirecto (ISF) por especie en las parcelas cinco y ocho (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son diferentes estadísticamente, Prueba de Duncan, alfa=0,05) . . . . .	47
Cuadro 14.	Coeficientes de correlación de Spearman ( $r_s$ ) entre el índice de iluminación de copas y factores de sitio . . . . .	48
Cuadro 15.	Medianas de la densidad de flujo de fotones (PPFD) en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para cada especie y parcela (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son diferentes estadísticamente) . . . . .	49

Cuadro 16.	Valores medianos de tasa fotosintética neta ( $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1} \text{CO}_2$ ) por parcela en plantas medidas en el bosque durante el primer período (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son diferentes estadísticamente) . . .	51
Cuadro 17.	Medianas de tasa fotosintética en $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ para las especies presentes en la parcela ocho durante el primer y segundo período . . . . .	53
Cuadro 18.	Valores medianos, máximos y mínimos de tasa fotosintética neta en $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ para plantas medidas en vivero . . . . .	55
Cuadro 19.	Valores medianos de conductancia estomática (C.E.) en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en vivero y en las parcelas cinco y ocho del bosque (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son significativamente diferentes, Prueba de Duncan, Alfa=0,05) . . . . .	66
Cuadro 20.	Valores medianos, máximos y mínimos de respiración a la oscuridad en $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ para plantas evaluadas en el bosque . . . . .	73
Cuadro 21.	Medianas de tasa fotosintética para cada especie en las dos parcelas del bosque durante el primer período y en vivero . . . . .	74
Cuadro 22.	Parametros y coeficientes de regresión obtenidos en el ajuste de modelos a las curvas de respuesta fotosintética a la luz . . . . .	75
Cuadro 23.	Valores medianos de peso específico foliar ( $\text{grs. cm}^{-2}$ ) de cada especie en las parcelas cinco y ocho (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son significativamente diferentes, Prueba de Duncan, Alfa=0,05) . . . . .	75
Cuadro 24.	Coefficientes del análisis discriminante canónico . . . . .	80



## LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Medianas, máximos y mínimos de la humedad relativa del aire en la parcela 5 durante el primer (1a) y segundo período (1b) . . . . .	27
Figura 2.	Medianas, máximos y mínimos de la humedad relativa del aire en la parcela ocho durante el primer (2a) y segundo período (2b) . . . . .	28
Figura 3.	Medianas, máximos y mínimos de la humedad relativa del aire en la parcela cinco durante el segundo período en el camino (3a) y sotobosque (3b) . . . . .	29
Figura 4.	Medianas, máximos y mínimos de la temperatura del aire en la parcela cinco durante el primer (4a) y segundo período (4b) . . . . .	30
Figura 5.	Medianas, máximos y mínimos de la temperatura del aire en la parcela ocho durante el primer (5a) y segundo período (5b) . . . . .	30
Figura 6.	Medianas, máximos y mínimos de la temperatura foliar en la parcela cinco durante el primer (6a) y segundo período (6b) . . . . .	31
Figura 7.	Medianas, máximos y mínimos de la temperatura foliar en la parcela ocho durante el primer (7a) y segundo período (7b) . . . . .	32
Figura 8.	Medianas, máximos y mínimos de la temperatura del suelo en la parcela cinco durante el primer (8a) y segundo período (8b) . . . . .	34
Figura 9.	Medianas, máximos y mínimos de la temperatura del suelo en la parcela ocho durante el primer (9a) y segundo período (9b) . . . . .	34
Figura 10.	Medianas, máximos y mínimos de la densidad de flujo de fotones en las diferentes posiciones en la parcela cinco, primer período. (Nótese que las escalas del eje vertical son diferentes) . . . . .	38
Figura 11.	Medianas, máximos y mínimos de la densidad de flujo de fotones en las diferentes posiciones en la parcela cinco, segundo período. . . . .	39
Figura 12.	Medianas, máximos y mínimos de la densidad de flujo de fotones en las diferentes posiciones en la parcela ocho, primer período. (Nótese que las escalas del eje vertical son diferentes) . . . . .	40
Figura 13.	Medianas, máximos y mínimos de la densidad de flujo de fotones en las diferentes posiciones en la parcela ocho, segundo período . . . . .	41
Figura 14.	Respuesta fotosintética a la variación lumínica de <i>Simarouba amara</i> en la parcela cinco (14a), en la parcela ocho (14c) y en vivero (14e) y de <i>Pentaclethra maculosa</i> en la parcela cinco (14b), en la parcela ocho (14d) y en vivero (14f) . . . . .	57
Figura 15.	Respuesta fotosintética a la variación lumínica de <i>Virola koschnyii</i> en la parcela cinco (15a) y en vivero (15c) y de <i>Laetia procera</i> en la parcela cinco (15b) y en vivero (15d) . . . . .	58
Figura 16.	Respuesta fotosintética a la variación lumínica de <i>Croton killipianus</i> en la parcela cinco (16a) y en vivero (16c) y de <i>Minquartia guianensis</i> en la parcela ocho (16b) y en vivero (16d) . . . . .	59

Figura 17.	Respuesta fotosintética a la luz de <i>Qualea paraense</i> en la parcela cinco (17a), en la parcela ocho (17c) y en vivero (17e) y de <i>Vochysia ferruginea</i> en la parcela cinco (17b), en la parcela ocho (17d) y en vivero (17f) . . . . .	60
Figura 18.	Respuesta fotosintética a la variación lumínica de <i>Calophyllum brasiliense</i> en la parcela ocho (18a) y en vivero (18c) y de <i>Ochroma lagopus</i> en vivero (18b) . . . . .	61
Figura 19.	Curso diario de fotosíntesis en el bosque de: <i>Simarouba amara</i> (19a), <i>Laetia procera</i> (19b), <i>Virola koschnyii</i> (19c), <i>Pentaclethra macroloba</i> (19d), <i>Croton killipianus</i> (19e) y <i>Qualea paraense</i> (19f) . . . . .	63
Figura 20.	Curso diario de fotosíntesis en el bosque de: <i>Vochysia ferruginea</i> (20a), <i>Calophyllum brasiliense</i> (20b) y <i>Miconia guianensis</i> (20c) . . . . .	64
Figura 21.	Respuesta de la conductancia estomática de <i>Simarouba amara</i> a la variación lumínica en el bosque (21a) y en vivero (21c) y de <i>Laetia procera</i> en el bosque (21b) y en vivero (21d) . . . . .	67
Figura 22.	Respuesta de la conductancia estomática de <i>Virola koschnyii</i> a la variación lumínica en el bosque (22a) y en vivero (22c) y de <i>Pentaclethra macroloba</i> en el bosque (22b) y en vivero (22d) . . . . .	68
Figura 23.	Respuesta de la conductancia estomática de <i>Croton killipianus</i> a la variación lumínica de en el bosque (23a) y en vivero (23c) y de <i>Qualea paraense</i> en el bosque (23b) y en vivero (23d) . . . . .	69
Figura 24.	Respuesta de la conductancia estomática de <i>Vochysia ferruginea</i> a la variación lumínica de en el bosque (24a) y en vivero (24c) y de <i>Calophyllum brasiliense</i> en el bosque (24b) y en vivero (24d) . . . . .	70
Figura 25.	Respuesta de la conductancia estomática de <i>Miconia guianensis</i> a la variación lumínica de en el bosque (25a) y en vivero (25b) . . . . .	71
Figura 26.	Proyección de los grupos de especies sobre los dos primeros ejes del análisis discriminante canónico . . . . .	79

VERA N.E. 1994. Variación de microclima y su efecto sobre las características fotosintéticas y de morfología foliar de 10 especies arbóreas de un bosque lluvioso de Costa Rica. Tesis M.Sc., Turrialba, C.R., CATIE. 87 p.

**PALABRAS CLAVES:** Bosque lluvioso tropical, microclima, tasa fotosintética, Conductancia estomática, morfología foliar, heliófitas efímeras, heliófitas durables, esciófitas, densidad de flujo de fotones, índice de iluminación de copas, fotografías hemisféricas.

## RESUMEN

Los objetivos principales de esta investigación estuvieron orientados en obtener información sobre el microclima, sus variaciones y el efecto de uno de los factores más importantes que lo integran (la luz) sobre las características fotosintéticas y de morfología foliar de diez especies arbóreas presentes en un bosque primario intervenido de la Vertiente Atlántica de Costa Rica. Con el fin de complementar la información del comportamiento fotosintético de las especies, se realizaron mediciones en el vivero del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).

En el bosque, el estudio fue realizado en dos períodos (época seca y época lluviosa) y en dos parcelas con diferentes grados de apertura del dosel como resultado de dos diferentes conducciones silviculturales: aprovechamiento y aprovechamiento con liberación de la masa remanente.

Las especies que lo integraron fueron: *Croton killipianus* (heliófita efímera), *Simarouba amara*, *Laetia procera*, *Apeiba membranacea*, *Vochysia ferruginea* (heliófitas durables), *Qualea paraense*, *Calophyllum brasiliense* (intermedias), *Virola koschnyii*, *Pentaclethra macroloba* y *Minquartia guianensis* (esciófitas), todas presentes en las tres categorías de tamaño menores: brinzales, latizales bajos y latizales altos.

Durante los dos períodos y en cada parcela, se realizaron mediciones con un micrologger de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD), temperatura y humedad del aire y temperatura del suelo y foliar. Las plantas que conformaron el estudio, fueron evaluadas en su situación de iluminación general a través del índice de iluminación de copas; en las plantas evaluadas fotosintéticamente, se comparó este índice con los factores de sitio estimados por fotografías de dosel.

En el primer período, en ambas parcelas se realizaron mediciones de tasa fotosintética, densidad de flujo de fotones, conductancia estomática y respiración a la oscuridad, en cinco plantas por especie y mediciones de curso diario fotosintético en solamente dos plantas por especie.

Para determinar el efecto del régimen lumínico sobre la morfología foliar se tomó una muestra destructiva de tres hojas en cada una de cinco plantas, por especie y parcela; se midió área foliar y peso seco y luego se calculó el peso específico foliar.

Posteriormente, a todas las plantas incluidas en el estudio se les midió el diámetro y la altura para luego calcular el cociente diámetro/altura.

De los factores del microclima, la luz resultó ser el más variable en el espacio y el tiempo. En todas las variables, la variación más importante se dió entre períodos; la variación entre las posiciones sotobosque y camino no fue significativa para ninguna de las variables con excepción de la densidad de flujo de fotones.

La mayoría de las plantas estuvieron en similares bajas condiciones de iluminación (índice entre 2,5 y 3 de la escala) y las correlaciones entre los factores de sitio y el índice de iluminación, fueron significativas.

Las especies difirieron significativamente en rendimiento fotosintético y conductancia estomática tanto en el bosque como en vivero y los valores obtenidos para cada especie fueron superiores en el segundo ambiente, donde las densidades de fotones fueron más elevadas. En general el comportamiento fotosintético fue coherente con el grupo ecológico al que pertenecían.

No hubo correspondencia entre el peso específico foliar y la luz ambiental valorada por el índice de iluminación de copas o los factores de sitio derivados de las fotografías hemisféricas. Sin embargo, el área foliar en *Simarouba*, *Calophyllum* y *Virola* mostró correlación con los factores de sitio directo e indirecto.

El análisis discriminante canónico señaló a las dos primeras variables canónicas como las que contribuyeron en mayor grado resumir la variación entre grupos; ambas variables resumieron el 97% de dicha variación.

VERA, N. E. 1994. Effects of microclimatic variation on photosynthetic characteristics and leaf morphology in ten arboreal species in a wet forest of Costa Rica. Master Science Thesis, CATIE, Turrialba, Costa Rica. 87 p.

**Key words:** Tropical Rain forest, Microclimate, Photosynthetic rate, Stomatic conductance, Leaf morphology, Crown illumination index, Hemispheric photos, Short-lived intolerant species, Long-lived intolerant species, shade tolerant species.

## ABSTRACT

The principal research objective was to expand our knowledge on microclimate variations, in particular the effect of light, a principle component, as it affects photosynthetic characteristics and leaf morphology of ten trees species present in a disturbed primary forest of Atlantic slope in Costa Rica.

To complement the field study measurement were taken in a nursery of the Tropical Agricultural Training and Research Center (CATIE). Nursery data supplemented findings on photosynthetic activity.

Field research in the forest was conducted in two phases (dry and wet seasons) on two plots with varying degrees of canopy opening due to two different silvicultural treatments: exploitation with and without liberation of the remaining mass.

The following species were chosen : *Croton killipianus* (short-lived intolerant species), *Simarouba amara*, *Laetia procera*, *Apeiba membranacea*, *Vochysia ferruginea* (long-lived intolerant species), *Qualea paraense*, *Calophyllum brasiliense* (intermediates), *Virola koschnyii*, *Pentaclethra maculosa* and *Minuartia guianensis* (shade tolerant). All species were present in the three categories of smaller sizes as seedlings and both short and tall saplings.

Micrologger measurements were taken in each plot during both research phases of: photosynthetic photon flux density, air temperature and humidity, soil and leaf temperature. Plants under investigation were examined in general light conditions through crown illumination index. For the plants of photosynthetic evaluation crown illumination indices were compared with site factors estimated of canopy photographs.

Measurements were taken in both plots during the first phase of photosynthetic rate, photosynthetic photon flux density, stomatal conductance and dark respiration for leaves of five plants per species.

In order to determine leaf morphology responses to the light variation a destructive sample of three leaves for every five plants was taken for species and plot. Foliage area and dry weight were measured with a follow-up calculation of specific leaf weight.

Subsequently, all study plants were measured for diameter and height in order to calculate diameter/height quotient.

Of all microclimatic variables, light was found to be the most significant in space and time. The most important variation was found between phases for all variables. The variation between the understory and forest track was not significant for any variables except photosynthetic photon flux density.

the majority of plants were subject to similar low illumination conditions (index between 2,5 and 3 of the scale) and the correlations between site factors and the illumination index were significant.

Species differed significantly in the photosynthetic yield and stomatal conductance in both the forest and nursery. Values obtained for each species were superior in the latter environment with a higher level photon density. Photosynthetic activity was generally coherent with its corresponding ecological group.

No correspondence was found between specific leaf weight and environmental light valued by crown illumination index or site factors derived from hemispheric photographs. Nevertheless, the leaf area for same species (*Simarouba*, *Calophyllum* and *Virola*) demonstrated a correlation with indirect site factor.

Canonical discriminant analysis points to the first two canonical variables as major contributors to the explain variation between group. Both variables explained 97% of all variation.

## 1. INTRODUCCION

Microclima es el complejo de variables ambientales tales como radiación, temperatura, humedad y viento entre otros, a las cuales las plantas se hallan expuestas y que influyen decisivamente sobre los procesos fisiológicos como fotosíntesis, respiración, transpiración y translocación (Jones, 1985).

De estas variables ambientales, algunas de las cuales constituyen condiciones y otras recursos (Begon *et al.*, 1980), la que llega a ser la limitante más importante en los bosques húmedos tropicales para la regeneración y el crecimiento de muchas especies, es la luz y especialmente, la radiación fotosintéticamente activa (las longitudes de onda de 400-700 nm).

La importancia del factor luz radica no solo en su escasez sino en su extrema variabilidad y complejidad, además de su reconocido efecto sobre las otras variables del ambiente tales como temperatura y humedad (Cabrelli, 1992).

Para lograr un entendimiento de cómo las plantas reaccionan al microclima, es necesario evaluar, en lo posible en el ambiente natural, los componentes ambientales más importantes y los procesos en los que influyen. Informaciones de esta naturaleza son importantes además, para explicar la dinámica de los bosques, el desarrollo de sucesiones y el control en la abundancia y distribución de las especies y otras interrogantes relacionadas con el manejo de los bosques tropicales. (Fetcher *et al.*, 1994).

En los últimos años, muchos estudios se han concentrado en obtener información sobre la ecofisiología de determinadas especies y formas de vida; los temas más explorados en este sentido, han sido la capacidad de aclimatación de las especies a los diferentes regímenes de luz y la respuesta a entradas de luz directa o "sunflecks"; en muchos casos, estos trabajos han utilizado las condiciones controladas de cámaras de crecimiento y fuentes artificiales de luz.

Sin duda, los aportes de estos trabajos han sido invaluable, pero las necesidades de información sobre la respuesta de las plantas a las variaciones de los factores en el ambiente natural aún persisten.

En ese contexto, este estudio tuvo como objetivos principales los siguientes:

- Determinar la variación espacial y temporal (diaria y estacional) de los principales factores del ambiente en dos parcelas conducidas silviculturalmente de manera diferente.
- Determinar el efecto de la variación del recurso luz sobre el comportamiento fotosintético, la morfología foliar y la forma general de crecimiento en diez especies en un bosque aprovechado.
- Complementar y comparar la respuesta fotosintética de las especies en un ambiente diferente al del bosque por medio de mediciones en el vivero.

Los objetivos específicos han sido:

- Caracterizar el microclima de las parcelas de estudio a través de mediciones de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD), temperatura y humedad del aire y temperatura del suelo y foliar.
- Determinar la variación espacial (dentro de parcelas y entre parcelas) y temporal (diaria y estacional) de los principales factores ambientales de un bosque primario aprovechado.
- Determinar la situación de iluminación general de las plantas del estudio a través del índice de iluminación de copas y en las plantas del estudio fotosintético, compararlo con la estimación por fotografías hemisféricas.
- Determinar la correspondencia entre la actual asignación de las especies a los gremios y el comportamiento fotosintético (tasa fotosintética, conductancia estomática, respiración a la oscuridad) manifestado por las especies en el bosque y en vivero.



- Establecer diferencias y similitudes en la respuesta de las especies en tasa fotosintética, conductancia estomática y respiración a la oscuridad, a la variación en PFD en el bosque y en vivero.
- Evaluar la correspondencia entre la forma general de crecimiento de la planta y el régimen lumínico en el que se desarrolla.
- Determinar la relación entre el peso específico foliar y la situación de iluminación general de la planta medida por el índice de iluminación de copas y las fotografías hemisféricas.

## **2. ANTECEDENTES**

### **2.1 Caracterización ecológica del microclima de los bosques tropicales con énfasis en la radiación solar**

La radiación solar es la única fuente de energía que puede ser utilizada por las plantas verdes para la fotosíntesis y la bioproductividad (Coombs *et al.*, 1985).

No toda la radiación que llega a las plantas es absorbida y utilizada por las hojas; los pigmentos de clorofila absorben la radiación comprendida entre las longitudes de onda de 400 a 700 nm y que es comunmente conocida como radiación fotosintéticamente activa. La luz llega al bosque en dos formas diferentes: como radiación directa y como radiación difusa por la atmósfera terrestre.

Cuando tanto la radiación directa como la difusa pasan a través de la vegetación, parte de ella es absorbida, parte reflejada y otra transmitida.

La calidad de la radiación que luego de ser (en parte) absorbida es transmitida a otras hojas, es alterada por la absorción selectiva de las longitudes de onda a la que se hizo referencia, que hacen disminuir la relación rojo/rojo lejano; esta disminución en calidad de la luz, es tanto o más importante que la disminución que se produce en cantidad (Bazzaz y Pickett, 1980) e implica efectos importantes sobre aspectos ecológicos como germinación de las semillas, establecimiento, crecimiento y supervivencia de la regeneración natural de muchas especies en los bosques tropicales.

Los rayos solares que pasan a través de orificios en la canopia, hasta alcanzar el piso del bosque como pequeños haces de luz directa, reciben el nombre de "sunflecks"; éstos contribuyen significativamente al total de radiación fotosintéticamente activa disponible para las plantas en el bosque, desde un 10% hasta un 70% en algunos casos (Chazdon, 1988) y son un aporte importante en la densidad de flujo de fotones fotosintéticos necesarios para la fotosíntesis diaria de las plantas en esas condiciones (Fasehun y Grace, 1993).

Muchas plantas del sotobosque tienen la capacidad de aumentar rápidamente su rendimiento fotosintético en la presencia de sunflecks aunque sean de corta duración, tal es el caso de la especie hawaiana *Claoxylon sandwicense* (Mooney *et al*, 1984).

En muchos casos estas especies permanecen con los estomas abiertos durante mucho tiempo y en ello radica su rápida respuesta a los sunflecks.

La luz ambiental además de su escasez se caracteriza por ser uno de los factores más variables entre bosques, entre habitats dentro del bosque y dentro de un mismo hábitat. En la mayoría de los bosques tropicales de tierra firme, la luz es el factor del ambiente que presenta los gradientes ambientales más importantes (Finegan, 1993); esas gradientes se manifiestan tanto en sentido horizontal como vertical. Muchos trabajos se han concentrado en el estudio de la variación horizontal en el regimen lumínico dentro del bosque y algunos en la variación en el plano vertical.

En bosques húmedos tropicales primarios de Malasia, estudios del perfil vertical de la radiación fotosintéticamente activa, señalaron una disminución paulatina de 100% a un 25% entre los 58 y 47 m de altura. Hasta aproximadamente unos 30 m de altura (dosel intermedio) se mantiene una intensidad de 25% de la plena luz del día; por debajo de esa altura, hay una disminución logarítmica a 5% hasta los 20 m y a 2% a los 10 m (Baumgartner y Bruning, 1980, citado por Finegan, 1993).

Siempre referente a la variación vertical, en la estación biológica La Selva, Oberbauer y Strain (1986), estudiaron el efecto de la radiación sobre las hojas de *Pentaclethra macroloba* en diferentes niveles de la canopia; en este estudio encontraron que las densidades de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD), alcanzó en la canopia el valor más alto ( $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) comparable a la recibida en un claro grande, aunque el 71% de las mediciones fueron menores que  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . La densidad de flujo de fotones fotosintéticos en la canopia media alcanzó el valor máximo de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , aunque el 81% de las mediciones fueron menores que  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En el sotobosque, más del 98% de los valores de PPFD fueron menores que  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

La variación del régimen lumínico en el plano horizontal ha sido mas frecuentemente estudiada; así, los sensores de cuanta y las fotografías de dosel han sido utilizadas en la valoración de la luz ambiental (Rich *et al.*, 1993; Clark y Clark, 1992; Oberbauer *et al.*, 1993; Riddoch *et al.*, 1991).

En los últimos años se ha utilizado el índice de iluminación de copas, modificado por Clark y Clark (1992) del original de Dawkins y Field (1978), y se lo ha comparado con las mediciones por sensores de cuanta y por fotografía hemisférica obteniéndose en muchos casos resultados muy alentadores para la utilización de este índice (Rich *et al.*, 1994).

Los bosques húmedos tropicales presentan un mosaico estructural originado por el ciclo regenerativo del bosque (Whitmore, 1984). Las fases del ciclo son: la de claro, la de reconstrucción y la fase madura. Al nivel del piso del bosque los claros son los que reciben la mayor cantidad de iluminación con los consecuentes aumentos de temperatura y disminución de humedad. Es un hecho que la cantidad de luz recibida en el claro está intimamente ligado a su tamaño, pero aún en los claros grandes esta iluminación es siempre menor a la recibida a cielo abierto (Finegan, 1993).

Fetcher *et al.* (1994), recopilaron totales diario alcanzados en diferentes posiciones en varios microhabitats de La Selva y la diferencia entre sotobosque y claro es notable, como así también entre claros de diferentes tamaños. Los totales diarios para el sotobosque estuvieron entre 0,26 y 0,51 Mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, mientras en los claros de tamaño medio (150-200m<sup>2</sup>), oscilaron entre 2,86-3,27 Mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. En los claros de 400 m<sup>2</sup> se alcanzaron totales diarios entre 5,83-6,5 Mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>.

De la misma manera en que el proceso natural de apertura del dosel del bosque ocasionada por la caída de árboles, con la consecuente formación de un claro, provoca cambios notables en el microclima, es en cierta manera predecible que los tratamientos silviculturales podrían tener influencias similares sobre el mismo. Es lógico pensar que cuanto más grande sea la apertura del dosel ocasionada por los tratamientos aumentarán

los niveles de radiación en el piso del bosque, con los ya conocidos efectos sobre la humedad y temperatura del aire y del suelo. Desde este punto de vista los tratamientos silviculturales aceleran determinados procesos que suceden naturalmente en el bosque aunque de manera más lenta.

También la variación espacial (vertical y horizontal) en temperatura y humedad ha sido ocasionalmente estudiada y aunque no son tan pronunciadas como en el caso de la luz existen y su influencia en los procesos fisiológicos debería ser evaluada.

## **2.2 Los gremios de especies arbóreas de los bosques tropicales húmedos**

Debido a que la luz ha sido reconocida como el factor ambiental que presenta la mayor variación, las especies forestales se clasifican con referencia a su respuesta a la variación de este recurso, independientemente de su clasificación taxonómica; de esta manera un gremio es definido como un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos del ambiente de manera similar y que se solapan significativamente en sus requerimientos de nicho (Root, 1967).

Así, acompañando el gradiente del recurso luz en el ambiente, las especies han desarrollado dos estrategias biológicas básicas conocidas como esciofitismo o tolerancia a la sombra y heliofitismo o intolerancia.

Refiriéndose a estos dos extremos, muchos autores les han asignado diferentes nombres, algunos de ellos muy poco precisos y hasta confusos (Swaine y Whitmore, 1988) y otros han reconocido la existencia de toda una gama intermedia entre esas dos categorías.

Finegan (1993), señala la importancia de considerar los factores biológicos y ecológicos más importantes respecto a los recursos y condiciones del ambiente y la historia de vida para la definición de los grupos de especies. De esta manera, manteniendo la terminología básica y teniendo en cuenta historias de vida se distinguen: un grupo de especies intolerantes con una tendencia de reproducción pródiga o "r", crecimiento rápido y vida corta, conocido como heliófitas efímeras. Este gremio se caracteriza por la rápida

colonización y ocupación de sitios abiertos no degradados y una producción precoz de gran cantidad de semillas. El patrón de asignación de recursos de estas especies se orienta a la producción de hojas y la reproducción. Existe una tendencia intermedia en especies intolerantes de crecimiento rápido y vida relativamente larga que define el grupo de las heliófitas durables. Las especies de este grupo, se apoderan de sitios abiertos una vez que las heliófitas efímeras desaparecen pero permanecen por mucho tiempo; su capacidad fotosintética y el patrón de asignación de recursos (mayor en madera que el grupo anterior) hacen a este grupo interesante comercialmente. Un tercer grupo conocido como esciófitas está integrado por especies de vida larga, crecimiento lento y tendencia de reproducción prudente o "k".

