

DETERMINACION DEL PUNTO DE COMPENSACION DE LUZ EN ALGUNAS  
ESPECIES DE PLANTAS CULTIVADAS EN LOS TROPICOS

Tesis

Magister Scientiae

Segundo Pascual Camacho



Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA  
Centro Tropical de Enseñanza e Investigación  
Turrialba, Costa Rica  
Marzo, 1971

DETERMINACION DEL PUNTO DE COMPENSACION DE LUZ EN ALGUNAS  
ESPECIES DE PLANTAS CULTIVADAS EN LOS TROPICOS

Tesis