Implícitos en ese esquema parece estar el hecho de que especies que tienen el mismo patrón de regeneración tienen respuestas fisiológicas similares; sin embargo, existen experiencias que demuestran cómo algunas especies se alejan del patrón general del grupo ecológico al que pertenecen (Fetcher *et al.*, 1987).

Las generalizaciones en este sentido pueden no ser apropiadas y Bazzaz (1980) postula que la diferenciación en plantas de sol y plantas de sombra puede resultar poco precisa y engañosa.

A pesar de lo anterior, existen ciertas características que se cumplen en mayor o menor grado para las especies que pertenecen a los diferentes grupos ecológicos y que más bien constituyen predicciones y hasta cierto punto supuestos que sirven como marcos de referencia pero deben ser comprobados con estudios de esta naturaleza.

Así, las especies tolerantes a la sombra presentan tasas fotosintéticas bajas aún a intensidades lumínicas altas, un punto de compensación bajo, bajas tasas de respiración a la oscuridad y un punto de saturación del aparato fotosintético a intensidades bajas de luz (Bazzaz y Pickett, 1980; Finegan, 1993). Las bajas tasas de respiración a la oscuridad y consecuentemente el bajo punto de compensación lumínico, hacen posible que estas

especies puedan mantener un balance positivo de carbono aún en muy bajas condiciones de iluminación, pero no son capaces de crecer rápido aún en sitios bien iluminados.

Las especies intolerantes o heliófitas, cuando se encuentran en buenas condiciones de iluminación, presentan tasas fotosintéticas muy elevadas, un alto punto de compensación lumínico y altas tasas de respiración a la oscuridad; cuando las condiciones de iluminación no son las adecuadas, su rendimiento fotosintético puede ser inferior al de las esciófitas y pueden tolerar por muy poco tiempo un balance negativo de carbono resultante de las altas tasas de respiración a la oscuridad que presenta este grupo. (Boardman, 1977; Bazzaz y Pickett, 1980; Bjorkman, 1968; Fetcher *et al.*, 1987).

### **2.3 Fotosíntesis en los bosques tropicales húmedos**

En los últimos años se han desarrollado muchos trabajos sobre el comportamiento fotosintético de determinadas especies, muchos de ellos en condiciones controladas y unos pocos en condiciones naturales, en bosques tropicales. (Fetcher *et al.*, 1987; Oberbauer y Strain, 1986; Riddoch *et al.*, 1991; Oberbauer *et al.*, 1993; Grace *et al.*, 1982; Dolman *et al.*, 1991; Ramos y Grace, 1990; Roy y Salager, 1992).

Una de las premisas que ha conducido muchos estudios está basada en que especies con roles ecológicos similares, despliegan respuestas fisiológicas similares; esta premisa ha sido central en muchos estudios de tolerancia a la sombra (Fetcher *et al.*, 1994).

Un aspecto a considerar y que dificulta la obtención de conclusiones claras en este aspecto es la variación intraespecífica que se presenta en las características fisiológicas y morfológicas, como resultado de diferencias genéticas, en plasticidad fenotípica, en estado ontogénico o como consecuencia de la interacción individuo-ambiente.

Oberbauer *et al.* (1993) trabajaron en la Estación Biológica La Selva con tres especies de historia de vida conocida: *Lecythis ampla* (especie tolerante de sotobosque), *Pithecellobium elegans* y *Simarouba amara* (demandantes de luz).

Oberbauer *et al.*, evaluaron la luz ambiental, las características fisiológicas y de crecimiento de las tres especies y encontraron que a pesar de que las tres especies fueron encontradas en condiciones similares de iluminación difirieron marcadamente en área foliar e intercambio de gases. El área foliar para *Lecythis* fue 5 a 10 veces más grande que para *Simarouba* y *Pithecellobium*, respectivamente. En cambio, la fotosíntesis al punto de saturación lumínica y las tasas de respiración oscura de *Lecythis* fueron casi la mitad de las de *Simarouba* y *Pithecellobium*; estos resultados fueron acordes en líneas generales a las expectativas sobre estas especies.

También Borhning y Burnside (1956, citado por Boardman, 1977) y Bjorkman (1968) trabajando con otras especies, pero abarcando los grupos ecológicos más importantes, arribaron a conclusiones similares con respecto a los atributos fotosintéticos de los diferentes grupos.

Siempre con base en la hipótesis de que el comportamiento fotosintético depende del grupo ecológico o gremio al que pertenecen las especies, las pioneras deberían desplegar una mayor capacidad de utilizar altas densidades de flujo de fotones fotosintéticos asociada con la formación de claros; Riddoch *et al.* (1991) compararon el comportamiento de tres grupos ecológicos y hallaron que las 'pioneras' y las herbáceas tenían atributos fotosintéticos similares: altas tasas fotosintéticas, alto punto de compensación lumínico, altas tasas de respiración a la oscuridad, altas conductancias estomáticas y de mesófilo comparadas con las especies 'Climax'; este punto constituyó toda una revelación en el estudio de Riddoch *et al.* (1991), ya que tradicionalmente se ha considerado que las hierbas despliegan un comportamiento fotosintético superior al de las heliófitas.

Un aspecto muy estudiado ha sido las respuestas de aclimatación de plantas de diferentes formas de vida a cambios en la luz ambiental. En este sentido, la contribución ha sido más que interesante al estudiar el comportamiento de las diferentes especies a cambios en la disponibilidad de luz y más aún, cuando estos consistieron en aumentos repentinos, como los que podrían ocurrir en el bosque de manera natural o con la aplicación de algún tratamiento silvicultural.



También el grado de aclimatación a los cambios en el régimen lumínico ha sido asociado al gremio o grupo ecológico de las especies; Fetcher *et al.* (1987), investigaron el hecho de si especies con estrategias de regeneración similares presentaban respuestas de aclimatación semejantes; para ello seleccionaron las especies: *Heliocarpus appendiculatus*, *Cordia alliodora*, *Hampea appendiculata*, *Dipteryx panamensis*, *Virola koschnyii* y *Pentaclethra macroloba*; las tres primeras especies son conocidas como de sucesión temprana, *Dipteryx* como de claros pequeños y las dos restantes como tolerantes a la sombra. Los resultados señalaron que la capacidad de ajuste de las tasa fotosintéticas y los cambios en morfología foliar ante los cambios en la luz fueron independientes del status sucesional de las especies. Similares conclusiones obtuvieron Camacho-Calvo (1992) y Mooney *et al.* (1980), aunque con otras especies.

En general, a los cambios en las características fotosintéticas al variar las condiciones de iluminación acompañan cambios en la morfología de las hojas, esto es conocido como plasticidad fenotípica y puede observarse en una misma planta por la formación de hojas de sol y hojas de sombra al estar sometida a diferentes condiciones de iluminación.

Fisher (1986), cita un estudio referente a la plasticidad fenotípica de *Guarea* en plantas creciendo en tres condiciones de luminosidad en un bosque húmedo tropical: pleno sol, sombra parcial (50% de luz solar) y sombra profunda (1,7% de luz solar). Las diferencias en área foliar fueron notables en las hojas formadas en una u otra condición; las desarrolladas en sombra parcial y sombra total tuvieron un área foliar mayor y un espesor y un peso específico menor que las desarrolladas a pleno sol.

Siempre en relación al fenómeno de plasticidad fenotípica; ya ha sido mencionado el trabajo de Oberbauer *et al.* (1993) donde los cambios de las características fotosintéticas en *Lecythis*, *Pithecellobium* y *Simarouba* fueron acompañados por cambios en el área foliar para estas especies.

Es frecuente que a los cambios en área y peso específico acompañen cambios en la densidad estomática, cantidad de tejido fotosintético (parénquima en empalizada) y contenido de nitrógeno (Medina, 1984; Riddoch y Grace, 1991).

También el estudio de Oberbauer y Strain (1986), hace referencia a cambios morfológicos en las hojas de *Pentaclethra macroloba* como efecto de los diferentes regímenes de luz desde la canopia hacia el sotobosque; importantes cambios en espesor, peso específico y densidad estomática acompañaron a los pequeños cambios fotosintéticos que se produjeron en esta especie tolerante a la sombra.

### **3. MATERIALES Y METODOS**

#### **3.1 Localización y descripción de las áreas de estudio**

La mayor parte del estudio se desarrolló en un bosque primario situado al noreste de Costa Rica, en el distrito La Virgen, Cantón Sarapiquí, provincia de Heredia. Las coordenadas geográficas son 10° 24' latitud norte y 84° 06' longitud oeste. La altura sobre el nivel del mar se encuentra entre 180 y 200 m. Según la clasificación de Holdridge (1982), basada en zonas de vida, la zona pertenece a la formación vegetal bosque muy húmedo premontano transición a basal (bmh-P).

La Estación Biológica La Selva, ubicada a 7 km del area de estudio, señala según sus registros, una temperatura media anual de 25,3°C y máximas y mínimas anuales de 30,3°C y 20,2°C, respectivamente. La precipitación media anual, según la misma fuente, alcanzó 3833 mm en el período 1882-1986, con una época menos lluviosa que invariablemente se presenta durante los meses de enero, febrero, marzo y abril.

Los suelos son oxisoles y físicamente se caracterizan por ser profundos y de buen drenaje. Sus propiedades químicas son: pH comprendido entre 3,9 y 4,5, baja fertilidad y elevados niveles de aluminio que llegan a la toxicidad para los cultivos en general.

El bosque, clasificado como primario intervenido (Quirós, 1994), presenta una superficie total de 80 ha de las cuales 29,16 ha han sido destinadas a un experimento silvicultural y distribuídas en parcelas de 3,4 ha en un diseño de bloques completos al azar.

Para el estudio fueron seleccionadas dos parcelas (números cinco y ocho) que fueron objeto de conducciones silviculturales diferentes, lo que se manifestaba en aparentes diferencias de iluminación a niveles del piso del bosque que justificó su elección, además de la abundante presencia de regeneración de las especies de interés. La parcela cinco fue sometida a cortas de aprovechamiento en el año 1990 y un tratamiento de liberación de la masa remanente posterior al aprovechamiento; el aspecto general de dosel abierto con

considerables entradas de luz fueron factores decisivos para considerarla como un tratamiento.

La parcela ocho fue objeto de un aprovechamiento en el año 1990 sin aplicación de tratamientos posteriores al aprovechamiento, por lo que el aspecto del dosel es más cerrado que el de la parcela cinco e hizo conveniente considerarla testigo.

Una parte del estudio, destinada específicamente a evaluaciones fotosintéticas, fue realizada en el vivero de las sedes del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), en Turrialba, Costa Rica.

El área pertenece a la formación bosque húmedo premontano (bh-P) de la clasificación de zonas de vida de Holdridge (Salcedo Calero, 1986). Las coordenadas geográficas para el lugar son 9° 53' 36" latitud norte y 83° 39' 2" longitud oeste. La precipitación media anual es de 2661 mm, con lluvia todos los meses y un período relativamente seco entre febrero y abril.

## **3.2 Selección de especies**

### **3.2.1 Estudio en el bosque**

Diez especies fueron seleccionadas, teniendo en cuenta tentativamente el grupo ecológico al que pertenecen (B.G. Finegan, comunicación personal, CATIE, 1994), su abundancia en las clases de tamaño requeridas y su distribución espacial, importante en el caso de las mediciones de fotosíntesis, además de su importancia ecológica y/o comercial.

En el Cuadro 1 se presentan los nombres de las especies, familia y grupo ecológico correspondiente.

Cuadro 1. Las especies estudiadas, familia y grupo ecológico al que pertenecen (HE= heliófita efímera, HD= heliófita durable, I= intermedia, E= esciófita)

Espece	Familia	Gremio
<i>Croton killipianus</i> Croisat	Euphorbiaceae	HE
<i>Laetia procera</i> (Poeopigg) Eic	Flacourtiaceae	HD
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	Simaroubaceae	HD
<i>Apeiba membranacea</i> Spruce	Tiliaceae	HD
<i>Vochysia ferruginea</i> Mart.	Vochysiaceae	HD
<i>Calophyllum brasiliense</i> Standl.	Guttiferae	I
<i>Qualea paraense</i> Ducke	Vochysiaceae	I
<i>Virola koschnyii</i> Warb.	Myristicaceae	E
<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	Olacaceae	E
<i>Pentaclethra macroloba</i> Kuntze.	Mimosaceae	E

Se seleccionaron 300 plantas para el estudio en general, distribuidas en las dos parcelas y en tres categorías de tamaño que se presentan en el Cuadro 2. De esta manera se contó con una muestra de 150 individuos en la parcela cinco y 150 en la parcela ocho distribuídas equitativamente en las tres clases de tamaño.

Cuadro 2. Categorías de tamaño consideradas para el estudio

Tamaño (altura-diámetro)	Clase de tamaño
30 cm - 150 cm de altura	Brinzales
150 cm de altura - 4,99 cm de dap	Latizal bajo
5 cm de dap - 9,99 cm de dap	Latizal alto

### 3.2.2 Estudio fotosintético en vivero

En el estudio fotosintético realizado en el vivero, se midieron las mismas especies que en el bosque, excepto *Simarouba amara* que fue descartada por presentar signos de mala adaptación a las nuevas condiciones. Una especie incorporada a estas mediciones y que no estuvo presente en el bosque fue la heliófita efímera *Ochroma lagopus*. Para todas las especies las plantas evaluadas pertenecían a la categoría de tamaño menor, o sea brinzales.

### 3.3 Períodos de estudio

Las evaluaciones en el bosque se desarrollaron en dos períodos, el primero abarcó parte de la estación menos lluviosa que típicamente se presenta en la zona, en los meses de abril- mayo. El segundo período abarcó parte de la época lluviosa durante los meses de junio-julio.

En el primer período se realizaron las mediciones de microclima en las dos parcelas del estudio, la evaluación de la luz ambiental de las plantas por fotografía y el índice de iluminación de copas y las mediciones de fotosíntesis en ambas parcelas.

Durante el segundo período se continuaron con las mediciones de microclima en las parcelas y las evaluaciones de fotosíntesis únicamente para las plantas de la parcela ocho por los inconvenientes ocasionados por las frecuentes lluvias.

Como una última etapa del trabajo y aún en el segundo período, se hicieron las determinaciones de peso específico foliar y forma de crecimiento de las plantas.

### 3.4 Partes integrantes

Aunque lógicamente las partes que integran el estudio están relacionadas, es necesario abordar la descripción en forma separada para un mejor tratamiento de cada una de ellas en la siguiente secuencia:

- Evaluación de las características microclimáticas de las dos parcelas de estudio.
- Evaluación de las características fotosintéticas de las especies seleccionadas y su respuesta a las variaciones en los niveles de luz en el bosque y en vivero.
- Estudio de variación de morfología foliar.
- Evaluación de forma general de crecimiento.

#### **3.4.1 Caracterización de microclima**

Para las evaluaciones de los factores microclimáticos de interés, se ubicó en un punto fijo de cada parcela, un micrologger (Campbell 21 x) de Campbell Scientific Ltd, Loughborough, Reino Unido, que se programó para el registro de un promedio cada cinco minutos de las variables microclimáticas de interés; se instalaron en el micrologger doce sensores en total, entre ellos dos de temperatura y humedad del aire, dos termocuplas para mediciones de temperatura de hoja, otras dos para mediciones de temperatura del suelo y seis sensores de cuanta. Las especificaciones sobre estos sensores pueden verse en el Cuadro 1 de la sección de anexos.

Durante el primer período de estudios se hicieron mediciones con este equipo durante 10 días en la parcela ocho y 7 días en la parcela cinco. Durante las mediciones, en ambas parcelas, los sensores fueron mantenidos en el mismo lugar durante los dos períodos de mediciones. La ubicación definida como conveniente tanto en la parcela cinco como en la ocho, hacía posible la distribución de los sensores de manera de abarcar las situaciones extremas de apertura de dosel en tanto lo permitían las extensiones de cada uno de los sensores.

Así, se ubicó un sensor de humedad relativa y temperatura del aire, uno de temperatura del suelo, otro de temperatura de hoja y un sensor de luz en un camino secundario utilizado en los aprovechamientos del año 1990.

En sotobosque, a 5,40 m del camino, se ubicaron el sensor restante de humedad y temperatura del aire, el de temperatura de hoja, y el de temperatura del suelo; los cinco sensores restantes de luz se distribuyeron en diferentes puntos del sotobosque.

La temperatura de hoja fue medida en ambas situaciones y en las dos parcelas en hojas de *Miconia sp* (Melastomataceae), comunmente conocida como "lengua de vaca". Todos los sensores, excepto el de temperatura foliar y del suelo, fueron colocados sobre postes de madera a 1,30 m de altura del suelo.

Durante el segundo período de estudio las mediciones en la parcela ocho fueron hechas durante 8 días y en la parcela cinco durante 5 días. En ambos períodos y en las dos parcelas las mediciones fueron hechas durante 7 u 8 horas durante el día; la hora de inicio y finalización de las mediciones fue variable pero casi siempre comenzaron entre las 7 y las 8 horas y finalizaron entre las 15 y 16 horas.

Para un conocimiento más detallado de las condiciones de iluminación a través de una medida relativa de la radiación recibida por cada una de las 58 plantas evaluadas fotosintéticamente (Acápite 3.4.2), se tomó en el segundo período de estudios una fotografía de dosel inmediatamente sobre la copa de cada individuo; se utilizó para ello una cámara Nikon FM2 con una lente ojo de pez (Fisheye) Nikkor 8 mm F/2.8. Las fotografías fueron analizadas con un equipo perteneciente a la Organización de Estudios Tropicales (OTS), Estación Biológica La Selva en Costa Rica; cada fotografía fue analizada por el mismo operador utilizando el sistema de análisis "Canopy" (Rich,1989) para obtener los factores de sitio directo e indirecto.

El factor de sitio total fue hallado como:

$$T.S.F = a . I.S.F + b . D.S.F$$

Donde: T.S.F = Factor de sitio total; I.S.F. = Factor de sitio indirecto; D.S.F. = Factor de sitio directo.

Los coeficientes de proporcionalidad utilizados para calcular los componentes de radiación indirecta y directa fueron  $a = 0,55$  y  $b = 0,45$ , respectivamente.

En el primer período, a todas las plantas que conformaban la muestra de la población en estudio se les aplicó el método de Clark y Clark (1992) para evaluar, por medio de la



asignación de un índice de iluminación de copas, las condiciones de iluminación general de cada individuo. Los valores extremos que toma el índice de iluminación de copas son 5 y 1 y las situaciones de iluminación de las copas en estos casos son copa totalmente expuesta y copa no iluminada vertical ni lateralmente por luz directa, respectivamente (Anexo 2).

### 3.4.2 Evaluaciones fotosintéticas

Para estas mediciones, tanto en el bosque como en el vivero se utilizó un analizador de gases infrarrojos LCA-3 y una PLC (Parkinson leaf chamber) de Analytical Development Co. Ltd, Hoddesdon, Herts, Inglaterra.

Los parámetros fotosintéticos más importantes medidos por este instrumento son: concentraciones de  $\text{CO}_2$  en el aire y en la cámara, tasa fotosintética neta, conductancia estomática, además de otras mediciones importantes como transpiración y temperatura foliar. La cámara cuenta además con un sensor de cuanta; el analizador de gases registra la densidad de flujo de fotones que la hoja recibe en el momento de la medición de las variables fotosintéticas. El área foliar abarcada en la cámara es de  $6,2 \text{ cm}^2$  y fue el área medida para todas las especies, excepto para *Pentaclethra* donde el área promedio medida fue de  $4,9 \text{ cm}^2$ .

#### 3.4.2.1 Evaluaciones fotosintéticas en el bosque

Las mediciones en el bosque, fueron hechas sobre 58 plantas de las dos categorías de tamaño menores, esto es brinzales y latizales bajos, de nueve de las diez especies que conformaron el estudio general; las razones de limitar las mediciones a estas categorías de tamaños obedecieron a cuestiones de índole netamente prácticas como dificultad de alcanzar la hoja, mantener el sensor de luz en posición horizontal, etc.

El número de individuos por especie tomados en cada parcela fue variable y dependió de la presencia y distribución espacial de los mismos; se requería que los individuos no estuvieran muy alejados unos de otros para posibilitar mediciones que describieran el curso diario de la fotosíntesis. (Cuadro 3).

Cuadro 3. Especies y número de individuos por especie evaluados fotosintéticamente en cada parcela en el bosque

Espece	Parcela 5	Parcela 8
<i>Croton killipianus</i>	5	-
<i>Laetia procera</i>	5	-
<i>Simarouba amara</i>	5	5
<i>Vochysia ferruginea</i>	3	5
<i>Calophyllum brasiliense</i>	-	5
<i>Qualea paraense</i>	3	5
<i>Virola koschnyii</i>	5	-
<i>Minuartia guianensis</i>	-	2
<i>Pentaclethra macroloba</i>	5	5

Las mediciones fueron hechas sobre la tercer hoja totalmente expandida contada desde el ápice y se trató de mantenerla en las mediciones sucesivas dentro de un período determinado del estudio; cuando la hoja se perdió por alguna razón accidental fue reemplazada por una hoja que estuviera en la posición y condiciones generales que la original.

Durante el primer período de estudios se tomaron mediciones en cada una de las parcelas durante cinco días no consecutivos a intervalos de dos a tres horas para cada planta; en un día nublado y con el objetivo de medir respiración a la oscuridad se tapó el sensor de la cámara con papel de aluminio para obtener medidas a densidades de flujo de fotones tan bajas como  $19 - 21 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-2}$ ; aún para los días más nublados no fue posible obtener densidades de flujo de fotones inferiores.

Durante un día seleccionado como representativo, siempre en el primer período, se hicieron mediciones de curso diario tomando dos individuos por especie; el tiempo transcurrido entre mediciones para la misma planta varió entre 2-3 horas.

En el segundo período de estudio, las condiciones de lluvias frecuentes durante el día dificultaron las mediciones debido a las altas condiciones de humedad del aire y de la hoja; por esta razón, solamente se logró evaluar durante 5 días el comportamiento de las plantas presentes en la parcela ocho y no se contaron con mediciones de tasas fotosintéticas para la parcela cinco, como así tampoco se pudieron estudiar los cursos diarios y la respiración en la oscuridad, durante ese período.

#### 3.4.2.2 Evaluaciones fotosintéticas en vivero

En vivero, se realizaron mediciones de tasa fotosintética y conductancia estomática a plena luz; la dificultad de disminuir la densidad de flujo de fotones fue mayor que en el bosque, por lo que se consideró poco conveniente realizar mediciones de respiración a la oscuridad.

Las mediciones de tasa fotosintética fueron efectuadas durante seis días, sobre una hoja recientemente expandida de tres a cinco plantas por especie. En la mayoría de los casos las plantas fueron extraídas del bosque, donde se realizó el estudio general y en el momento de la evaluación de fotosíntesis tenían 12 semanas de permanencia en vivero. Únicamente en el caso de *Ochroma* y *Minquartia*, las plantas fueron obtenidas por siembra en el vivero, de semillas procedentes de Turrialba (CATIE) y de Sarapiquí respectivamente.

La extracción de las plantas del bosque se realizó de manera gradual, al igual que la exposición definitiva a la luz plena en el vivero, para evitar daños y posibilitar la mejor aclimatación de las plantas a las nuevas condiciones.

En el caso de las plantas provenientes del bosque, se cambió el sustrato original por el mismo utilizado para la obtención de las plantas del vivero y se homogeneizó en lo posible el tipo y tamaño de los contenedores (bolsas plásticas de aproximadamente 20cm de ancho y 30 cm de alto). No se aplicaron fertilizantes de ningún tipo y las plantas fueron regadas diariamente.

Las especies evaluadas fueron: *Pentaclethra macroloba*, *Virola koschnyii*, *Minquartia guianensis*, *Qualea paraense*, *Calophyllum brasiliense*, *Laetia procera*, *Vochysia ferruginea*, *Ochroma lagopus* y *Croton killipianus*. *Simarouba amara* mostró una deficiente adaptación a los envases utilizados, por lo que se consideró conveniente excluirla de la comparación estadística entre especies; las demás, mostraron diferentes grados de adaptación a las nuevas condiciones y *Pentaclethra macroloba* y *Vochysia ferruginea* fueron las que mostraron una apariencia más saludable y mejores signos de adaptación a las condiciones del vivero.

### 3.4.3 Estudio de morfología foliar

Al finalizar el segundo período de estudios se tomó una muestra destructiva de tres hojas de cinco plantas por categoría de tamaño por especie que fueron marcadas al inicio del primer período de mediciones para garantizar que hubieran sido formadas en las condiciones de iluminación que se evaluó para la planta. Para esta parte del estudio se tuvieron en cuenta las tres categorías de tamaño mencionadas en el acápite 3.2.1.

Una vez trasladada la muestra al laboratorio se midió el área foliar de cada una de las tres hojas por planta con un medidor de área foliar LI-Cor 3100; posteriormente fueron secadas en estufa a 65° durante dos días al cabo de los cuales se las pesó en una balanza de precisión. Luego se calculó el peso específico foliar para cada planta como el cociente entre el área foliar (cm<sup>2</sup>) y el peso seco (g).

### 3.4.4 Forma general de crecimiento

A todas las plantas (de las diez especies y las tres categorías de tamaño) que no presentaran bifurcaciones ni indicio alguno de haber sufrido rotura del ápice, se les midió al final del primer período de estudios, la altura total, empleando una vara telescópica de siete metros de alcance y el diámetro a 10 cm del suelo en plantas que no tuvieran más de 1,30 m; en plantas con más de 1,30 m se midió el diámetro a la altura del pecho (Dap), con un calibre (precisión de 0,1 mm).

Los cocientes diámetro-altura fueron calculados para las 230 plantas que conformaron el estudio general y el modelo que ajustó mejor la relación entre el cociente y la luz fue el cúbico, aunque los coeficientes de regresiones fueron muy bajos (en el orden del 4%). La correlación entre el cociente y la luz (medida por el índice de iluminación de copas) resultó no significativa para todas las especies.

### **3.5 Métodos de análisis y procedimientos**

Las variables microclimáticas, fotosintéticas y de morfología foliar, mostraron diferentes grados de asimetría al ser sometidas a pruebas de normalidad; por esta razón, se recurrió a pruebas estadísticas no paramétricas para el análisis de las mismas y en el caso de todas las variables en las diferentes secciones del estudio se utilizaron como medidas de tendencia central, la mediana, el máximo y mínimo (Conover, 1980).

Los procedimientos estadísticos fueron ejecutados con el Sistema computacional estadístico SAS y los procedimientos más utilizados fueron "proc univariate normal", para la determinación de distribución de los datos y "proc univariate" para el cálculo de medianas, máximos, mínimos y rangos de cada una de las variables. Para determinar si existían diferencias entre parcelas, períodos o especies, en cada una de las variables medidas, se utilizó el procedimiento Npar1way acompañado de la opción Wilcoxon que da como resultado una prueba de comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis o una prueba de Mann-Whitney de comparación de pares según se comparen varios niveles o dos, respectivamente.

Cuando fue necesario recurrir a comparaciones de a pares y la cantidad de niveles a comparar dificultaba la aplicación de la prueba de Mann-Whitney, se utilizó el procedimiento "proc Rank" para la asignación de rangos a los datos y posteriormente se aplicó una prueba de comparaciones múltiples conocida como Tukey o Duncan (Conover e Iman, 1981).

En el caso específico de la información referente a microclima, se obtuvieron las medianas, máximos y mínimos cada cinco minutos para cada una de las variables, en las

diferentes posiciones, parcelas y períodos con las que se confeccionaron las gráficas de curso diario para cada parcela, período y posición dentro de la parcela (sección 4.1).

La información de la evaluación fotosintética tanto en el bosque como en vivero se presenta básicamente en forma descriptiva. Las curvas de respuesta fotosintética y de conductancia estomática a la luz para cada especie se obtuvo por reunión de los los valores obtenidos durante los seis días de mediciones para cada planta y parcela durante el primer período; en este caso se descartaron las mediciones de respiración a la oscuridad porque las densidades de fotones tan bajas fueron obtenidas tapando el sensor de la cámara y no fueron producto de las condiciones naturales en el bosque. Las curvas de respuesta fotosintética y estomática a la variación lumínica en vivero para cada especie fue obtenida por reunión de las mediciones correspondientes a cada planta durante los seis días de mediciones en el vivero.

Aspectos del estudio asociados con la morfología foliar, la forma general de crecimiento y la situación de iluminación de las plantas del estudio requirieron analizar el grado de asociación de variables; para ello se utilizó el análisis de correlación de Spearman debido al grado de asimetría de las variables involucradas; el procedimiento correspondiente en sas fue "proc corr Spearman".

En el análisis de los datos correspondientes a situación de iluminación de las plantas del estudio, la comparación y correlación entre los diferentes métodos de valoración de la luz empleados se limitó únicamente para las plantas que fueron evaluadas fotosintéticamente, aunque el índice de iluminación de copas fue utilizado para todas las plantas del estudio. En todos los casos, se excluyó a *Virola koschnyii* de la comparación entre especies debido a que la mayoría de las plantas de esta especie fueron obtenidas por siembra artificial.

Como una etapa final del trabajo se aplicó un análisis discriminante canónico, con el objetivo de construir indicadores que diferenciaron los diferentes gremios o grupos

ecológicos de especies, en base a las variables cuantitativas medidas para cada uno de ellos: tasa fotosintética, área foliar, peso específico foliar y cociente diámetro/altura. El procedimiento utilizado en sas fue "Proc Candisc", previa estandarización de las variables con el procedimiento "Proc Standard".

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Caracterización de microclima

La variación temporal de las variables evaluadas en las dos parcelas del bosque y durante los dos períodos de estudio fue significativa (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ) y se dió en todos los casos en el sentido esperado, esto es, aumento de humedad y disminución de temperatura y densidades de flujo de fotones en el segundo período, correspondiente a la época más lluviosa.

Respecto a la variación espacial, la luz medida como densidad de flujo de fotones fotosintéticos, fue la que mostró la mayor variación dentro de cada parcela (sotobosque-camino) y entre las parcelas. Para las demás variables (Temperatura del aire, del suelo y foliar), excepto para la humedad del aire, no hubo diferencias entre camino y sotobosque dentro de cada parcela y sí las hubo entre parcelas.

En los siguientes acápite se hará referencia separadamente a los resultados obtenidos para cada variable y las comparaciones más importantes se centrarán en la variación entre períodos, entre parcelas y entre camino-sotobosque.

#### 4.1.1 Humedad relativa del aire

Los valores medianos, de la humedad relativa del aire para los dos sensores ubicados en cada parcela, durante el primero y segundo período, se presentan en el Cuadro 4.

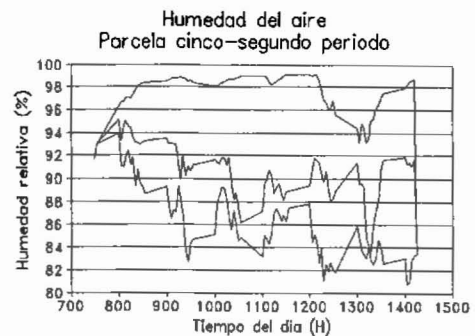
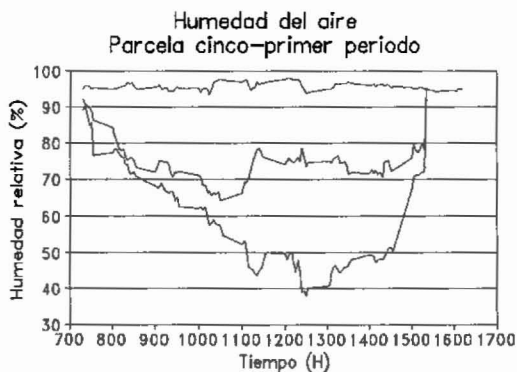
Cuadro 4. Medianas de la humedad relativa del aire (en %) en las parcelas cinco y ocho durante ambos períodos

Período	Parcela cinco		Parcela ocho	
	Camino	Sotobos.	Camino	Sotobos.
Primero	75,0	76,1	73,3	73,9
Segundo	91,3	93,3	88,2	88,3



Las medianas de la humedad relativa en el segundo período presentaron valores comparables a promedios mencionados para la Estación Biológica La Selva durante los meses de abril-octubre (Fetcher *et al.*,1994), aunque en el presente estudio, durante el primer período fueron mucho menores.

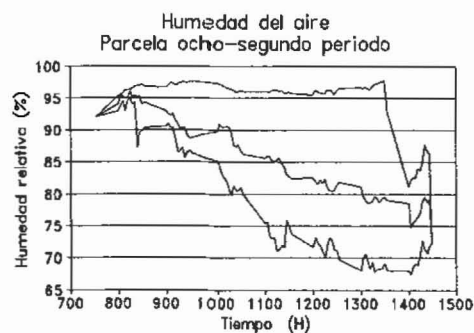
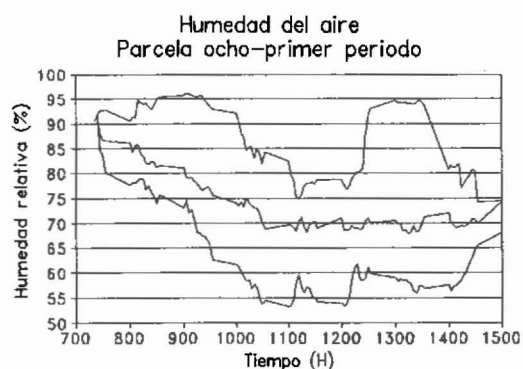
Para esta variable, la diferencia entre períodos resultó significativa (Kruskal-Wallis,  $p < 0,01$ ) y las humedades relativas en las dos posiciones dentro de cada parcela (camino y sotobosque) fueron mayores en el segundo período correspondiente a la época más lluviosa (Cuadro 4) (Figuras 1 y 2). Los valores de mediana de la humedad relativa en el primer período oscilaron entre 73,3 y 76,1% y durante el segundo entre el 88,2 y el 93,3%. Este considerable aumento en la humedad del aire y disminución en los niveles de luz (acápite 4.1.6) durante el segundo período pudo estar muy relacionado con las menores tasas fotosintéticas encontradas para las plantas medidas en el bosque durante ese período por las conocidas influencias de estas dos variables en dicho proceso.



1a

1b

Figura 1. Medianas, máximos y mínimos de la humedad relativa del aire en la parcela 5 durante el primer (1a) y segundo período (1b) (Nótese que la escalas de los ejes verticales son diferentes)



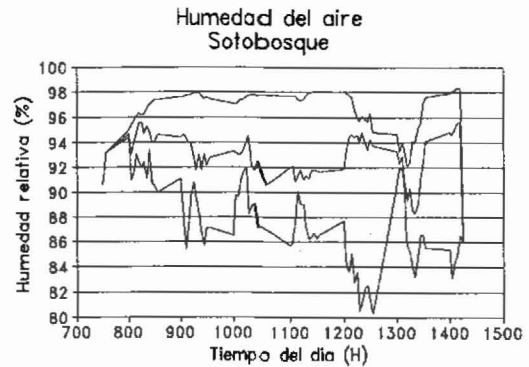
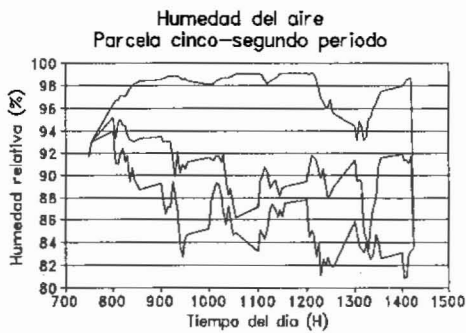
2a

2b

Figura 2. Medianas, máximos y mínimos de la humedad relativa del aire en la parcela ocho durante el primer (2a) y segundo período (2b)

Las parcelas difirieron significativamente en humedad relativa del aire en los dos períodos (Kruskal-Wallis,  $p < 0,01$ ), pero contrariamente a lo esperado las medianas de la humedad fueron mayores en la parcela cinco donde el dosel se presentó más abierto y los niveles de luz más elevados (Acápite 4.2.1) (Figuras 1a, 2a y 1b, 2b). Esto podría ser un indicador de la necesidad de aumentar el número de sensores de humedad relativa en las parcelas para concluir sobre diferencias en este factor del microclima entre las parcelas. Los valores máximos de la humedad del aire también fueron siempre menores en la parcela ocho, al igual que los mínimos (Anexo 3).

Las diferencias de humedad entre camino y sotobosque fueron significativas (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ) únicamente para la parcela cinco durante el segundo período (Figura 3) y los valores medianos más altos correspondieron al sotobosque coincidente con su condición de sitio más sombreado.



3a

3b

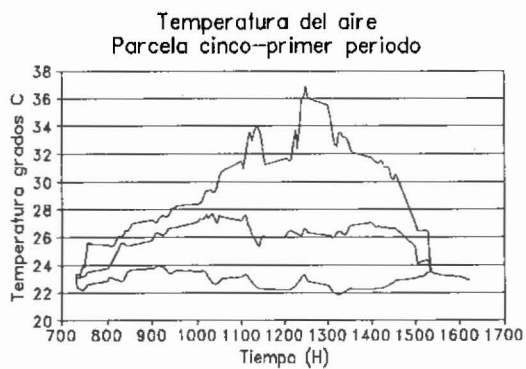
Figura 3. Medianas, máximos y mínimos de la humedad relativa del aire en la parcela cinco durante el segundo período en el camino (3a) y sotobosque (3b)

#### 4.1.2 Temperatura del aire

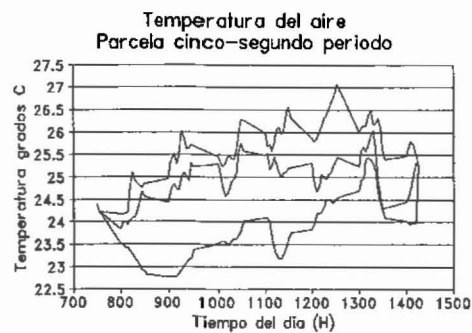
Semejante a lo ocurrido con la humedad relativa, la temperatura del aire, varió significativamente de un período a otro para ambas parcelas (tanto en camino como en sotobosque), aunque en este caso, lógicamente consistió en una disminución, por la relación inversa conocida entre las dos variables. (Kruskal-Wallis,  $p < 0,01$ ). La disminución aunque significativa, fue tan solo de 1 a 2 °C entre los dos períodos (Cuadro 5) (Figuras 4 y 5).

Cuadro 5. Medianas de la temperatura del aire (en grados C) en las parcelas cinco y ocho durante ambos períodos

Período	Parcela cinco		Parcela ocho	
	Camino	Sotobos.	Camino	Sotobos.
Primero	26,2	25,9	27,4	27,0
Segundo	24,9	24,8	25,1	25,4

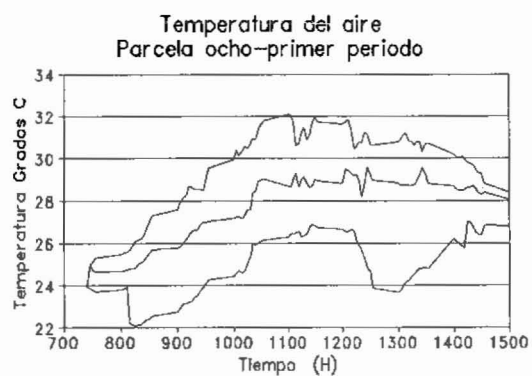


4a

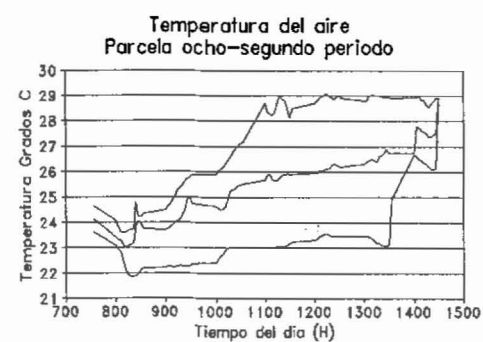


4b

Figura 4. Medianas, máximos y mínimos de la temperatura del aire en la parcela cinco durante el primer (4a) y segundo período (4b)



5a



5b

Figura 5. Medianas, máximos y mínimos de la temperatura del aire en la parcela ocho durante el primer (5a) y segundo período (5b)

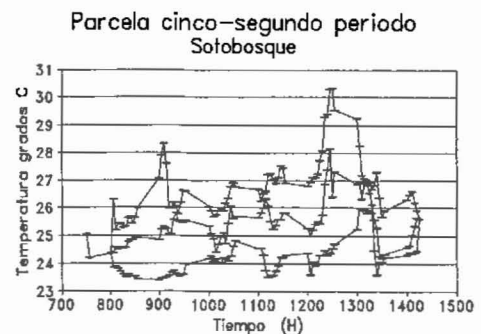
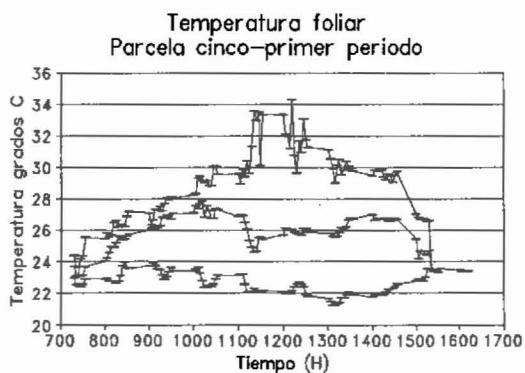
Los valores de medianas de temperatura obtenidos en el sotobosque fueron superiores a promedios citados en estudios en la Estación Biológica La Selva; sin embargo los valores obtenidos en el camino fueron comparables a los correspondientes a claros grandes en dichos estudios.

La variación entre parcelas no fue significativa en ninguno de los dos períodos como así tampoco lo fueron las temperaturas en el camino y en el sotobosque para las dos parcelas y períodos.

Los valores máximos y mínimos mayores de la de la variable no siempre correspondieron a la parcela ocho (Cuadro 4, sección de anexos).

#### 4.1.3. Temperatura foliar

La temperatura foliar mostró ligeras aunque significativas variaciones entre períodos (Kruskal-Wallis,  $p \leq 0,05$ ) (Figuras 6 y 7); las medianas oscilaron entre 26,2°C y 27,4°C en el primer período y entre 25,0 y 25,7°C durante el segundo.

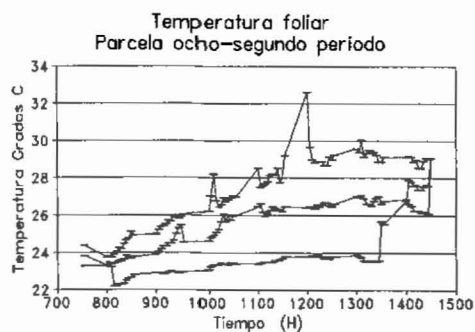
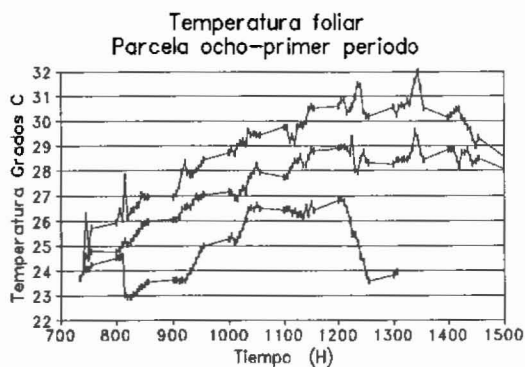


6a

6b

Figura 6.

Medianas, máximos y mínimos de la temperatura foliar en la parcela cinco durante el primer (6a) y segundo período (6b)



7a

7b

Figura 7. Medianas, máximos y mínimos de la temperatura foliar en la parcela ocho durante el primer (7a) y segundo período (7b)

Como para la temperatura del aire, las disminuciones de la mediana de temperatura foliar entre períodos para sensores en la misma parcela posición y fueron de 1 a 2°C aunque el curso diario de esta variable denota una mayor sensibilidad y variabilidad (Figuras 6 y 7) que la temperatura del aire que se puede percibir además en los valores máximos mayores y mínimos menores que alcanzó esta variable (Cuadro 5, sección anexos).

La temperatura foliar, medida simultáneamente a la del aire y la del suelo, aunque presenta una tendencia muy similar casi siempre se mantuvo mayor que ambas como corresponde a su carácter de órgano de absorción de energía (Cuadros 5 y 6).

Cuadro 6. Medianas de la temperatura de la hoja de *Miconia sp.* (en grados C) en las parcelas cinco y ocho durante ambos períodos

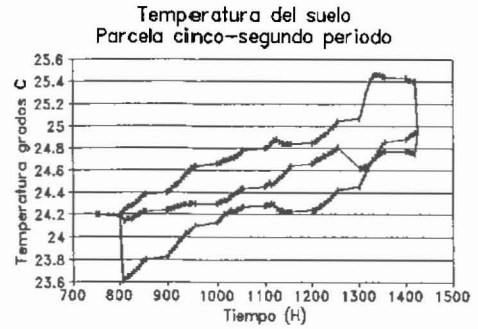
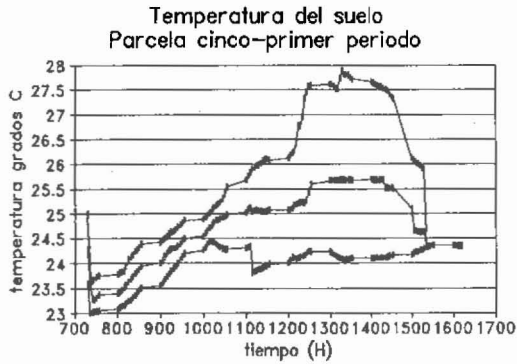
Período	Parcela cinco		Parcela ocho	
	Camino	Sotobos.	Camino	Sotobos.
Primero	26,9	26,2	27,1	27,4
Segundo	25,0	25,3	25,3	25,7

Las parcelas no difirieron significativamente en la temperatura foliar (Kruskal-Wallis,  $P < = 0,05$ ) como así tampoco lo hicieron el camino y sotobosque en cada parcela y período.

#### 4.1.4 Temperatura del suelo

La temperatura del suelo se mostró como una condición del microclima mucho menos variable en escalas temporales cortas que la temperatura del aire o la foliar y ello se manifestó en el rango de variabilidad que presentó (Cuadro 6, sección anexos) y los menores valores de medianas para cada parcela y período.

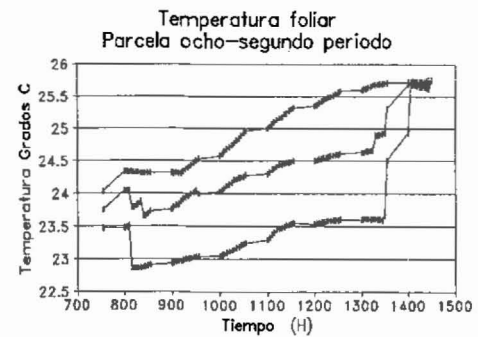
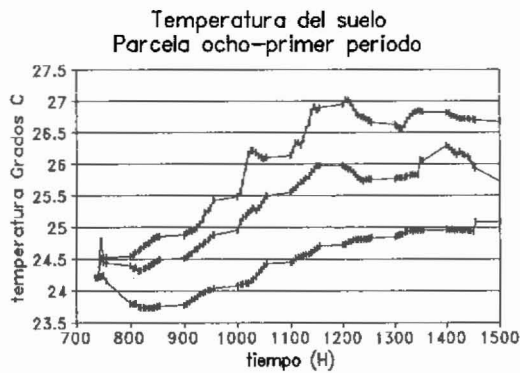
Las gráficas correspondientes no presentan picos y bajas como los obtenidos en los dos casos mencionados y denotan un aumento gradual desde el inicio de las mediciones (7-8 horas) hasta la tarde (14 horas) (Figuras 8 y 9).



8a

8b

Figura 8. Medianas, máximos y mínimos de la temperatura del suelo en la parcela cinco durante el primer (8a) y segundo periodo (8b)



9a

9b

Figura 9. Medianas, máximos y mínimos de la temperatura del suelo en la parcela ocho durante el primer (9a) y segundo periodo (9b)



La temperatura del suelo varió significativamente entre períodos para cada parcela y posición (Kruskal-Wallis,  $P < = 0,01$ ) y entre parcelas (Kruskal-Wallis,  $P < = 0,05$ ) no así entre camino y sotobosque en cada parcela (Cuadro 7).

Cuadro 7. Medianas de la temperatura del suelo (en grados C) en las parcelas cinco y ocho durante ambos períodos

Período	Parcela cinco		Parcela ocho	
	Camino	Sotobos.	Camino	Sotobos.
Primero	24,7	24,7	24,6	25,3
Segundo	24,4	24,4	24,3	24,6

#### 4.1.5 Densidad de flujo de fotones fotosintéticos

Los valores de las medianas de esta variable y (Cuadros 8 y 9), para ambos períodos y parcelas, confirmaron una vez más el hecho de que en el bosque existen más puntos con intensidades de radiación bajas que sitios bien iluminados, con los consecuentes efectos que ello puede tener sobre el aspecto fisiológico de las plantas (véase Oberbauer y Strain, 1986; Rich *et al.*, 1993; Mooney *et al.*, 1984 y Smith *et al.*, 1992).

Ocasionalmente durante el primer período, en la parcela cinco, se alcanzaron valores máximos elevados (Anexos 7 y 8), entre 1000 - 2000  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , comparables a las densidades de fotones recibidas en claros grandes y en la canopia (Fetcher *et al.*, 1994; Oberbauer *et al.*, 1986) y sorprendentemente los valores máximos más elevados correspondieron al sensor tres del sotobosque.

Cuadro 8. Medianas de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en el camino y en las diferentes posiciones en el sotobosque en la parcela cinco en ambos períodos

Períodos	S1	S2	S3	camino	S5	S6
Primero	30,7	29,0	106,6	86,9	57,4	44,4
Segundo	22,2	25,7	81,2	78,5	37,2	35,4

La densidad de Flujo de fotones fue la variable que se mostró más sensible a la variación espacial (entre parcelas y dentro de parcelas) y a la variación temporal (diaria y estacional). Esto último, coincide con la alta variabilidad y complejidad atribuida al factor luz y muchas veces su escasa disponibilidad para las plantas (Fetcher *et al.*, 1994; Rich *et al.*, 1993).

La variación estacional de la densidad de flujo de fotones fue significativa (Kruskal-Wallis,  $P < 0,01$ ) y la disminución durante el segundo fue importante en todas las posiciones para ambas parcelas (Cuadros 8 y 9). Los totales diarios durante el primer período, en la parcela cinco, oscilaron entre 3,84 y 1,04  $\text{Mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ; los mayores totales diarios de densidades de fotones correspondieron al camino y a una posición dentro del sotobosque (Sensor 3) (Anexo 9) y fueron comparables a los totales diarios obtenidos en el centro de claros grandes durante la época seca en la Estación Biológica La Selva (Fetcher *et al.*, 1994).

Cuadro 9. Medianas de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en el camino y en las diferentes posiciones en el sotobosque en la parcela ocho en ambos períodos

Períodos	S1	S2	S3	camino	S5	S6
Primero	24,8	27,0	22,6	92,2	22,2	70,0
Segundo	15,6	17,1	13,8	47,9	15,5	36,4

En la parcela ocho, los totales diarios de densidades de flujo de fotones durante el primer período, oscilaron entre 3,32 a 0,80  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  (Anexo 10).

Durante el segundo período los totales diarios en ambas parcelas, disminuyeron considerablemente; en la parcela cinco, estuvieron entre 2,92 - 0,79  $\text{Mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  (Anexos 9 y 10) y en la parcela ocho entre 1,72 - 0,56  $\text{Mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ .

De hecho, la disminución de los niveles de luz en el segundo período también se vio reflejada en los valores de medianas; así, en la parcela cinco durante el primer período, las medianas, variaron de 29 a 106  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y durante el segundo de 22 a 81  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

En la parcela ocho, durante el primer período las medianas de densidad de flujo de fotones oscilaron entre 22 y 92  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y durante el segundo entre 14 y 48  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Los valores máximos alcanzados en el segundo período también fueron menores a los del primero y los mínimos menores; así, fueron frecuentes densidades de flujo de fotones fotosintéticos muy bajas, de 15  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  o menores (Cuadros 7 y 8, sección de anexos) (Figuras 10, 11, 12 y 13).

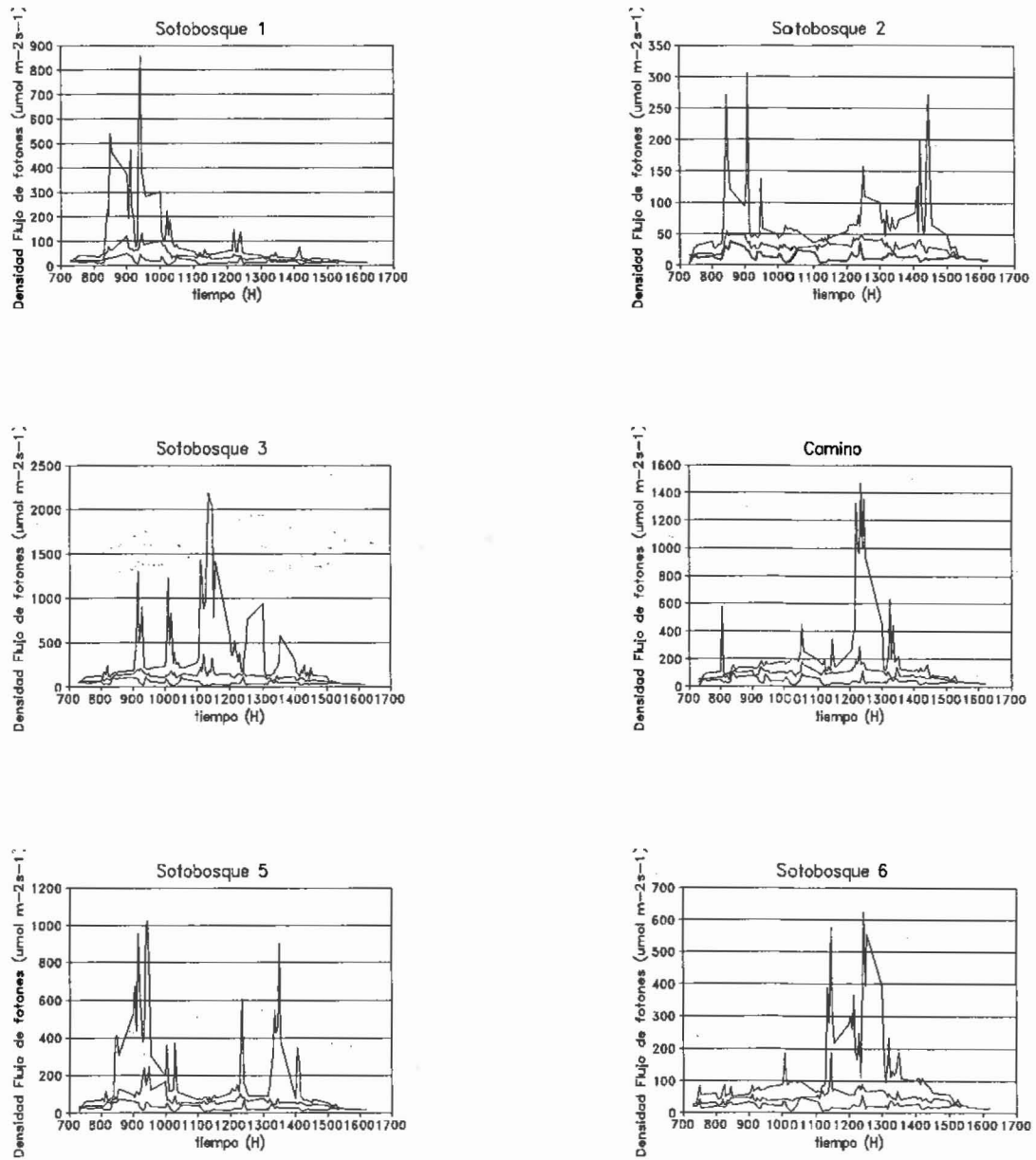


Figura 10. Medianas, máximos y mínimos de la densidad de flujo de fotones en las diferentes posiciones en la parcela cinco, primer período. (Nótese que las escalas del eje vertical son diferentes)

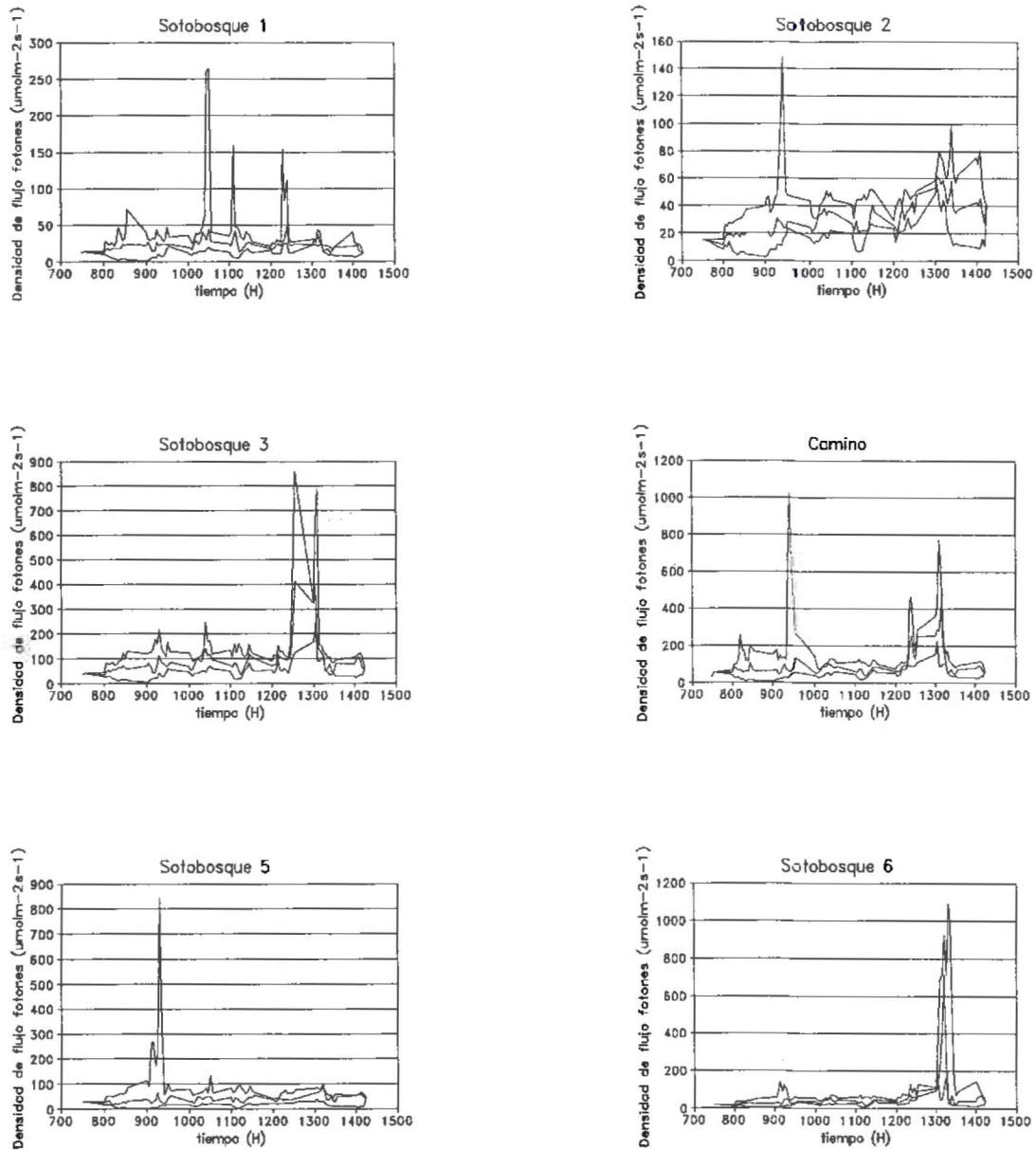


Figura 11. Medianas, máximos y mínimos de la densidad de flujo de fotones en las diferentes posiciones en la parcela cinco, segundo período. (Nótese que las escalas del eje vertical son diferentes)

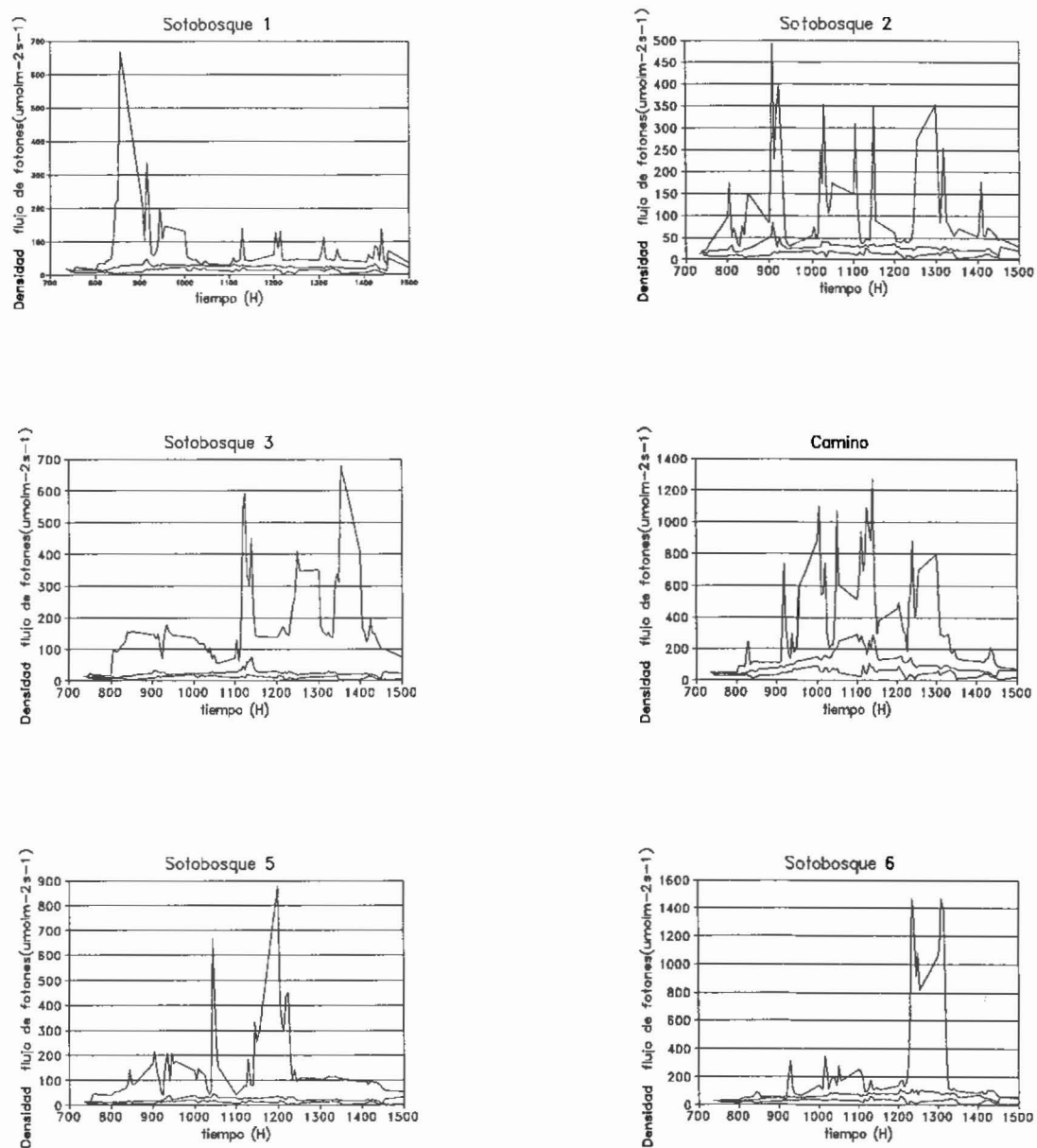


Figura 12. Medianas, máximos y mínimos de la densidad de flujo de fotones en las diferentes posiciones en la parcela ocho, primer período. (Nótese que las escalas del eje vertical son diferentes)

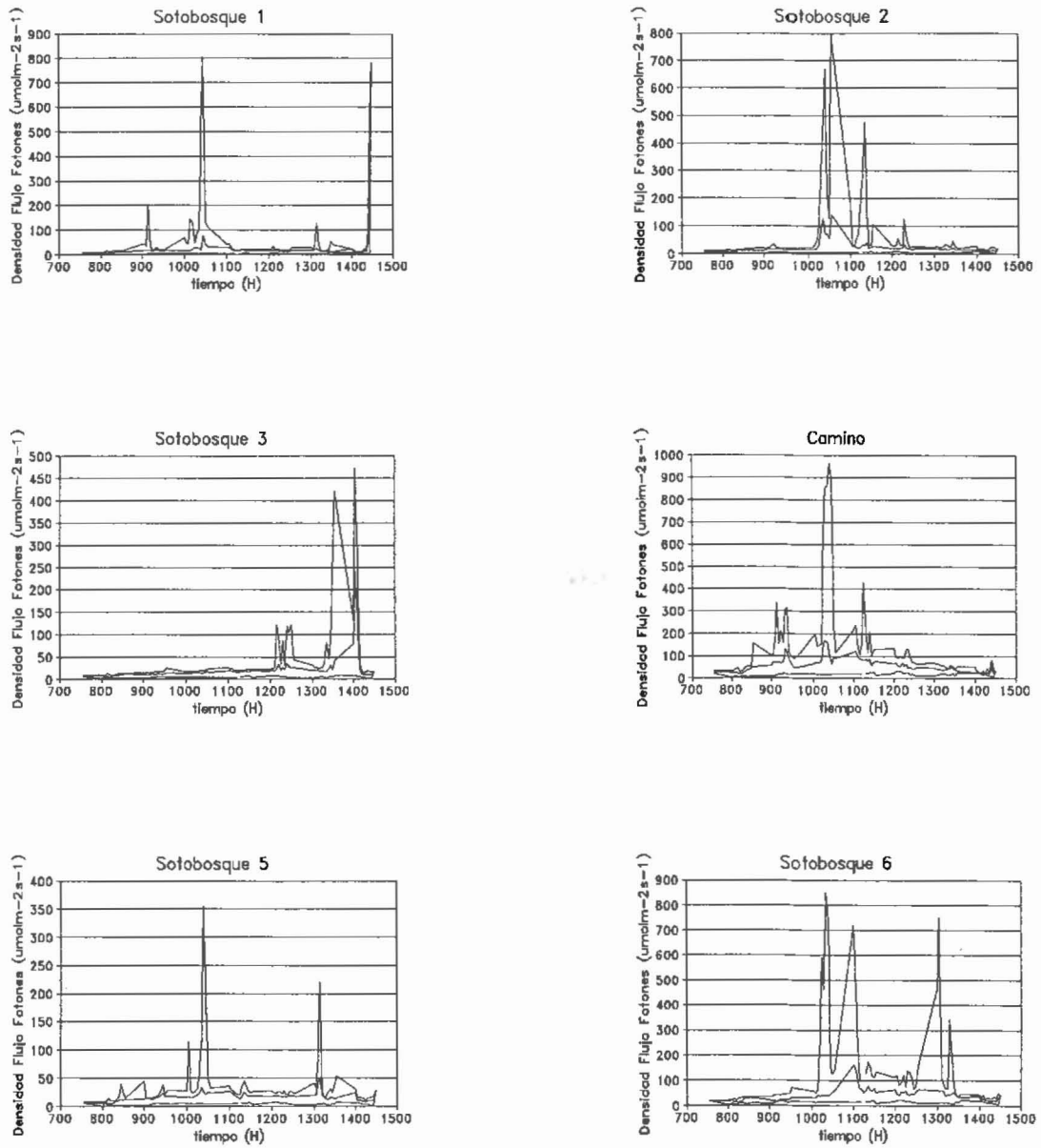


Figura 13. Medianas, máximos y mínimos de la densidad de flujo de fotones en las diferentes posiciones en la parcela ocho, segundo período (Nótese que las escalas del eje vertical son diferentes)

Las diferencias entre las parcelas para cada uno de los sensores fue importante y siempre (a excepción del sensor del camino durante el primer período) las medianas de flujo de fotones fueron mayores en la parcela cinco en ambos períodos.

La variación espacial dentro de cada parcela fue notable (Figuras 10, 11, 12 y 13) y no siempre el sensor ubicado en el camino recibió los flujo de fotones más elevados, tal como ocurrió en la parcela cinco durante ambos períodos; en este caso, el sensor tres ubicado a casi 13 m del camino y casualmente en un sitio más abierto de la parcela presentó mayores valores de flujo de fotones y lógicamente mayores totales diarios (Figura 10 y Cuadro 8).

En la parcela ocho se manifestó la misma heterogeneidad espacial en densidad de flujo de fotones que en la parcela cinco y el camino resultó ser en los dos períodos el sitio más iluminado (Figuras 12 y 13).

#### **4.1.6 Discusión general de los resultados de evaluación microclimática**

Todas las variables microclimáticas evaluadas mostraron una importante variación estacional que debe tenerse en cuenta cuando los estudios se refieren a aspectos fisiológicos, como en este caso; si bien la variación más importante y clara correspondió a la densidad de fotones fotosintéticos, existen variaciones en los restantes factores microclimáticos que deberían ser tomados en cuenta por su posible efecto sobre los procesos mencionados.

Coincidente con la disminución de tasa fotosintética en el segundo período se dieron drásticas disminuciones en los niveles de densidad de flujo de fotones y considerables aumentos de humedad en todos los puntos del bosque que pudieron haber afectado el proceso.

Las densidades de flujo de fotones medidas en las diferentes posiciones del bosque fueron comparables a valores obtenidos en otros estudios en la estación biológica La selva y a excepción de un sensor de sotobosque en la parcela cinco, los valores medianos de



PPFD obtenidos en el camino fueron mayores y comparables a valores recibidos en el centro de claros grandes.

Los valores medianos y totales diarios más bajos correspondieron, casi siempre, al sotobosque y también concordaron con resultados anteriores (Fetcher *et al.*, 1994).

La densidad de fotones fue la variable que presentó la mayor complejidad y heterogeneidad espacial y temporal en el bosque. Los cambios que denotan los cursos diarios por variaciones del ángulo de incidencia de los rayos solares y la presencia de sunflecks hacen posible hallar en una misma parcela puntos con muy diferentes condiciones de iluminación. Esta alta complejidad y variabilidad sugiere que la comparación entre camino y sotobosque o claro y sotobosque podría resultar muy simplificadora de la situación real del bosque.

En este estudio, la mediana de la densidad de flujo de fotones fue siempre (excepto en el camino en la parcela cinco, primer período) mayor para la parcela cinco en ambos períodos, lo cual fue coherente con su mayor grado de apertura de dosel y los mayores rendimientos fotosintéticos encontrados para las planta evaluadas en esa parcela.

## **4.2 Evaluaciones fotosintéticas**

### **4.2.1 Ambiente lumínico de las plantas del estudio**

En los siguientes puntos dentro de este acápite, se expondrán los resultados correspondientes a la utilización del índice de iluminación de copas, empleado para caracterizar el ambiente lumínico de las 230 plantas que formaron parte del estudio general; también se hará referencia a los resultados de la estimación de iluminación por fotografía hemisférica y sensor de cuanta (además del índice de iluminación de copas), para la submuestra de 58 plantas que fueron evaluadas fotosintéticamente.

#### 4.2.1.1 Índice de iluminación de copas

La mayoría de las plantas evaluadas se encontraron en valores de índice de iluminación de 2,5 (alta luz lateral) y 3 (luz vertical parcial y luz lateral alta) y no se registró en ningún caso individuos en situación de iluminación superior a la correspondiente al índice 3 (Cuadro 10).

Cuadro 10. Medianas del Índice de iluminación de copas por especie en las parcelas cinco y ocho (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son significativamente diferentes; Prueba de Duncan, alfa=0,05)

Especie	Gremio	Parc. 5		Parc. 8	
		Mediana	N	Mediana	N
<i>Simarouba amara</i>	HD	2,5 <sup>a</sup>	15	2,5 <sup>abc</sup>	15
<i>Laetia procera</i>	HD	3,0 <sup>a</sup>	15	2,5 <sup>ab</sup>	12
<i>Virola koschnyii</i> <sup>1</sup>	E	2,5	7	2,5	7
<i>Pentaclethra macroloba</i>	E	2,5 <sup>a</sup>	15	2,5 <sup>bc</sup>	15
<i>Croton killipianus</i>	HE	2,5 <sup>a</sup>	15	-	-
<i>Qualea paraense</i>	I	2,5 <sup>a</sup>	14	2,0 <sup>c</sup>	15
<i>Vochysia ferruginea</i>	HD	2,5 <sup>a</sup>	10	2,5 <sup>abc</sup>	15
<i>Calophyllum brasiliense</i>	I	2,5 <sup>a</sup>	10	2,5 <sup>c</sup>	11
<i>Miconia guianensis</i>	E	2,5 <sup>a</sup>	12	2,5 <sup>c</sup>	7
<i>Apeiba membranacea</i>	HD	2,75 <sup>a</sup>	10	2,75 <sup>a</sup>	10

HD: Heliófito durable. HE: Heliófito efímero. E: Esciófito. I: Intermedia.

1: Plantas provenientes de siembra artificial y excluidas de la comparación entre especies.

De esta manera, los valores hallados, indican que a pesar de sus supuestos diferentes requerimientos de luz, las especies disponen de deficiente iluminación en el bosque, más acentuadas en las clases de tamaños inferiores; esto último concuerda con resultados obtenidos por Clark y Clark (1992) y Oberbauer *et al.* (1993) en trabajos realizados en la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica.

En la parcela cinco, las especies, no difirieron significativamente en las condiciones de iluminación, medidas por el índice de iluminación de copas, probablemente debido a la mayor homogeneidad del dosel de esta parcela causada por el tratamiento de liberación;

sin embargo, las diferencias en iluminación entre las especies en la parcela ocho resultaron altamente significativas (Kruskal-Wallis,  $P \leq 0,01$ ) (Cuadro 10); las comparaciones entre especies señalaron que *Laetia procera* difirió significativamente de *Qualea paraense*, *Miquartia guianensis* y *Calophyllum brasiliense* en las condiciones de iluminación en esta parcela (cuadro 10). *Apeiba membranacea* (heliófita durable) presentó la mediana mas alta de índice de iluminación y no difirió significativamente de otras especies de su grupo tales como *Simarouba*, *Vochysia* y *Laetia*.

Las diferencias en iluminación entre las dos parcelas resultó significativa (Kruskal-Wallis,  $P \leq 0,05$ ), a pesar de la aparente similitud en las condiciones de iluminación de la mayoría de las especies en ellas; los mínimos alcanzados en la parcela ocho fueron, para la mayoría de las especies, menores que en la parcela cinco (anexo 11); la especie que estableció las diferencias fue *Qualea paraense* que estuvo presente en las condiciones más bajas de iluminación en la parcela ocho y la única que presentó diferencias altamente significativas en iluminación entre las dos parcelas (Mann-Whitney  $P \leq 0,01$ ).

#### 4.2.1.2 Caracterización de regimen de radiación solar con fotografías hemisféricas

Las fotografías hemisféricas, al igual que el índice de iluminación de copas reflejaron la similitud de condiciones de iluminación entre las especies. Así, no hubo diferencias significativas entre especies en los factores de sitio totales y directo (Cuadros 11 y 12, respectivamente) en ningún de las dos parcelas; sin embargo, las especies difirieron respecto a la radiación indirecta recibida (caracterizada por el factor de sitio indirecto) en la parcela cinco (Kruskal-Wallis,  $P \leq 0,05$ ) (Cuadro 12). Las comparaciones de especies respecto a la radiación indirecta recibida en la parcela cinco, señalaron que *Simarouba* difirió significativamente de *Laetia*, *Pentaclethra* y *Vochysia*.

Cuadro 11. Valores de medianas del Factor de sitio total (TSF) por especie en las parcelas cinco y ocho (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son significativamente diferentes; Prueba de Duncan, alfa=0,05)

Especie	Gremio	Parc. 5		Parc. 8	
		Mediano TSF	N	Mediano TSF	N
<i>Simarouba amara</i>	HD	0,105 <sup>a</sup>	5	0,062 <sup>a</sup>	5
<i>Laetia procera</i>	HD	0,073 <sup>a</sup>	5	-	-
<i>Virola koschnyii</i> <sup>1</sup>	E	0,118	5	-	-
<i>Pentaclethra maculoba</i>	E	0,091 <sup>a</sup>	5	0,051 <sup>a</sup>	5
<i>Croton killipianus</i>	HE	0,062 <sup>a</sup>	5	-	-
<i>Qualea paraense</i>	I	0,084 <sup>a</sup>	3	0,040 <sup>a</sup>	5
<i>Vochysia ferruginea</i>	HD	0,073 <sup>a</sup>	3	0,051 <sup>a</sup>	5
<i>Calophyllum brasiliense</i>	I	-	-	0,042 <sup>a</sup>	5
<i>Minquartia guianensis</i>	E	-	-	0,044 <sup>a</sup>	1

1: Plantas provenientes de siembra artificial

Cuadro 12. Valores de medianas del Factor de sitio directo (DSF) por especie en las parcelas cinco y ocho (especies cuyas medianas tiene la misma letra no son significativamente diferentes; Prueba de Duncan, alfa=0,05)

Especie	Gremio	Mediano DSF	Mediano DSF
		Parc. 5	Parc. 8
<i>Simarouba amara</i>	HD	0,055 <sup>a</sup>	0,038 <sup>a</sup>
<i>Laetia procera</i>	HD	0,041 <sup>a</sup>	-
<i>Virola koschnyii</i> <sup>1</sup>	E	0,070	-
<i>Pentaclethra maculoba</i>	E	0,058 <sup>a</sup>	0,026 <sup>a</sup>
<i>Croton killipianus</i>	HE	0,049 <sup>a</sup>	-
<i>Qualea paraense</i>	I	0,048 <sup>a</sup>	0,023 <sup>a</sup>
<i>Vochysia ferruginea</i>	HD	0,045 <sup>a</sup>	0,031 <sup>a</sup>
<i>Calophyllum brasiliense</i>	I	-	0,025 <sup>a</sup>
<i>Minquartia guianensis</i>	E	-	0,024 <sup>a</sup>

1: Plantas provenientes de siembra artificial

Aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas, a las heliófitas le correspondieron los valores medianos de DSF (factor de sitio directo) más altos, coherentemente con sus condiciones de heliófitas efímera y durables, respectivamente.

*Pentaclethra macroloba* presentó valores de factor de sitio directo que en muchos casos fueron superiores a los de algunas heliófitas e intermedias (Cuadro 11, 12 y 13) y los mínimos de ISF (factor de sitio indirecto) no fueron tan bajos como podría esperarse para esta especie que según los otros medios de valoración de la iluminación utilizados en esta investigación siempre resultó ser una de las especies mejor iluminadas.

Cuadro 13. Medianos del Factor de sitio indirecto (ISF) por especie en las parcelas cinco y ocho (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son diferentes estadísticamente, Prueba de Duncan, alfa=0,05)

Especie	Gremio	Mediano ISF Parc. 5	Mediano ISF Parc. 8
<i>Simarouba amara</i>	HD	0,045 <sup>a</sup>	0,024 <sup>a</sup>
<i>Laetia procera</i>	HD	0,029 <sup>bc</sup>	-
<i>Virola koschnyii</i> <sup>1</sup>	E	0,048	-
<i>Pentaclethra macroloba</i>	E	0,031 <sup>bc</sup>	0,023 <sup>a</sup>
<i>Croton killipianus</i>	HE	0,038 <sup>ab</sup>	-
<i>Qualea paraense</i>	I	0,036 <sup>abc</sup>	0,017 <sup>a</sup>
<i>Vochysia ferruginea</i>	HD	0,028 <sup>c</sup>	0,019 <sup>a</sup>
<i>Calophyllum brasiliense</i>	I	-	0,017 <sup>a</sup>
<i>Minquartia guianensis</i>	E	-	0,020 <sup>a</sup>

1: Plantas provenientes de siembra artificial

Las especies esciófitas e intermedias, a excepción de *Pentaclethra*, presentaron valores bajos de TSF (factor de sitio total) DSF e ISF y los valores mínimos de DSF fueron los más bajos para estos grupos.

*Simarouba* presentó un valor mínimo de DSF muy bajo en relación al concepto clásico de heliófita y fue el menor valor obtenido. El DSF mínimo, tal como lo sugieren

Oberbauer *et al.* (1993), puede ser útil para determinar el mínimo de iluminación directa en que puede encontrarse una especie y podría esperarse que fuera más bajo para las especies esciófitas; sin embargo en este estudio, no siempre se dió esta situación.

La diferencia entre parcelas en los factores de sitio directo indirecto y total para las especies presentes en ambas parcelas fue muy clara y fueron siempre menor, para una misma especie, en la parcela ocho, acorde a su condición de parcela con dosel más cerrado (Mann-Whitney  $P < = 0,01$ ) (Cuadros 11,12 y 13).

Las correlaciones entre el índice de iluminación de copas y cada uno de los factores de sitio fueron altamente significativas ( $P < = 0,01$ ), aunque los coeficientes de correlación fueron menores a 0,50 (Cuadro 14). Estos resultados confirman hallazgos de Clark y Clark (1992) y Oberbauer *et al.* (1993) acerca de la efectividad del índice de iluminación de copas en la estimación de la situación de iluminación de las plantas en el bosque aunque ellos obtuvieron correlaciones más altas (coeficientes cercanos a 0,80).

Cuadro 14. Coeficientes de correlación de Spearman ( $r_s$ ) entre el índice de iluminación de copas y factores de sitio

Correlación	Coefficiente $r_s$
Índice - Factor de sitio total	0,47 **
Índice - Factor de sitio directo	0,36 **
Índice - Factor de sitio indirecto	0,43 **

\*\* =  $P < = 0,01$

#### 4.2.1.3 Densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPDF)

Con base en el registro de la densidad de flujo de fotones, simultáneo al de la tasa fotosintética obtenido con el conjunto analizador de gases - Cámara de Parkinson, se calcularon las medianas de densidad de flujo de fotones fotosintéticos, por especie y parcela. La comparación entre especies en la densidad de flujo de fotones recibida, señalaron

diferencias altamente significativas (Kruskal-Wallis,  $P < 0,01$ ) en ambas parcelas. El test de comparaciones de Duncan, previa asignación de rangos a la densidad de flujo de fotones, señaló la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las especies respecto a las condiciones de iluminación en la parcela cinco (Cuadro 15). Así, la especie que recibió mayor densidad de flujo de fotones en esta parcela fue *Simarouba amara* que difirió de las especies restantes aún de las de su grupo; también *Pentaclethra* y *Croton*, dos extremos en la tolerancia, difirieron significativamente de *Vochysia*, pero no entre sí, en la densidad de flujo de fotones fotosintéticos recibidos (Cuadro 15).

Cuadro 15. Medianas de la densidad de flujo de fotones (PPFD) en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para cada especie y parcela (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son diferentes estadísticamente)

Especie	Parc. 5		Parc. 8	
	Med. PPFD	N	Med. PPFD	N
<i>Simarouba amara</i>	108 <sup>a</sup>	5	74 <sup>a</sup>	5
<i>Laetia procera</i>	106 <sup>bc</sup>	5	-	-
<i>Virola koschnyii</i> <sup>1</sup>	94	5	-	-
<i>Pentaclethra macroloba</i>	90 <sup>b</sup>	5	63 <sup>b</sup>	5
<i>Croton killipianus</i>	107 <sup>b</sup>	5	-	-
<i>Qualea paraense</i>	96 <sup>bc</sup>	3	62 <sup>bcd</sup>	5
<i>Vochysia ferruginea</i>	94 <sup>c</sup>	3	64 <sup>b</sup>	5
<i>Calophyllum brasiliense</i>	-	-	57 <sup>d</sup>	5
<i>Minquartia guianensis</i>	-	-	63 <sup>bc</sup>	2

<sup>1</sup> Plantas obtenidas por siembra artificial. Excluidas de la comparación estadística

En la parcela ocho, nuevamente la especie mejor iluminada fue *Simarouba* que difirió significativamente de las restantes; también *Pentaclethra*, *Minquartia* y *Vochysia* difirieron de *Calophyllum* y fueron las especies que recibieron menores densidades de flujo de fotones fotosintéticos en dicha parcela.

La densidad de flujo de fotones fotosintéticos recibida por cada planta medida fotosintéticamente resultó no estar correlacionada con el índice de iluminación de copas asignado a cada una de estas plantas ni con los factores de sitio directo e indirecto obtenidos de las fotografías hemisféricas; sin embargo, existió una correlación significativa con el factor de sitio total obtenido de las fotografías; el coeficiente de correlación de Spearman, en este caso, fue de 0,31 ( $P \leq 0,05$ ). La falta de correspondencia entre las diferentes formas de evaluación de las condiciones de iluminación de las plantas pudo deberse a que tanto los factores de sitio como el índice de iluminación de copas proporcionan estimaciones del potencial de radiación total recibido por la planta; en cambio, el sensor de cuanta proporciona una medición instantánea de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que recibe la planta en el momento de la medición y probablemente se debería efectuar muchas mediciones, durante un cierto período de tiempo y en diferentes partes de la copa para poder acercar los dos niveles de comparación que implican estos métodos.

#### 4.2.2 Fotosíntesis

Las tasas fotosintéticas netas encontradas en el bosque en las especies evaluadas en esta parte del estudio fueron considerablemente bajas (medianas de  $1,26-0,21 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), aún, para las especies pertenecientes al grupo de las heliófitas (efímeras y durables) (Cuadro 16); la diferencia entre las especies, tanto en tasa fotosintética como en conductancia estomática, resultó altamente significativa (Prueba de Kruskal-Wallis,  $p \leq 0,01$ ) y a menudo se encontraron importantes similitudes en el comportamiento de especies pertenecientes al mismo grupo ecológico. Muchas veces, *Pentaclethra macroloba* fue una excepción dentro del grupo de las esciófitas debido a que sus características fotosintéticas se alejaron de lo esperado para las especies pertenecientes a ese gremio.



Cuadro 16. Valores medianos de tasa fotosintética neta (en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$ ) por parcela en plantas medidas en el bosque durante el primer período (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son significativamente diferentes, Prueba de Duncan,  $\alpha=0,05$ )

Especie	Gremio	Parc. 5 T.F.m <sup>1</sup>	Parc. 8 T.F.m <sup>1</sup>
<i>Croton killipianus</i>	HE	1,26 <sup>a</sup>	-
<i>Laetia procera</i>	HD	0,85 <sup>bc</sup>	-
<i>Simarouba amara</i>	HD	0,99 <sup>ab</sup>	0,81 <sup>a</sup>
<i>Pentaclethra macroloba</i>	E	1,02 <sup>ab</sup>	0,37 <sup>b</sup>
<i>Vochysia ferruginea</i>	HD	0,80 <sup>bc</sup>	0,45 <sup>b</sup>
<i>Qualea paraense</i>	I	0,59 <sup>c</sup>	0,29 <sup>b</sup>
<i>Calophyllum brasiliense</i>	I	-	0,24 <sup>b</sup>
<i>Virola koschnyii</i>	E	0,21 <sup>d</sup>	-
<i>Minquartia guianensis</i>	E	-	0,31 <sup>b</sup>

HE: heliófita efímera; HD: heliófita durable; E: esciófita ; I: intermedia

<sup>1</sup> T.F.m : tasa fotosintética mediana

Asociado con el comportamiento fotosintético en el bosque un aspecto importante y muy relacionado al mismo consistió en los bajos niveles de luz alcanzados en las parcelas en comparación a los obtenidos durante los seis días de mediciones en el vivero (véase página 53).

En la parcela cinco, se alcanzaron las intensidades de luz más altas que en la parcela ocho (coincidente con lo expuesto en Acápite 4.1.5), aunque densidades de flujo de fotones mayores a  $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no fueron muy frecuentes, esto reafirma los resultados de las evaluaciones microclimáticas que señalan que las intensidades de iluminación en el bosque son muy bajas, a tal punto que para las especies heliófitas en muchos casos no se alcanzó la intensidad lumínica de saturación del aparato fotosintético.

En la parcela ocho, se obtuvieron densidades de flujo de fotones frecuentemente menores a  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y fue la razón de la concentración de puntos a la izquierda en las curvas de respuesta fotosintética a la luz, correspondientes a esa parcela; esa tendencia

también se manifestó en la parcela cinco, aunque con las concentraciones de puntos a intensidades de flujo de fotones más altas. Las tasas fotosintéticas más altas en la parcela cinco, correspondieron a *Croton killipianus*, *Pentaclethra macroloba* y *Simarouba amara* (heliófita efímera, esciófita y heliófita durable respectivamente) aunque nunca llegaron en mediciones puntuales a  $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Cuadro 16). El comportamiento fotosintético desplegado por las especies en esta parcela y las diferencias resultantes de las comparaciones estadísticas estuvieron acordes con las predicciones conocidas sobre los grupos a los que pertenecen, a excepción de *Pentaclethra*.

Las comparaciones estadísticas señalan (Cuadro 16) que *Croton*, *Simarouba* y *Pentaclethra* no difirieron significativamente entre sí en sus rendimientos fotosintéticos. (Cuadro 16). Tampoco lo hicieron *Simarouba*, *Pentaclethra*, *Laetia* y *Vochysia*. *Virola Koschnyii* se diferenció claramente de las restantes especies y fue la que presentó las tasas fotosintéticas más bajas.

En la parcela ocho, las diferencias entre las especies se hicieron menores y únicamente *Simarouba amara* se diferenció de las demás especies presentes en la parcela por presentar las tasas fotosintéticas más altas (Cuadro 16). En este caso, el comportamiento de *Pentaclethra* fue más acorde a lo esperado. Las diferencias en tasa fotosintética, para cada especie, entre las parcelas fue significativa (Mann-Whitney,  $P < 0.05$ ).

Las tasas fotosintéticas durante el segundo período fueron considerablemente menores que en el primero para las especies presentes en la parcela ocho : *Simarouba*, *Vochysia*, *Qualea*, *Calophyllum*, *Pentaclethra* y *Miconia* (Cuadro 17) y las diferencias en tasa fotosintética entre períodos para cada especie fueron altamente significativas (Mann-Whitney  $P < 0,01$ ).

Cuadro 17. Medianas de tasa fotosintética en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para las especies presentes en la parcela ocho durante el primer y segundo período

Especie	Período 1	Período 2
<i>Simarouba amara</i>	0,81	0,70*
<i>Pentaclethra macroloba</i>	0,37	0,30*
<i>Vochysia ferruginea</i>	0,45	0,10*
<i>Qualea paraense</i>	0,29	0,20*
<i>Calophyllum brasiliense</i>	0,24	0,10*
<i>Minquartia guianensis</i>	0,31	0,10*

\* Diferencias significativas en tasa fotosintética entre períodos para cada especie. (Mann-Whitney  $P < 0,01$ ).

Es evidente que las frecuentes lluvias y las bajas densidades de flujo de fotones en gran parte del día durante la época lluviosa tuvieron notables influencias en la disminución en la actividad fotosintética.

Las temperaturas foliares durante las mediciones en el bosque fueron diferentes entre las especies y oscilaron entre 28 y 34 °C en el primer período; la correlación entre la temperatura foliar y la densidad de flujo de fotones fotosintéticos fue significativa (Coeficiente de correlación de Spearman  $r_s = 0,68$ ).

Las mediciones de tasa fotosintética en el vivero resultaron en valores considerablemente más altos para todas las especies, que los obtenidos en el bosque; también las densidades de flujo de fotones lo fueron; así, los valores de 200 a 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fueron muy frecuentes y nunca se registraron, durante los seis días de mediciones, densidades menores a 150  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Las diferencias entre las especies fueron más acentuadas que en el bosque; los valores más altos de fotosíntesis y de conductancia estomática fueron para *Ochroma lagopus* (heliófita efímera) (Cuadro 18) (Figura 18b). La tasa fotosintética máxima que alcanzó esta especie fue de 11,9  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a 450  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y aparentemente, según lo sugiere la

curva de respuesta a la luz, aún no se alcanzó el punto de saturación del aparato fotosintético que dichas curvas indican, aumentó para las plantas en el vivero.

La mediana de la tasa fotosintética para *Ochroma* fue de  $10,10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y nunca fotosintetizó menos de  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; un factor importante que pudo haber contribuido al rendimiento fotosintético de esta especie es, que al igual que *Minuartia*, las plantas fueron obtenidas en vivero, lo que pudo haber sido una ventaja para estas dos especies.

Semejante a lo ocurrido en el bosque, el comportamiento de *Pentaclethra macroloba* en el vivero fue sorprendente y resulta claro que esta especie, a pesar de su condición de tolerante, es capaz de mejorar su rendimiento fotosintético aumentando las tasas fotosintéticas y de conductancia estomática cuando dispone de densidades de flujo de fotones altas (Figura 14f); también para esta especie, pudo haber sido una ventaja la rápida aclimatación a las nuevas condiciones que mostraron las plantas de esta especie extraídas del bosque, en comparación con las demás.

Los rendimientos fotosintéticos más bajos correspondieron a *Viola koschnyi*, *Minuartia guianensis* (esciófitas), y las especies intermedias *Qualea paraense* y *Calophyllum brasiliense*, semejante a lo ocurrido en el bosque.

Cuadro 18. Valores medianos, máximos y mínimos de tasa fotosintética neta en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para plantas medidas en vivero

Especie	Tasa mediana	Tasa máxima	Tasa mínima
<i>Ochroma lagopus</i>	10,1 <sup>a</sup>	11,9	5,3
<i>Pentaclethra macroloba</i>	6,1 <sup>b</sup>	9,7	1,4
<i>Croton killipianus</i>	4,2 <sup>c</sup>	7,8	1,3
<i>Laetia procera</i>	3,4 <sup>d</sup>	6,3	0,9
<i>Vochysia ferruginea</i>	3,3 <sup>d</sup>	7,2	0,1
<i>Calophyllum brasiliense</i>	2,6 <sup>e</sup>	4,0	1,1
<i>Minquartia guianensis</i>	2,1 <sup>ef</sup>	7,0	0,4
<i>Qualea paraense</i>	2,0 <sup>f</sup>	3,8	0,0
<i>Virola koschnyii</i>	1,8 <sup>f</sup>	3,8	0,1

(1) Mediana de conductancia estomática en vivero

(2) Mediana de conductancia estomática en la parcela cinco del bosque

(1) Mediana de conductancia estomática en la parcela ocho del bosque

De la observación de las curvas de respuesta fotosintética a la luz, resulta evidente que las especies responden en diferentes grados a la variación de densidades de flujo de fotones pero también que ese grado de respuesta fue muy similar para especies pertenecientes al mismo grupo ecológico con las ya mencionadas excepciones. Así, en el bosque, *Croton Killipianus*, *Simarouba amara*, y *Pentaclethra macroloba* (sobre todo en la parcela cinco) fueron las especies que alcanzaron una tasa fotosintética máxima mayor y respondieron en mayor grado a las variaciones de PPDF (Figuras 14 y 16); las pendientes de las curvas para *Simarouba* y *Pentaclethra*, resultó muy similar, como así también el aparente punto de saturación del aparato fotosintético cerca de  $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , coincidente con valores mencionados que señalan Oberbauer *et al.* (1994) y Grace *et al.* (1990); sus experiencias señalan que para condiciones del bosque, la saturación se produce a intensidades lumínicas por debajo de  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

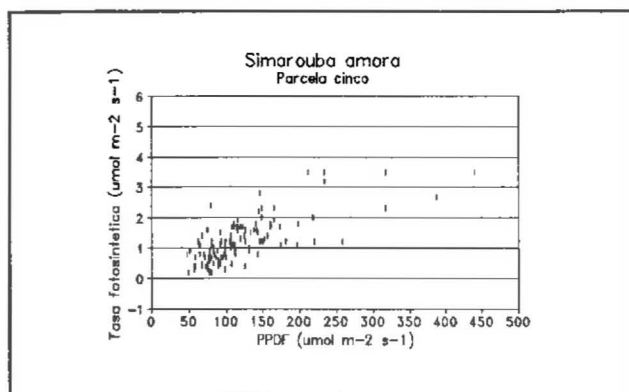
Ramos y Grace (1990), para plantas creciendo en un ambiente controlado de sombra, señalaron un punto de saturación lumínica de  $250\text{-}500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

La curva de respuesta fotosintética a la luz de *Croton killipianus*, sugiere que esta especie tiene un rendimiento fotosintético (a igual densidad de flujo de fotones) y un punto de saturación lumínico mayor al de las anteriores.

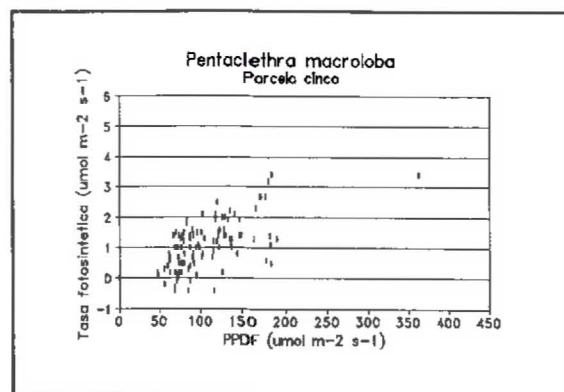
*Vochysia ferruginea* y *Laetia procera* tuvieron, en el bosque, un comportamiento muy similar y las pendientes de las curvas fotosíntesis-luz resultaron semejantes, indicando un punto de saturación del aparato fotosintético a intensidades de luz un poco menores que para las otras especies de su grupo (entre 200 y 250  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Las intermedias y las esciófitas, a excepción de la ya mencionada *Pentaclethra*, presentan curvas bajas, denotando casi una saturación a intensidades muy bajas de fotones; específicamente las curvas fotosíntesis-luz de *Minuartia* y *Virola* son las que presentaron la menor pendiente indicando la saturación del aparato fotosintético a intensidades entre 150-200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figuras 14, 15, 16, 17 y 18).

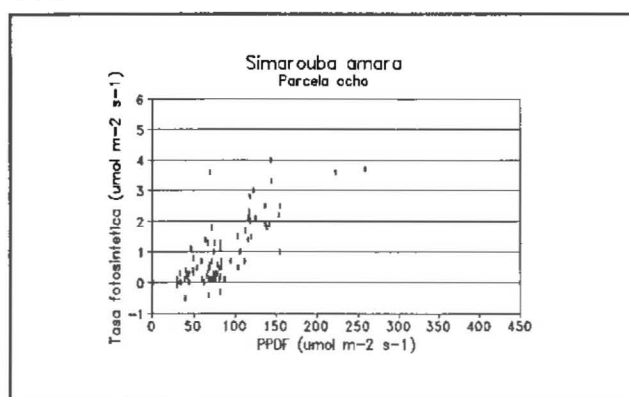
En el vivero, todas las especies aumentaron su aparente punto de saturación lumínico, pero en general se mantuvieron las relaciones que guardaron las especies entre sí; así, las esciófitas (con las conocidas excepciones) y las intermedias mostraron una aparente saturación a niveles de densidad de flujo de fotones menores que algunas heliófitas (Figuras 14, 15, 16, 17 y 18).



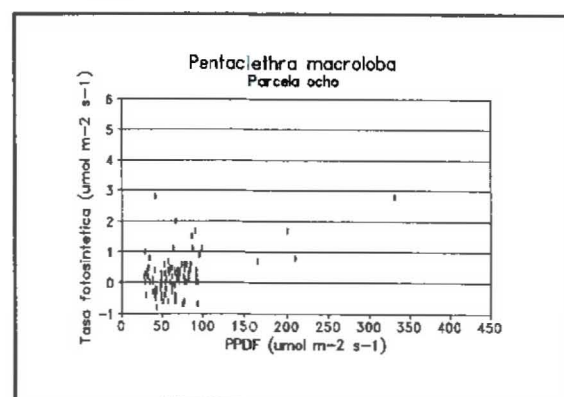
14a



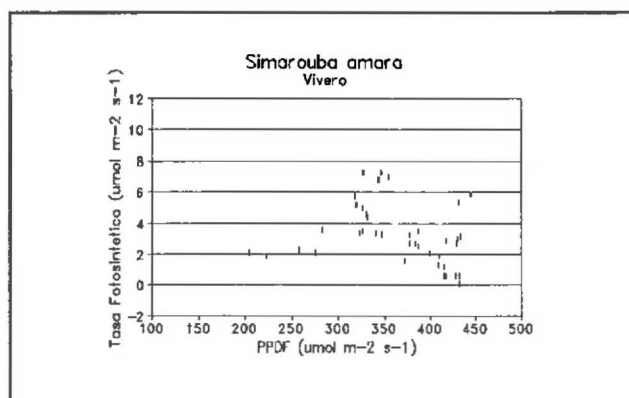
14b



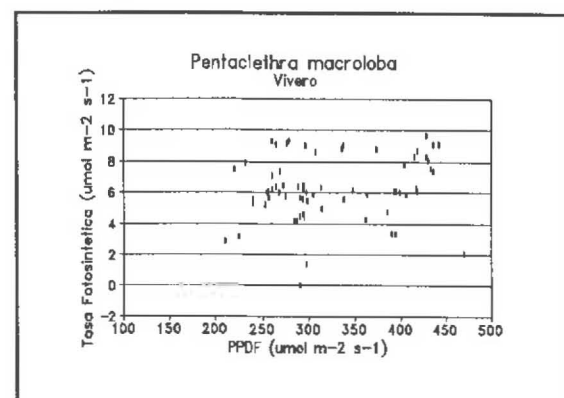
14c



14d

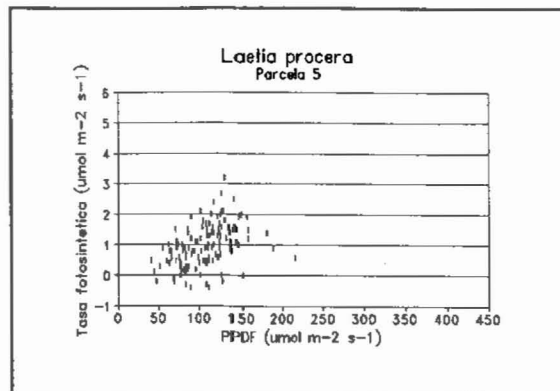
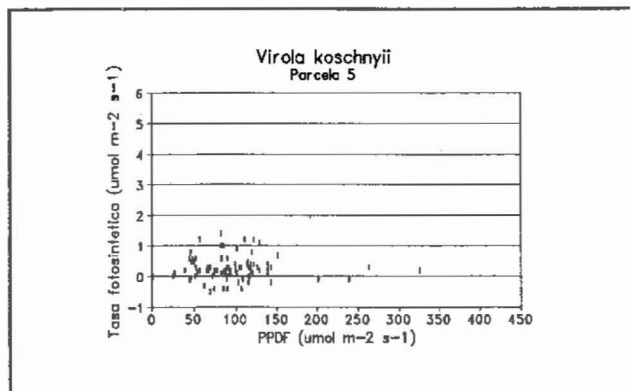


14e



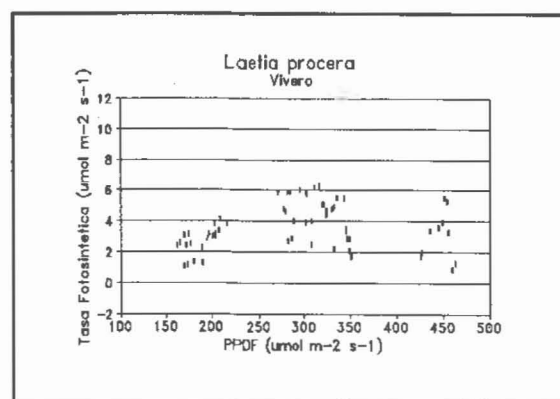
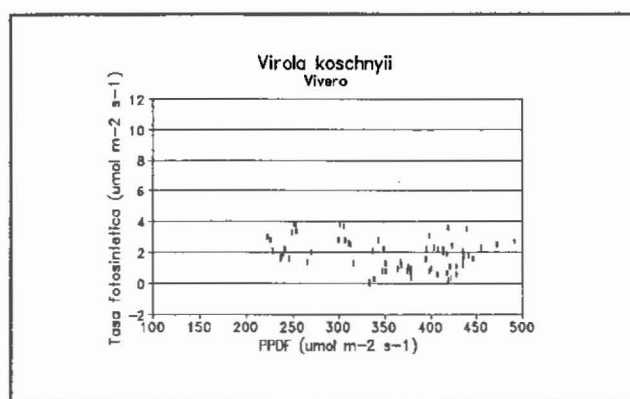
14f

Figura 14. Respuesta fotosintética a la variación lumínica de *Simarouba amara* en la parcela cinco (14a), en la parcela ocho (14c) y en vivero (14e) y de *Pentaclethra macroloba* en la parcela cinco (14b), en la parcela ocho (14d) y en vivero (14f)



15a

15b

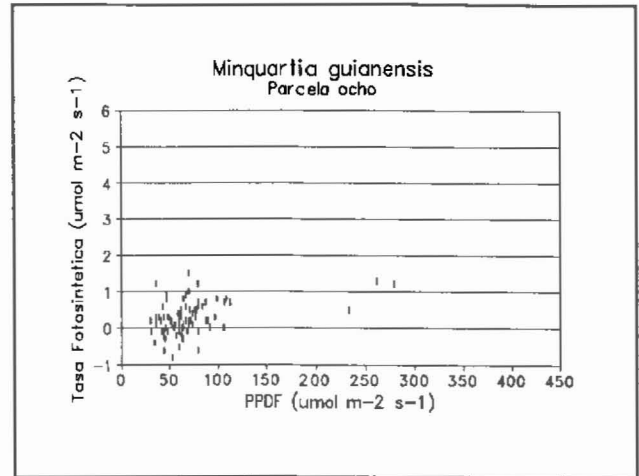
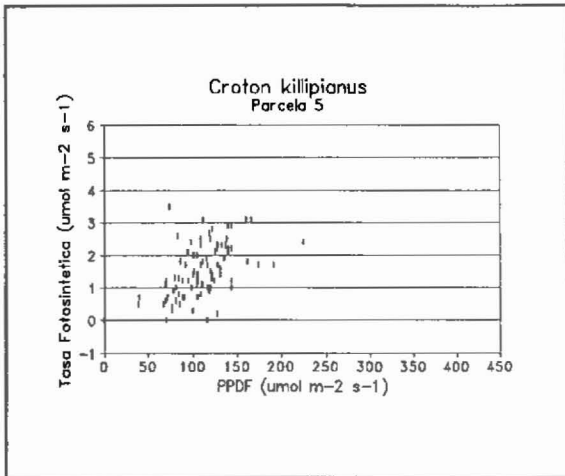


15c

15d

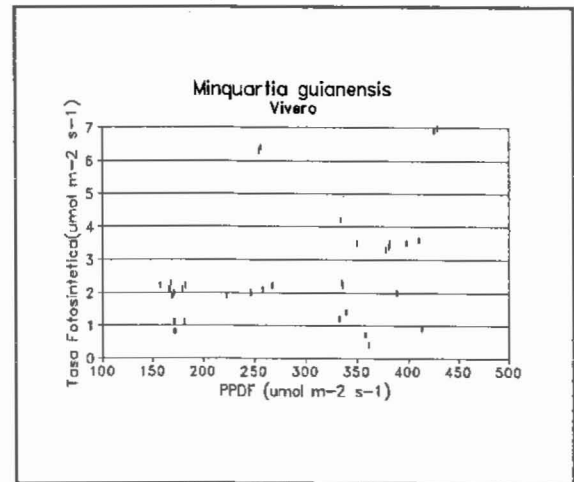
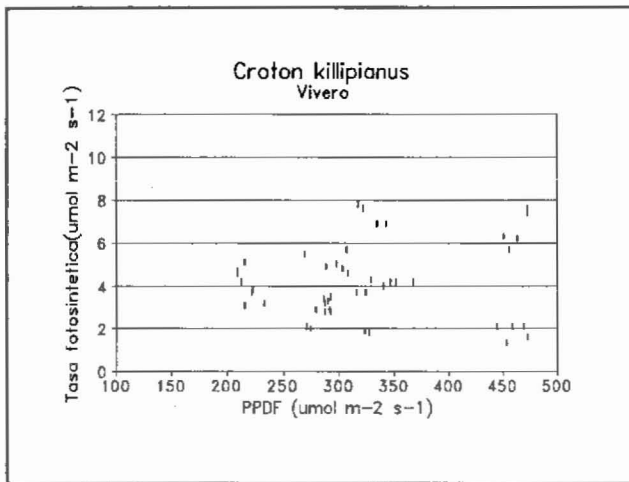
Figura 15. Respuesta fotosintética a la variación lumínica de *Virola koschnyii* en la parcela cinco (15a) y en vivero (15c) y de *Laetia procera* en la parcela cinco (15b) y en vivero (15d)





16a

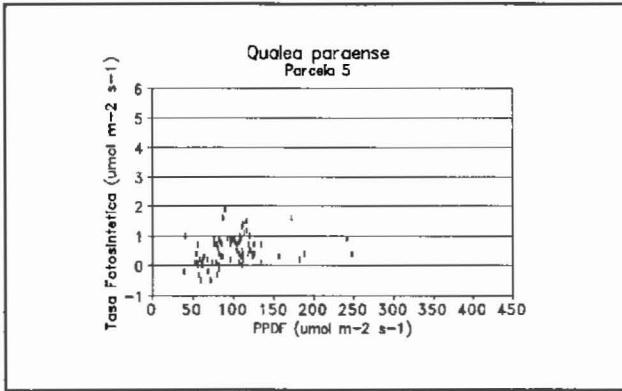
16b



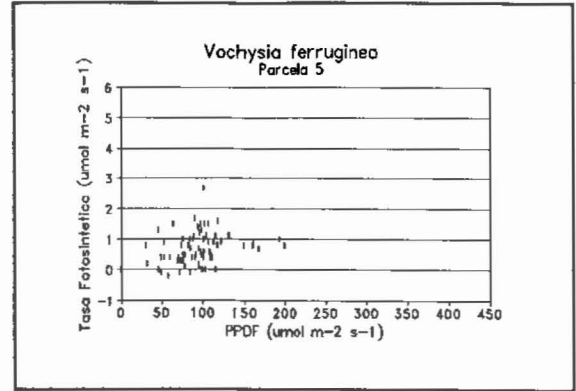
16c

16d

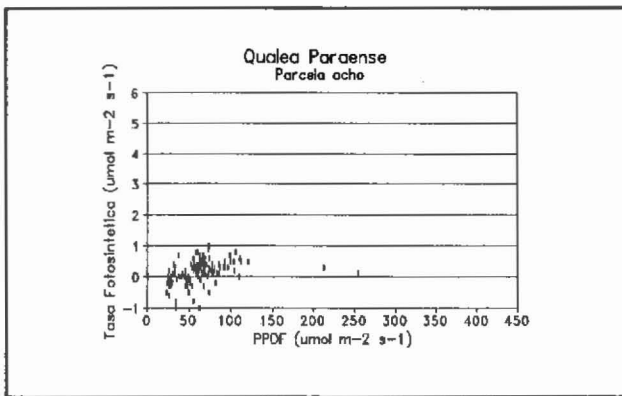
Figura 16. Respuesta fotosintética a la variación lumínica de *Croton killipianus* en la parcela cinco (16a) y en vivero (16c) y de *Minquartia guianensis* en la parcela ocho (16b) y en vivero (16d)



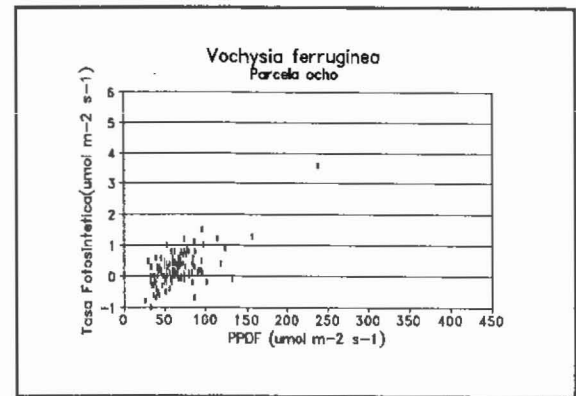
17a



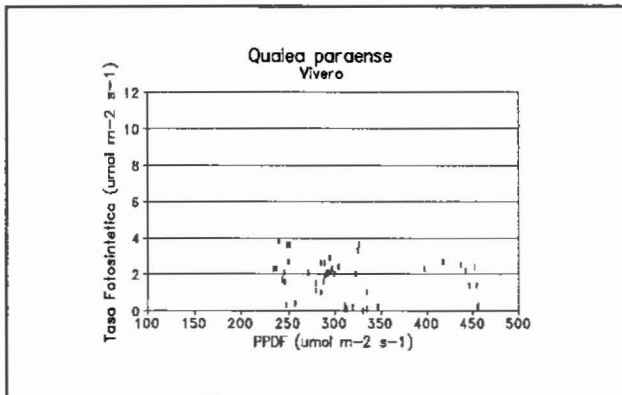
17b



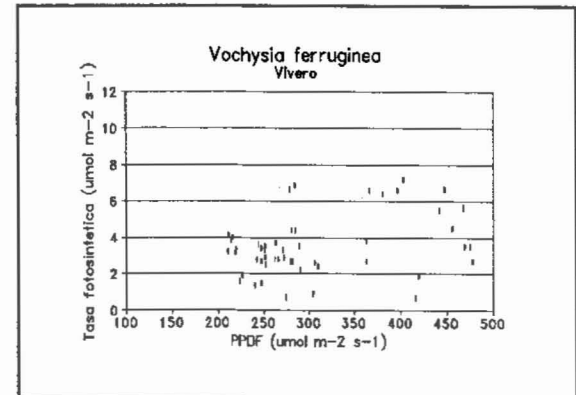
17c



17d

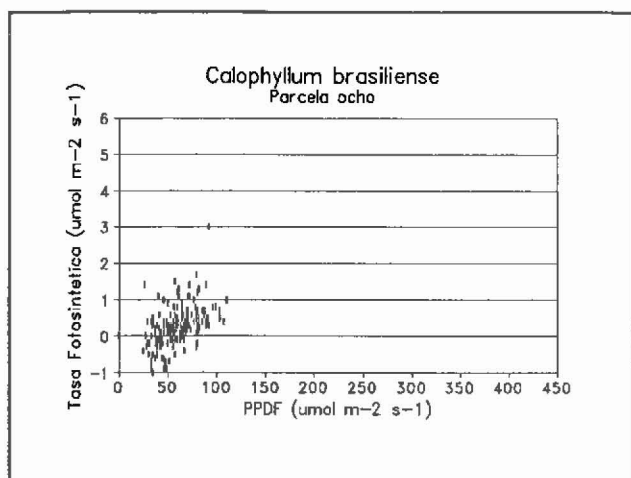


17e

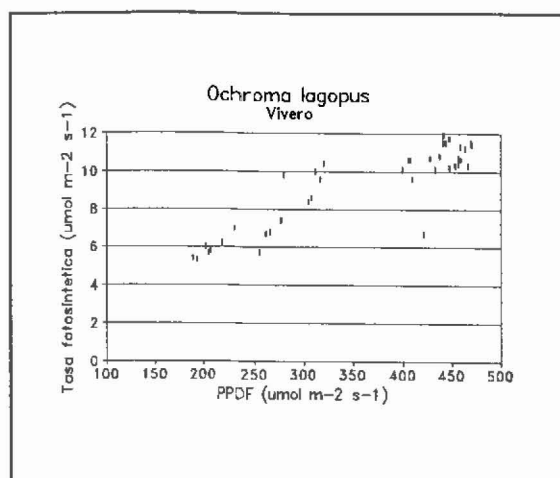


17f

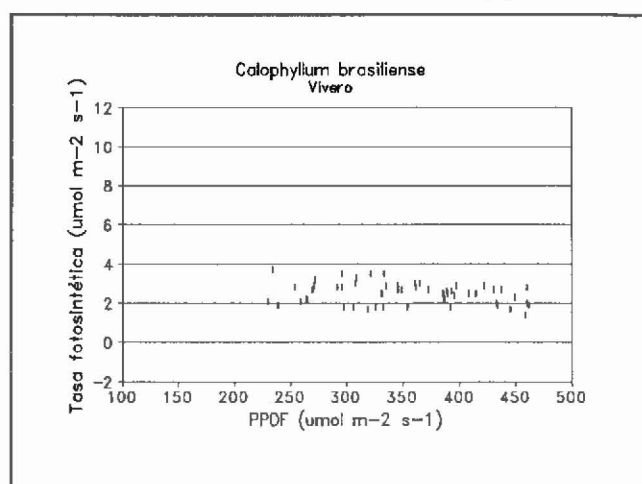
Figura 17. Respuesta fotosintética a la luz de *Qualea paraense* en la parcela cinco (17a), en la parcela ocho (17c) y en vivero (17e) y de *Vochysia ferruginea* en la parcela cinco (17b), en la parcela ocho (17d) y en vivero (17f)



18a



18b



18c

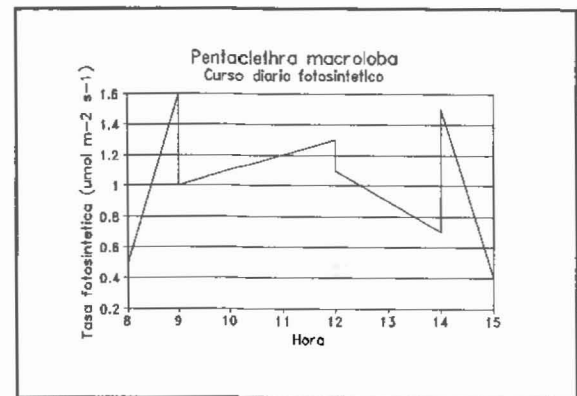
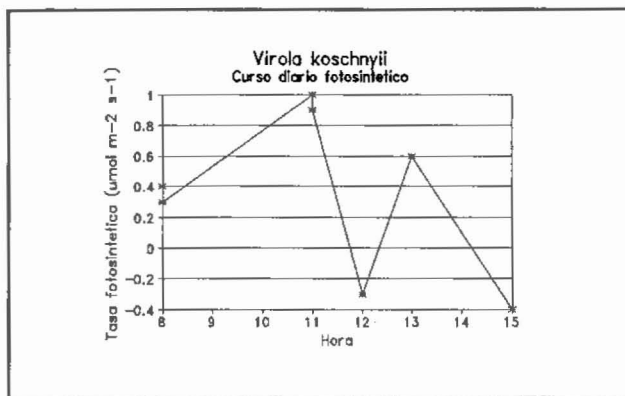
Figura 18. Respuesta fotosintética a la variación lumínica de *Calophyllum brasiliense* en la parcela ocho (18a) y en vivero (18c) y de *Ochroma lagopus* en vivero (18b)

Para casi todas las especies, las gráficas de curso diario de fotosíntesis medido en el bosque, señalan que los picos más altos de tasa fotosintéticas se registraron entre las 8,30 y las 11.00 horas con excepción de *Croton killipianus* (Figura 19e) y *Minquartia guianensis* (Figura 20c). En algunos casos se alcanzó un segundo pico, más pequeño que el anterior en la tarde, generalmente después de las 14 horas, lo que de alguna manera implica que las plantas retoman la actividad fotosintética cuando se superan las horas críticas del mediodía donde se registra una disminución de humedad y aumento de temperatura del aire y foliar con el consecuente aumento de déficit de presión de vapor. La especie que más claramente disminuyó su ritmo fotosintético al mediodía fue *Virola koschnyii*.



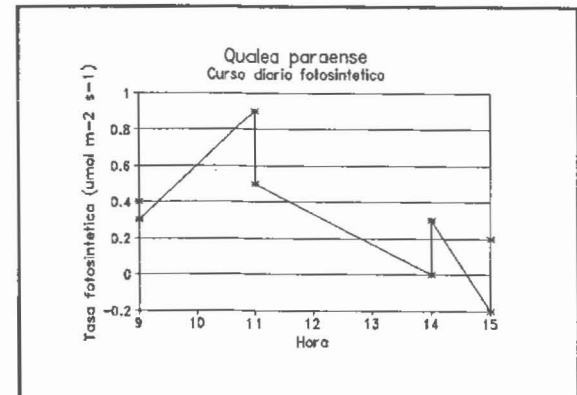
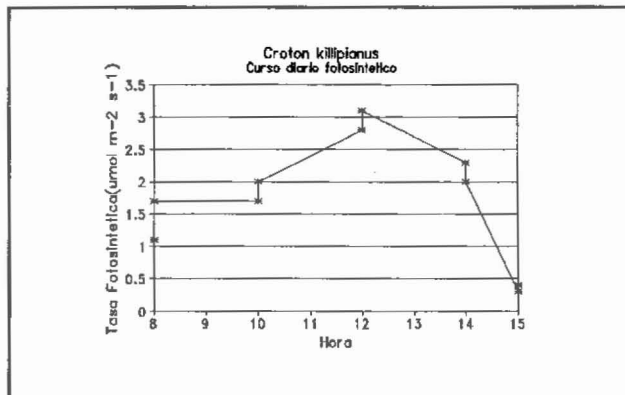
19a

19b



19c

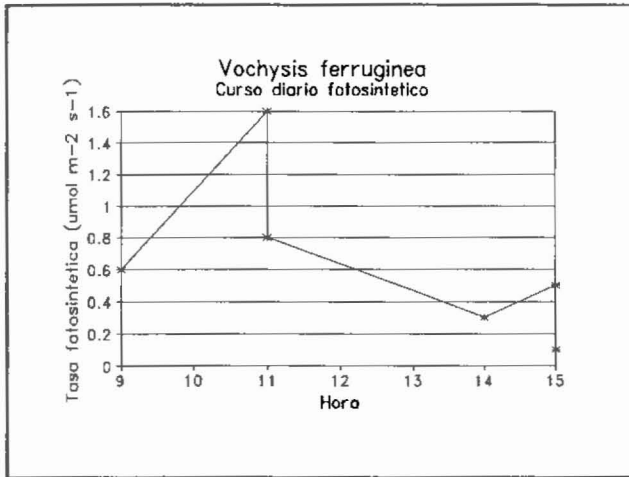
19d



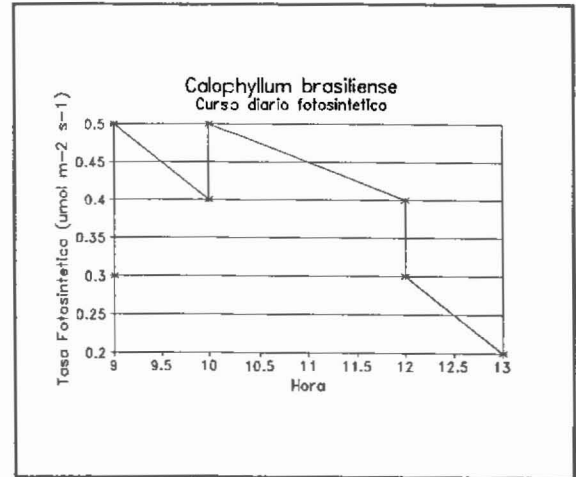
19e

19f

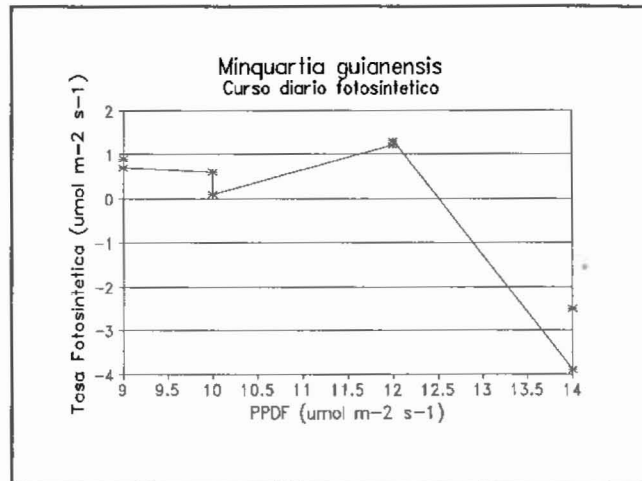
Figura 19. Curso diario de fotosíntesis en el bosque de: *Simarouba amara* (19a), *Laetia procera* (19b), *Virola koschnyii* (19c), *Pentaclethra macroloba* (19d), *Croton killipianus* (19e) y *Qualea paraense* (19f)



20a



20b



20c

Figura 20. Curso diario de fotosíntesis en el bosque de: *Vochysis ferruginea* (20a), *Calophyllum brasiliense* (20b) y *Minuartia guianensis* (20c)

Las conductancias estomáticas mayores fueron en general para las especies que desplegaron tasas fotosintéticas mayores; así, en el bosque, *Croton*, *Simarouba* y *Pentaclethra* (Cuadro 19) presentaron los valores más altos y fue la heliófita efímera (*Croton*), la que presentó la mayor conductancia en el bosque. Los menores valores de conductancia correspondieron a la esciófita *Virola koschnyii* que también desplegó bajas tasas fotosintéticas y alta tasa de respiración a la oscuridad contrariamente a lo que se espera de su condición de esciófita. (Cuadros 18 y 20). En la parcela ocho, especies que no difirieron en tasa fotosintética sí lo hicieron en conductancia estomática y en el caso específico de *Pentaclethra* no difirió de *Simarouba* en conductancia cuando sí manifestó diferencias en rendimiento fotosintético en la misma parcela.

En el vivero, los valores de conductancia estomática fueron de 2 a 4 veces mayores a los obtenidos en el bosque para las mismas especies mientras las tasas fotosintéticas lo fueron en mucha mayor proporción (Cuadro 19). La heliófita efímera *Ochroma lagopus*, fué la que presentó el valor más alto de conductancia; las especies esciófitas (a excepción de *Pentaclethra*) e intermedias tal como ocurrió en el bosque mostraron un comportamiento estomático indiferente a niveles altos de densidad de flujo de fotones; muy acentuado en el caso de *Virola*, *Qualea* y *Calophyllum*. Tal como ocurrió en el bosque, *Virola Koschnyii* fue la especie que presentó los menores valores de conductancia estomática, además de las menores tasas fotosintéticas de acuerdo con su condición de esciófita.

Cuadro 19. Valores medianos de conductancia estomática (C.E.) en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en vivero y en las parcelas cinco y ocho del bosque (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son significativamente diferentes, Prueba de Duncan, Alfa=0,05)

Espece	C.E. Viv. <sup>(1)</sup>	C.E.P5 <sup>(2)</sup>	C.E.P8 <sup>(3)</sup>
<i>Ochroma lagopus</i>	230,4 <sup>a</sup>	-	-
<i>Pentaclethra maculoba</i>	208,9 <sup>b</sup>	100,3 <sup>b</sup>	121,2 <sup>a</sup>
<i>Croton killipianus</i>	162,9 <sup>c</sup>	151,4 <sup>a</sup>	-
<i>Laetia procera</i>	153,1 <sup>cd</sup>	95,6 <sup>b</sup>	-
<i>Vochysia ferruginea</i>	146,4 <sup>de</sup>	65,4 <sup>c</sup>	84,8 <sup>bc</sup>
<i>Minuartia guianensis</i>	137,4 <sup>e</sup>	-	86,7 <sup>bc</sup>
<i>Calophyllum brasiliense</i>	117,8 <sup>f</sup>	-	74,4 <sup>bc</sup>
<i>Qualea paraense</i>	116,0 <sup>g</sup>	52,5 <sup>c</sup>	61,0 <sup>c</sup>
<i>Virola koschnyii</i>	99,9 <sup>g</sup>	49,3 <sup>c</sup>	-
<i>Simarouba amara</i>	-	116,6 <sup>b</sup>	135,9 <sup>a</sup>

(1) Mediana de conductancia estomática en vivero

(2) Mediana de conductancia estomática en la parcela cinco del bosque

(3) Mediana de conductancia estomática en la parcela ocho del bosque

Las Figuras 21, 22, 23, 24 y 25, donde se presenta la respuesta estomática a la variación lumínica muestran para la mayoría de las especies una dispersión considerable, consistente con hallazgos de Riddoch *et al.* (1991) que aunque fueron para otras especies hacían referencia a los grupos ecológicos que se abarcaron en este estudio.



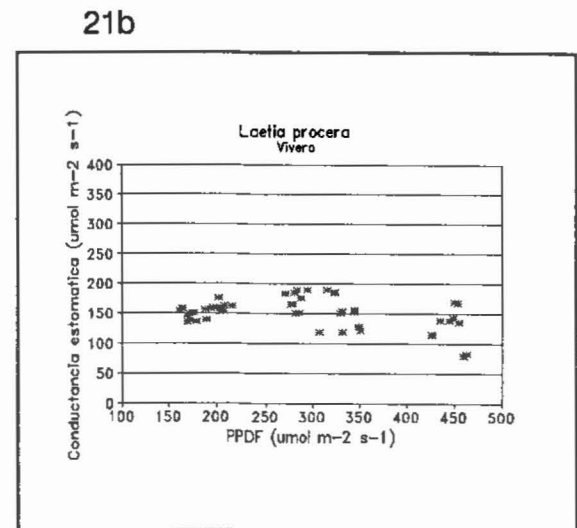
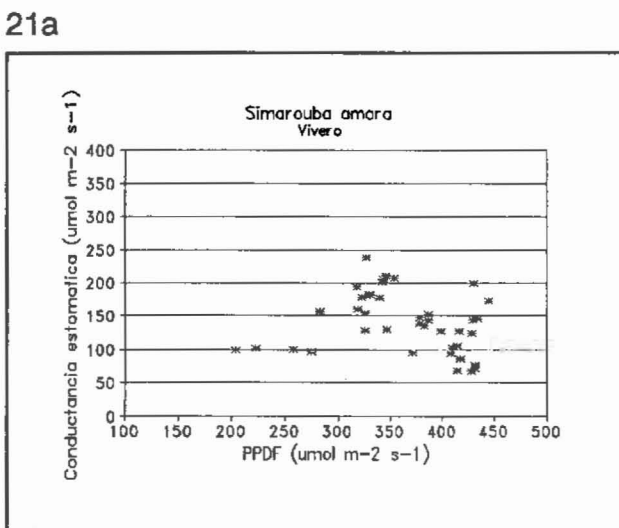
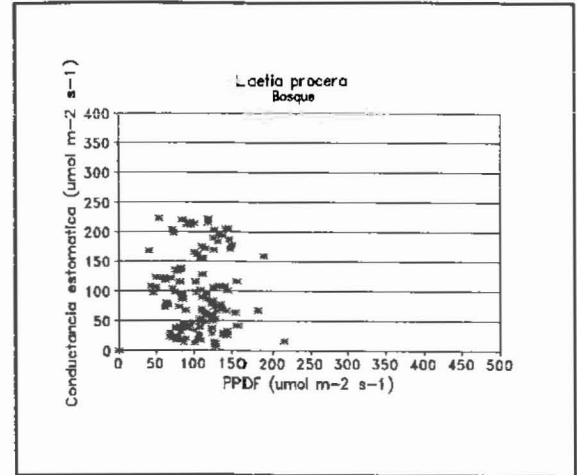
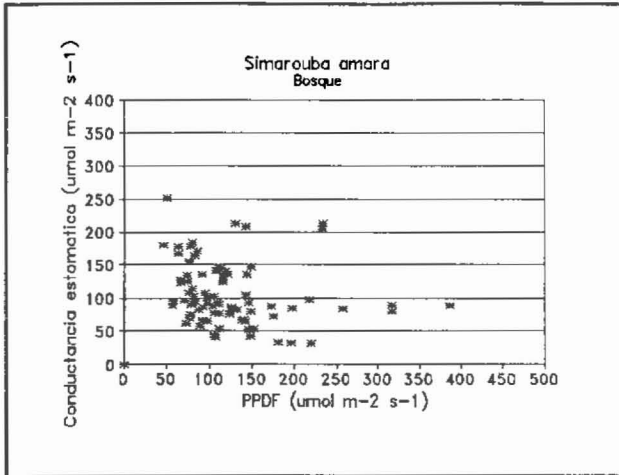
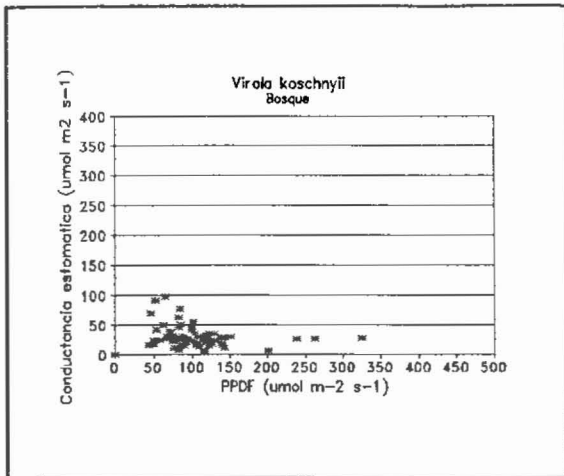
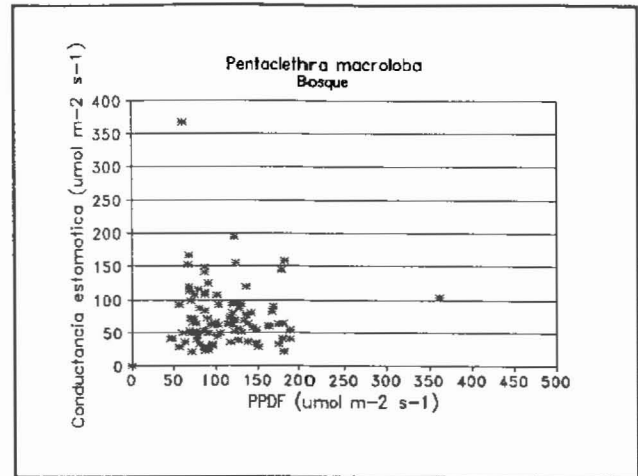


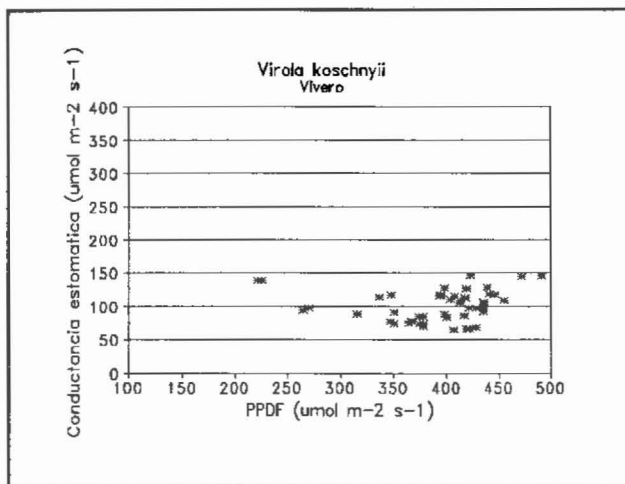
Figura 21. Respuesta de la conductancia estomática de *Simarouba amara* a la variación lumínica en el bosque (21a) y en vivero (21c) y de *Laetia procera* en el bosque (21b) y en vivero (21d)



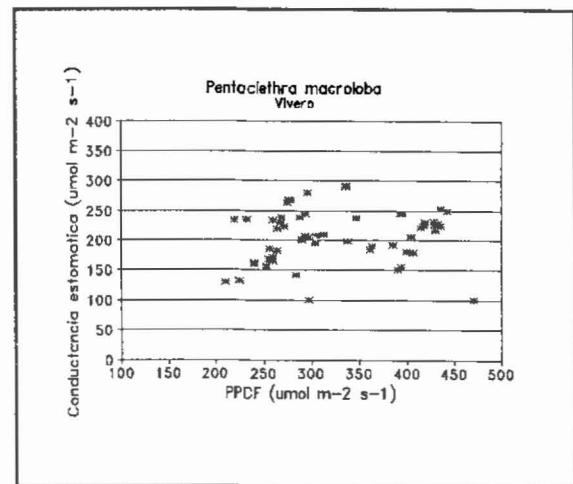
22a



22b

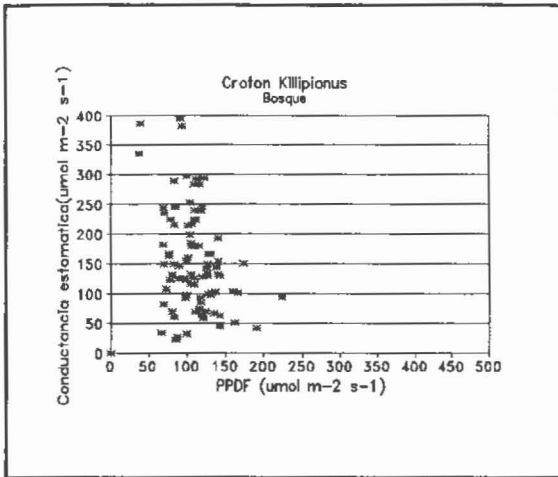


22c

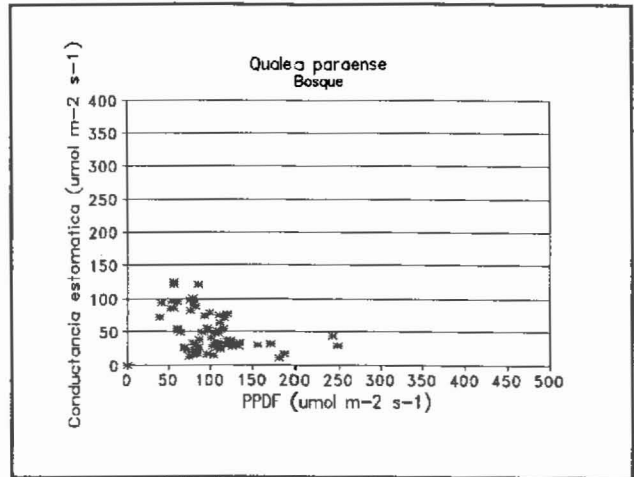


22d

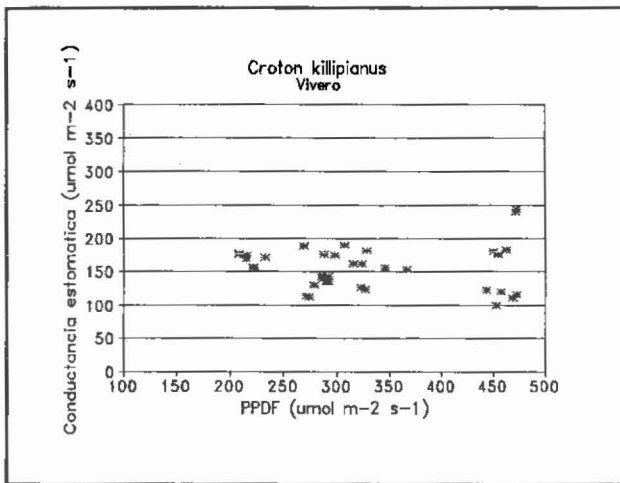
Figura 22. Respuesta de la conductancia estomática de *Virola koschnyii* a la variación lumínica en el bosque (22a) y en vivero (22c) y de *Pentaclethra macroloba* en el bosque (22b) y en vivero (22d)



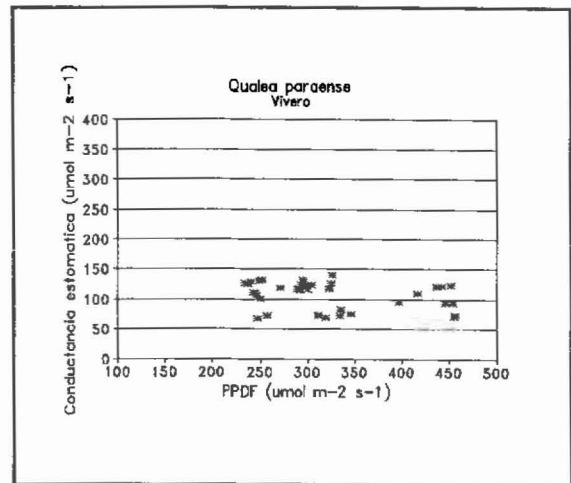
23a



23b

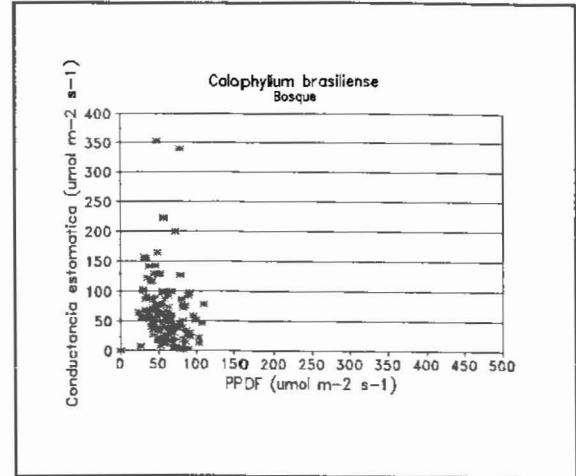
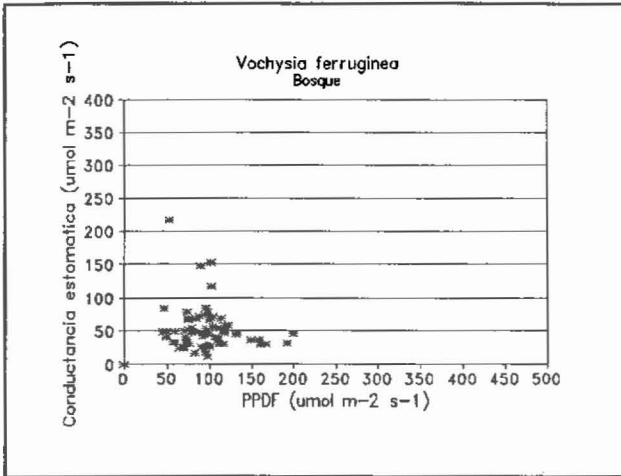


23c



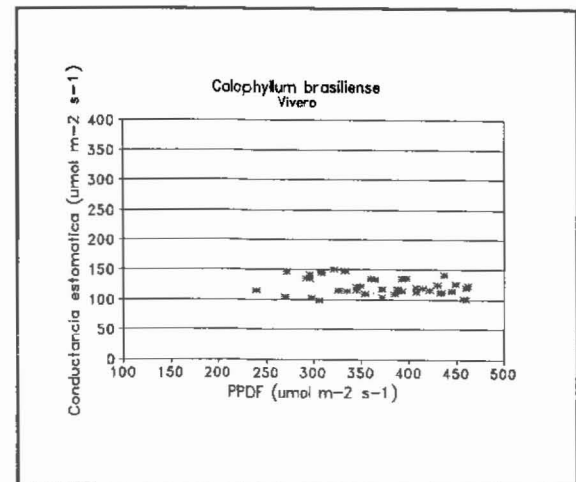
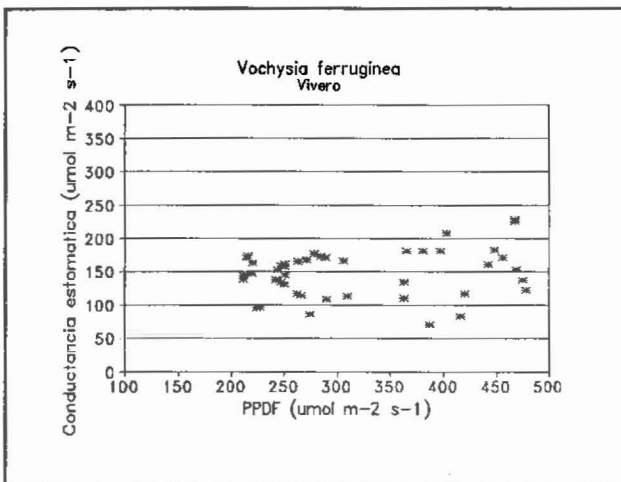
23d

Figura 23. Respuesta de la conductancia estomática de *Croton killipianus* a la variación lumínica de en el bosque (23a) y en vivero (23c) y de *Qualea paraense* en el bosque (23b) y en vivero (23d)



24a

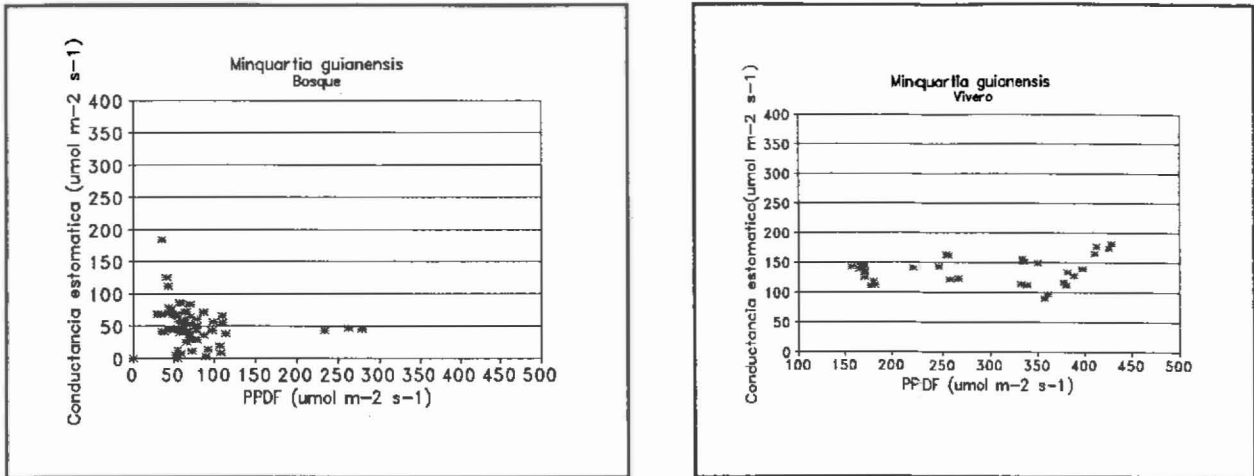
24b



24c

24d

Figura 24. Respuesta de la conductancia estomática de *Vochysia ferruginea* a la variación lumínica de en el bosque (24a) y en vivero (24c) y de *Calophyllum brasiliense* en el bosque (24b) y en vivero (24d)



25a

25b

Figura 25. Respuesta de la conductancia estomática de *Minuartia guianensis* a la variación lumínica de en el bosque (25a) y en vivero (25b)

La relación de la conductancia de los estomas con la luz, resultó más clara para las especies heliófitas (coincidentalmente a los hallazgos de Riddoch *et al.*, 1991; Figuras 21, 23 y 24); aspectos importantes que se deben considerar al analizar la respuesta estomática son que es probable que el rango de variación de densidad de fotones en el bosque, fue pequeño para provocar respuestas estomáticas muy pronunciadas y que dentro de este rango de apertura, la conductancia estomática no afecta mucho la fotosíntesis; un segundo aspecto a considerar es que existen otros factores que influyen la conductancia además de la luz, tal como el déficit de presión de vapor o la concentración de CO<sub>2</sub> (Roy y Salager, 1992). Sí resultó evidente, la menor capacidad de respuesta de los estomas a la luz que manifestaron las especies esciófitas y aún las intermedias, coincidente con las características de estos grupos ecológicos que pueden desplegar conductancias muy bajas a altas intensidades de flujo de fotones (Riddoch *et al.*, 1991; Figuras 22, 23, 24 y 25). Tales fueron los casos de *Minuartia guianensis*, *Qualea paraense*, *Calophyllum brasiliense* y *Virola koschnyii* que fueron las especies que desplegaron los valores más bajos de conductancia estomática en las dos parcelas del bosque y en el vivero (Cuadro 19).

Los valores de medianas de tasa de respiración a la oscuridad medidos solamente en el bosque, durante el primer período, no fueron significativamente diferentes entre

especies (Kruskall-Wallis,  $P < 0,05$ ); los valores fueron más bajos a los hallados en otros estudios; así, Oberbauer *et al.* (1993) señalan para *Simarouba amara* una tasa promedio de respiración a la oscuridad de  $0,72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  mientras en este trabajo la tasa mediana para la misma especie fue de  $-0,20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Cuadro 20). Las densidades de flujo de fotones durante las mediciones, estuvieron entre  $19-24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , valores a los que Oberbauer *et al.*, aún obtuvieron valores de intercambio gaseoso positivos.

De las especies esciófitas, solamente *Minquartia*, fue la que presentó el valor más bajo de mediana de respiración; el máximo valor alcanzado por esta especie aún a tan bajas densidades de fotones es coherente con su condición de esciófita.

Si bien heliófitas no presentaron los valores más altos de respiración a la oscuridad, fueron las que presentaron los valores mínimos más altos (más negativos); ese comportamiento del rendimiento fotosintético a tan bajas densidades de fotones, también resulta coherente en el caso de las heliófitas, que presentan balances negativos de carbono a bajas densidades de flujo de fotones.

Cuadro 20. Valores medianos, máximos y mínimos de respiración a la oscuridad en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para plantas evaluadas en el bosque

Especie	Mediana	Max	Min
<i>Croton killipianus</i>	-0,2 <sup>a</sup>	0	-2,7
<i>Laetia procera</i>	-0,1 <sup>a</sup>	0,4	-1,3
<i>Virola koschnyii</i>	-0,4 <sup>a</sup>	0,6	-0,9
<i>Simarouba amara</i>	-0,2 <sup>a</sup>	0,7	-1,7
<i>Vochysia ferruginea</i>	-0,2 <sup>a</sup>	0,4	-2,9
<i>Pentaclethra maculoba</i>	-0,2 <sup>a</sup>	0,4	-0,7
<i>Calophyllum brasiliense</i>	-0,1 <sup>a</sup>	0,8	-1,0
<i>Qualea paraense</i>	-0,1 <sup>a</sup>	0,4	-0,9
<i>Minquartia guianensis</i>	-0,1 <sup>a</sup>	1,0	-0,9

Especies cuyas medianas tienen la misma letra no son significativamente diferentes.

#### 4.2.2.1 Comportamiento fotosintético en el bosque y en el vivero: comparación general

Es evidente que las características fotosintéticas que presentan las plantas se encuentran muy asociadas a las condiciones de iluminación del ambiente de desarrollo y que las plantas son capaces de un cierto grado de adaptación (plasticidad fenotípica) a las condiciones prevalecientes.

Una prueba de ello es que las plantas (extraídas del bosque) en el vivero aumentaron considerablemente sus rendimientos fotosintéticos y conductancia estomática, al disponer de densidades de flujo de fotones fotosintéticos mayores (Cuadro 21). Consecuentemente, esas plantas, ya habituadas a las mayores disponibilidades de luz, aumentaron el punto de saturación del aparato fotosintético y aunque no fue medido, es fácil predecir un aumento de las tasas de respiración oscura y consecuentemente del punto de compensación lumínico.

Cuadro 21. Medianas de tasa fotosintética para cada especie en las dos parcelas del bosque durante el primer período y en el vivero

Especie	T.F. Viv. <sup>(1)</sup>	T.F.P5 <sup>(2)</sup>	T.F.P8 <sup>(3)</sup>
<i>Ochroma lagopus</i>	10,1	-	-
<i>Pentaclethra macroloba</i>	6,1	1,0	0,3
<i>Croton killipianus</i>	4,2	1,3	-
<i>Laetia procera</i>	3,4	0,9	-
<i>Vochysia ferruginea</i>	3,3	0,8	0,4
<i>Calophyllum brasiliense</i>	2,6	-	0,2
<i>Minquartia guianensis</i>	2,1	-	0,3
<i>Qualea paraense</i>	2,0	0,6	0,3
<i>Virola koschnyii</i>	1,8	0,2	-

(1) Mediana de tasa fotosintética en vivero

(2) Mediana de tasa fotosintética en la parcela cinco del bosque

(3) Mediana de tasa fotosintética en la parcela ocho del bosque

Un punto de coincidencia fue que tanto en las mediciones del bosque como en las del vivero, las especies mantuvieron, en general, un comportamiento fotosintético acorde a las predicciones conocidas para los grupos a los que pertenece cada una de ellas, con las excepciones varias veces señaladas; al respecto, la especie que se alejó del comportamiento esperado de acuerdo al grupo al que pertenece, fue *Pentaclethra macroloba* que tuvo rendimientos fotosintéticos y valores de conductancia estomática muy similares al de las heliófitas, no solo en vivero sino también en el bosque cuando estuvo mejor iluminada (parcela cinco).

#### 4.2.2.2 Correlación Fotosíntesis-luz

Se intentó el ajuste de modelos lineales y cuadráticos a las curvas de respuesta fotosintética obtenidas para cada especie. En la mayoría de los casos, los coeficientes de regresión fueron bajos. En el Cuadro 22 se señalan las especies y los modelos que tuvieron un coeficiente de regresión mayor al 20% y que resultaron significativos ( $P < 0,05$ ). Para aquellas especies donde los modelos cuadráticos o lineales resultaron con coeficientes menores al 20% la decisión fue no ajustarlas.



Cuadro 22. Parámetros y coeficiente de regresión obtenidos en el ajuste de modelos a las curvas de respuesta fotosintética a la luz

Especie	R <sup>2</sup> del modelo	Intercepto	Luz	Luz*Luz
<i>Croton killipianus</i>	0,2676	-0,2196	0,0114	-
<i>Laetia procera</i>	0,3140	-1,3802	0,0307	-0,0007
<i>Pentaclethra macroloba</i>	0,3448	-0,8541	0,0213	-0,0003

### 4.3 Peso específico foliar

Los valores medianos de los pesos específicos foliares (Peso seco/area foliar) para cada especie y parcela se presentan en el Cuadro 23.

Cuadro 23. Valores medianos de peso específico foliar (grs cm<sup>-2</sup>) de cada especie en las parcelas cinco y ocho (especies cuyas medianas tienen la misma letra no son significativamente diferentes; Prueba de Duncan, Alfa=0,05)

Especie	Parc 5		Parc 8	
	Mpef <sup>1</sup>	N	Mpef	N
<i>Simarouba amara</i>	0,0072 <sup>a</sup>	15	0,0030 <sup>bc</sup>	15
<i>Laetia procera</i>	0,0042 <sup>bc</sup>	15	0,0055 <sup>bc</sup>	10
<i>Virola koschnyii</i>	0,0054 <sup>b</sup>	7	0,0043 <sup>a</sup>	7
<i>Pentaclethra macroloba</i>	0,0075 <sup>a</sup>	15	0,0109 <sup>c</sup>	15
<i>Croton killipianus</i>	0,0034 <sup>c</sup>	15	-	-
<i>Qualea paraense</i>	0,0069 <sup>a</sup>	14	0,0066 <sup>b</sup>	15
<i>Vochysia ferruginea</i>	0,0045 <sup>bc</sup>	10	0,0043 <sup>bc</sup>	15
<i>Calophyllum brasiliense</i>	0,0067 <sup>a</sup>	10	0,0052 <sup>bc</sup>	11
<i>Minquartia guianensis</i>	0,0052 <sup>b</sup>	12	0,0042 <sup>bc</sup>	7
<i>Apeiba membranacea</i>	0,0030 <sup>c</sup>	10	0,0033 <sup>c</sup>	10

<sup>1</sup> Mediana de peso específico foliar

La mayoría de las especies presentaron un peso específico mayor en la parcela cinco que en la ocho, aunque las diferencias estadísticamente significativas (Mann-Whitney, P < 0,05) se presentaron solamente para *Simarouba*, *Calophyllum* y *Pentaclethra*, tres especies

que no difirieron en sus condiciones de iluminación en las dos parcelas (Acápite 1.2.1) y que presentaron los mayores valores de peso específico foliar en esa parcela; las dos primeras especies aumentaron el peso específico foliar en la parcela cinco, pero no fue así en el caso de *Pentaclethra*.

También *Laetia procera* presentó mayor peso específico foliar en la parcela ocho a pesar de que también para esta especie no hubieron diferencias significativas en iluminación entre las dos parcelas.

Las diferencias entre especies en peso específico foliar para cada parcela se muestran en el Cuadro 23; tanto en la parcela cinco como en la ocho éstas resultaron altamente significativas (Kruskal-Wallis,  $P \leq 0,01$ ).

Las comparaciones estadísticas de pares de especies (Duncan,  $\alpha=0,05$ ) reunió a *Simarouba*, *Pentaclethra*, *Calophyllum* y *Qualea* en el grupo de las especies que presentaron los pesos específico foliares mayores. Siguieron *Minuartia* y *Virola*, luego *Laetia* y *Vochysia* y finalmente *Croton* y *Apeiba*.

#### 4.3.1 Correlaciones entre peso específico foliar y factores de sitio

Las correlaciones entre peso específico foliar y los factores de sitio total y directo resultaron ser no significativas en todos los casos, excepto para *Calophyllum brasiliense* donde los coeficientes de correlación de Spearman fueron 0,90 y 0,87 respectivamente ( $P < 0,05$ ). El peso específico foliar y el factor de sitio indirecto no estuvieron correlacionados para ninguna especie.

#### 4.3.2 Correlaciones area foliar-factores de sitio

El área foliar y el factor de sitio indirecto estuvieron positivamente correlacionados en el caso de *Simarouba amara*, *Virola koschnyii* y *Calophyllum brasiliense* con coeficientes de correlación de Spearman entre 0,78 y 0,97; únicamente en el caso de *Laetia procera* hubo una correlación negativa, aunque no significativa, entre el área foliar y el factor de sitio indirecto.

El comportamiento esperado sería que el área foliar de una hoja individual, disminuyera al aumentar el valor de los factores de sitio, lo que implicaría la existencia de una correlación negativa entre los dos factores, pero en este caso casi nunca las correlaciones obtenidas fueron negativas; resultados similares con tres especies, obtuvieron Oberbauer *et al.* (1993) quienes hallaron las correlaciones más importantes entre el factor de sitio indirecto y el área foliar y en todos los casos fueron positivas.

El área foliar estuvo significativamente correlacionado con el factor de sitio directo únicamente para las especies *Virola koschnyii* y *Calophyllum brasiliense*, con valores del coeficiente de correlación de Spearman de 0,97 y 0,90 respectivamente.

Las correlaciones entre el área foliar y el factor de sitio total resultaron significativas para *Simarouba amara*, *Virola koschnyii* y *Calophyllum brasiliense* con coeficientes de 0,68, 0,97 y 0,90 respectivamente.

#### 4.3.3 Correlaciones Peso específico foliar-tasa fotosintética

Para todas las especies las correlaciones entre el peso específico foliar y la tasa fotosintética correspondiente no fueron estadísticamente significativas, aunque muchas veces los coeficientes de correlación de Spearman estuvieron en valores entre 0,42 y 0,77 para *Simarouba* y *Laetia* respectivamente.

#### 4.4 Análisis discriminante canónico

Los resultados del análisis discriminante canónico aplicado para construir indicadores que discriminaran los grupos de especies, señalaron que las variables canónicas Can1 y Can2, derivadas por combinación lineal de las originales, fueron las que mejor resumieron las diferencias entre los grupos.

La primera variable canónica, explicó el 80% de la variación entre los grupos y la segunda tan solo un 17%. La Figura 26 muestra la proyección de los diferentes grupos sobre los dos primeros ejes del análisis discriminante canónico. En general se evidencia una tendencia de agrupación de las heliófitas (efímeras y durables) por un lado y las esciófitas con algunas intermedias por el otro. De alguna manera, esto confirma lo obtenido en las evaluaciones fotosintéticas donde, en general, las tendencias fueron claras y acordes a las predicciones sobre las especies, pero también hubo otras que se alejaron en mayor o menor grado, del patrón correspondiente tal como sucedió con *Pentaclethra* (esciófita) y *Vochysia* (heliófita durable).

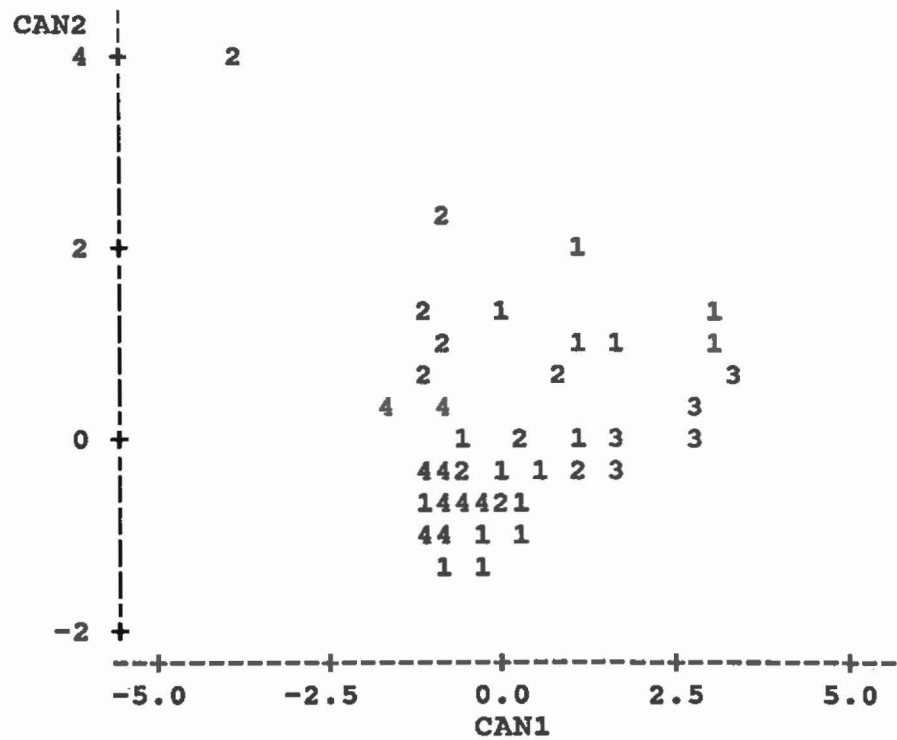


Figura 26. Proyección de los grupos de especies sobre los dos primeros ejes del análisis discriminante canónico (1: heliófitas durables, 2: esciófitas, 3: heliófitas efímeras, 4: intermedias)

Los coeficientes de las variables canónicas 1 y 2, correspondientes a las variables originales estandarizadas, se muestran en el Cuadro 24; se nota que en la estructura de la variable canónica can1 domina la variable área foliar y que la variable tasa fotosintética foliar tiene también un coeficiente positivo y alto; las dos forman un efecto bipolar con las variables peso específico foliar y cociente (ambas de signo negativo). Los valores altos de Can 1 estarán así, asociados con las heliófitas efímeras y durables y los valores más bajos con las especies esciófitas y algunas intermedias.

En la variable can2 las variables originales que tuvieron mayor peso fueron el peso específico foliar y el cociente diámetro/altura.

Cuadro 24. Coeficientes del análisis discriminante canónico

	Can 1	Can2
Tasa fotosintética	0,484	0,314
Peso específico foliar	-0,535	0,805
Area foliar	0,926	0,250
Cociente diámetro-altura	-0,028	0,580

## 5. CONCLUSIONES

- 1) La distribución de la luz en el bosque fue sesgada, existieron más puntos recibiendo bajas densidades de flujo de fotones que sitios bien iluminados; la distribución de las especies demostró que a pesar de las supuestas diferencias en requerimiento lumínico, ellas son capaces de un cierto grado de adaptación a las bajas condiciones de iluminación reinante en su ambiente de desarrollo.
- 2) El tratamiento de liberación ejerció una notable influencia sobre las condiciones de iluminación de las parcelas; la que había sido liberada presentó mayores densidades de flujo de fotones que la parcela testigo, coherentemente con la impresión visual de presentar el dosel más abierto.
- 3) Las especies, en el bosque y en vivero difirieron en tasa fotosintética y conductancia estomática y en líneas generales se ajustaron a las predicciones conocidas para los grupos a los que pertenecen. Las condiciones de iluminación reinantes en el ambiente de desarrollo, estuvieron íntimamente asociadas al comportamiento fotosintético de cada una de ellas.
- 4) Las predicciones acerca del comportamiento fotosintético de las especies deben ser consideradas como tales y aunque constituyen lineamientos generales útiles, se debe tener presente que algunas especies se alejan del patrón esperado para el grupo al que pertenecen. Una revelación en ese sentido fue *Pentaclethra macroloba* que demostró ser una especie capaz de aumentar su rendimiento fotosintético a mayores intensidades de luz a un ritmo muy semejante al de algunas heliófitas durables.
- 5) La variación estacional de las variables microclimáticas, y en especial de la densidad de flujo de fotones fotosintético, fue muy importante y tuvo notable influencia sobre el rendimiento fotosintético de las plantas en el bosque.

## 6. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ANDERSON, M.C. 1964. Studies of the woodland light climate : 1. The photographic computation of light conditions. *Journal of Ecology* (G.B.) 52 (1): 27-41.
- ARAUJO, J., DE SOUSA LIMA. 1994. Factores que afectan la regeneración de dos especies del género *Virola* (Myristicaceae) en dos bosques naturales de la vertiente atlántica de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, C.R., CATIE. s.p.
- BOARDMAN, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology* (EE.UU.) no. 28 : 355-377.
- CABRELLI, D.A. 1992. Efectos de la radiación solar bajo dosel sobre el crecimiento de la regeneración de especies heliófitas durables en el bosque húmedo tropical y su respuesta a la intervención silvicultural. Tesis Mag. Sc. Turrialba, C.R., CATIE. s.p.
- CAMACHO C., A.M. 1992. Acclimatation morphologique a la lumiere chez les feuilles de six especes de la fort de haute montagne du Costa Rica. Tesis Mag. Sc. sl., Can., Universite Laval. 66 p.
- CANHAM, C.D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* (EE.UU) 69 (3) : 786-795.
- CHAZDON, R. s.f. Aspectos importantes para el estudio de los regímenes de luz en bosques tropicales. *Revista de Biología Tropical* (C.R.) : 191-196.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* (EE.UU.) 62 (3) : 315-344.
- CONOVER, W.J. 1980. *Practical nonparametric statistics*. 2. ed. s.l., EE.UU., John Wiley and Sons. 493 p.
- CONOVER, W.J.; IMAN, R.L. 1981. Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *The American Statistician* (EE.UU.) 35(3) : 124-129.
- DOLMAN, A.J.; GASH, J.H.C.; ROBERTS, J.; SHUTTLEWORT, W.J. 1991. Stomatal and surface conductance of tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology* (Holanda) no. 54 : 303-318.
- EVANS, G.C. 1956. An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands, with particular reference to sunflecks. *Journal of Ecology* (G.B.) 44(2): 391-428.



- FEDCHERT, N.; OBERBAUER, S.F.; ROJAS, G.; STRAIN, B.R. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical (C.R.)* 35 (1): 97-110.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, S.F.; CHAZDON, R.L. 1994. Physiological ecology of plants. *In* *La Selva : ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Ed. by L.A. McDade; K.S. Bawa; H.A. Hespeneid; G.S. Hartshorn. Chicago, EE.UU., University of Chicago Press. p. 128-141.
- FIELD, C.B. s.f. Algunos aspectos importantes para el estudio de la fotosíntesis en los bosques tropicales. *Revista de Biología Tropical (C.R.)* : 197-200.
- FINEGAN, B. 1993. 1993. Tema 1 : bases ecológicas para la producción sostenible. Turrialba, C.R., CATIE. s.p.
- FINEGAN, B. 1993. Tema 1. Curso bases ecológicas para la silvicultura. Turrialba, C.R., CATIE. s.p.
- FISHER, J.B. 1986. Sun and shade effects on the leaf of *Guarea* (Meliaceae): plasticity of a branch analogue. *Botanical Gazette (EE.UU.)* 147 (1) : 84-89.
- GRACE, J.; OKALI, D.U.U.; FASEHUN, F.E. 1982. Stomatal conductance of two tropical trees during the wet season in Nigeria. *Journal of Applied Ecology (G.B.)* no.19 : 69-670.
- GRIME, J.P.; JEFFREY, D.W. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology (G.B.)* 53 (3) : 621-642.
- HOLDRIDGE, L.R. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. Trad. por H. Jiménez S. San José, C.R., IICA. 216 p.
- JONES, M.B. 1985. Plant microclimate. *In* *Techniques in bioproductivity and photosynthesis*. Ed. by J. Commbs; D.O. Hall; S.P. Long; J.M.O. Murlock. s.l., UNEP. p.26-40.
- LONG, S.P.; HALLGREN, J-E. 1985. Measurement of CO<sub>2</sub> assimilation by plants in the field and the laboratory. *In* *Techniques in bioproductivity and photosynthesis*. Ed. by J. Commbs; D.O. Hall; S.P. Long; J.M.O. Murlock. s.l., UNEP. p. 62-94.
- MEDINA, E. 1984. Nutrient balance and physiological process at the leaf level. *In* *Physiological ecology of plants in the wet tropics (1983, Oaxatepec, Méx.)*. Proceedings. Ed. by E. Medina; H.A. Mooney; C. Vazquez-Yanes. The Hague, Holanda, Dr. W. Junk Publishers. p. 139-154.

- MITCHELL, P.L.; WHITMORE, T.C. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology. Oxford Forestry Institute. O.F.I. Occasional Papers no. 44. 39 p.
- MOONEY, H.A.; FIELD, C.; VAZQUEZ-YAÑES, C. 1984. Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. *In* Physiological ecology of plants in the wet tropics (1983, Oaxactepec, Méx.). Proceedings of an international symposium. Ed. by E. Medina; H.A. Mooney; C.J. Vazquez-Yañes. The Hague, Holanda, Dr. W. Junk Publishers. p. 113-128.
- NOVEL, P.S.; LONG, S.P. 1985. Canopy structure in light interception. *In* Techniques in bioproductivity and photosynthesis. Ed. by J. Combs; D.O. Hall; S.P. Long; J.M.O. Murlock. s.l., UNEP. p.41-61.
- OBERBAUER, S.F.; STRAIN, B.R. 1986. Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology of *Pentaclethra maculosa* (mimosaceae). American Journal of Botany (EE.UU.) 73 (3) : 409-416.
- OBERBAUER, S.F.; CLARK, D.B.; CLARK, D.A.; RICH, P.M.; VEGA, G. 1993. Light environmental, gas exchange, and annual growth of saplings of three species of rain forest trees in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology (G.B.) no. 9 : 511-523.
- POPMA, J.; BONGERS, F. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. Oecologia (Alemania) 75 (4): 625-632.
- POPMA, J.; BONGERS, F.; WERGER, M.J.A. 1992. Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. Oikos (Dinamarca) 63 (2) : 207-214.
- QUIROS, D.; FINEGAN, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica: definición de un plan operacional y resultados de su aplicación. CATIE. Serie Técnica. Informe Técnico no. 225. Colección Silvicultura y Manejo de Bosques Naturales no.9. 25 p.
- RAIN FOREST regeneration and management. 1991. Ed. by A. Gómez-Pompa; T.C. Whitmore; M. Hadley. UNESCO. Man and Biosphere Series no. 6. 457 p.
- RAMOS, J.; GRACE, J. 1990. The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical trees from Mexico. Functional Ecology no.4 : 667-677.
- REICH, P.B.; HINCKLEY, T.M. 1989. Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species. Functional Ecology 3 : 719-726.

- RICH, P.M.; CLARK, D.B.; CLARK, D.A.; OBERBAUER, S.F. 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* (Holanda) no. 65 : 107-127.
- RICH, P.M. 1989. A manual for analysis of hemispherical canopy photography. Stanford, Ca., EE.UU., Stanford University. 79 p.
- RIDDOCH, I.; GRACE, J.; FASEHUN, F.E.; RIDDOCH, B.; LADIPO, D.O. 1991. Photosynthesis and successional status of seedlings in a tropical semi-deciduous rain forest in Nigeria. *Journal of Ecology* (G.B.) 79:
- RIDDOCH, I.; LEHTO, T.; GRACE, J. 1991. Photosynthesis of tropical tree seedlings in relation to light and nutrient supply. *New Phytologist* (G.B.) 119 (1) : 137-147.
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* (EE.UU.) 37(4) : 317-350.
- ROY, J.; SALAGER, J-L. 1992. Midday depression of net CO<sub>2</sub> exchange of leaves of an emergent rain forest tree in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* (G.B.) no. 8: 499-504.
- SAS INSTITUTE (EE.UU.). 1982. SAS user's guide : statistics. Cary, N.C., EE.UU. 584 p.
- SALCEDO C., J. 1986. Estudio ecológico y estructura del bosque "Los Espaveles", Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, C.R., CATIE. s.p.
- SMITH, A.P.; HOGAN, K.P.; IDOL, J.R. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica* (EE.UU) 24 (4): 503-511.
- SMITH, A.P. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. *Revista de Biología Tropical* (C.R.) 35 (Supl. 1) : 111-118.
- STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H. 1988. Bioestadística : principios y procedimientos. 2. ed. Trad. por R. Martínez B. Bogotá, Col., McGraw-Hill. 622 p.
- SWAINE, M.D.; WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* (Holanda) 75 : 81-86.
- WHITMORE, T.C.; WONG, Y.K. 1959. Patterns of sunfleck and shade in tropical rain forest. *Malaysian Forester* (Malasia) 22 (1) : 50-62.

WHITMORE, T.C.; BROWN, N.D.; SWAINE, M.D.; KENNEDY, D.; GOODWIN-BAILEY, C.I.; GONG, W.K. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology : measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology (G.B.)* 9: 131-151.

WOODWARD, F.I. 1990. From ecosystems to genes : the importance of shade tolerance. *Tree* 5(4) : 111-115.

**ANEXOS**

## ANEXO 1

Especificaciones de sensores incorporados al micrologger en evaluación de microclima

---

Sensor	Observaciones
Termocupla	Type K chromel-alumel (TC Lld, Uxbridge, RU )
Densidad de fotones	Skye quantum sensors, (Campbell Scientific, Loughborough, RU)
Temperatura del suelo	Thermistor type 107 (Campbell Scientific)
Humedad	MP 100 Rotronic probe (Campbell Scientific)

---

## ANEXO 2

### Valores de índice de iluminación de copas <sup>(1)</sup>

Valores	Situación de iluminación copa
5	Copa totalmente expuesta a luz vertical y lateral dentro de 90° del cono invertido de la copa.
4	Luz vertical total y lateral parcial.
3	Luz vertical parcial(entre al 10-90%).
2.5	Luz lateral alta.
2	Luz lateral media.
1.5	Luz lateral baja.
1	Sin luz directa.

(1) Clark y Clark (1992).

### ANEXO 3

Máximos y mínimos de la humedad relativa del aire (%) en camino y sotobosque en las parcelas cinco y ocho, durante ambos períodos

Período	Parc cinco				Parc ocho			
	Max s1	Min s1	Max s2	Min s2	Max s1	Min s1	Max s2	Mins2
Primero	98,1	37,8	97,8	52,9	96,1	53,2	98,0	55,3
Segundo	99,1	80,8	98,3	80,3	97,8	67,4	97,3	66,1

S1 : Camino; S2: Sotobosque



#### ANEXO 4

Máximos y mínimos de la temperatura del aire (Grados C) en el camino y sotobosque en las parcelas cinco y ocho, durante ambos períodos

Período	Parc cinco				Parc ocho			
	Max s1	Min s1	Max s2	Min s2	Max s1	Min s1	Max s2	Mins2
Primero	36,9	21,8	30,3	21,4	32,1	22,1	31,4	22,4
Segundo	27,1	22,7	27,5	23,0	29,1	21,8	29,5	22,3

S1 : Camino; S2: Sotobosque

## ANEXO 5

Máximos y mínimos de temperatura foliar (Grados C) en el camino y sotobosque en las parcelas cinco y ocho, durante ambos períodos

Período	Parc cinco				Parc ocho			
	Max s1	Min s1	Max s2	Min s2	Max s1	Min s1	Max s2	Mins2
Primero	34,2	21,2	34,2	21,4	32,6	22,4	32,0	22,9
Segundo	28,3	23,2	30,3	23,4	33,4	22,4	32,7	22,1

S1 : Camino; S2: Sotobosque

## ANEXO 6

Máximos y mínimos de temperatura del suelo (Grados C) en el camino y sotobosque en las parcelas cinco y ocho, durante ambos períodos.

Periodo	Parc cinco				Parc ocho			
	Max s1	Min s1	Max s2	Min s2	Max s1	Min s1	Max s2	Mins2
Primero	25,7	22,8	27,8	23,0	26,1	23,4	27,0	23,7
Segundo	25,4	23,6	27,2	23,7	25,7	22,9	25,9	23,4

S1 : Camino; S2: Sotobosque

## ANEXO 7

Máximos y mínimos de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en la parcela cinco

Sensor	Primer período		Segundo período	
	Mínimo	Máximo	Mínimo	Máximo
Sotobosque 1	3,71	857	1,57	263,9
Sotobosque 2	2,83	305,9	2,61	184,3
Sotobosque 3	10,81	2188,0	6,76	857,0
Camino	0,92	1472,0	5,81	1023,0
Sotobosque 5	5,01	1026,0	2,17	841,0
Sotobosque 6	5,88	623,9	3,27	1089,0

## ANEXO 8

Máximos y mínimos de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en la parcela ocho.

Sensor	Primer período		Segundo período	
	Mínimo	Máximo	Mínimo	Máximo
Sotobosque 1	2,94	667	1,10	472,9
Sotobosque 2	3,05	491,7	1,17	796,0
Sotobosque 3	2,83	680,8	1,10	472,9
Camino	10,11	1271,0	3,55	965,0
Sotobosque 5	1,23	876,0	2,17	355,1
Sotobosque 6	6,02	1469,0	2,69	848,0

## ANEXO 9

Totales diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (en  $\text{Mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) en el camino y las diferentes posiciones en el sotobosque de la parcela cinco en ambos períodos

Período	S1	S2	S3	camino	S5	S6
Primero	1,11	1,05	3,84	3,13	2,07	1,60
Segundo	0,79	0,93	2,92	2,83	1,34	1,27

## ANEXO 10

Totales diarios de densidad de flujo de fotones fotosintéticos (en  $\text{Mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) en el camino y las diferentes posiciones en el sotobosque de la parcela ocho en ambos períodos

Período	S1	S2	S3	camino	S5	S6
Primero	0,89	0,97	0,81	3,32	0,80	2,52
Segundo	0,56	0,62	0,49	1,72	0,56	1,31

## ANEXO 11

Máximos y mínimos del índice de iluminación de copas (Clark y Clark, 1992) por parcela.

Especie	Parcela cinco		Parcela ocho	
	Máximo	Mínimo	Máximo	Mínimo
<u>Simarouba amara</u>	3,0	2,0	3,0	1,5
<u>Laetia procera</u>	3,0	2,5	3,0	2,0
<u>Virola Koschnyii</u>	3,0	2,5	3,0	2,0
<u>Pentaclethra macroloba</u>	3,0	2,5	3,0	2,0
<u>Croton killipianus</u>	3,0	2,5	3,0	1,5
<u>Qualea paraense</u>	3,0	2,0	3,0	2,0
<u>Vochysia ferruginea</u>	3,0	2,0	2,5	2,0
<u>Calophyllum brasiliense</u>	3,0	2,0	2,5	2,0
<u>Miquartia guianensis</u>	3,0	2,0	2,5	2,0
<u>Apeiba membranacea</u>	3,0	2,5	3,0	2,5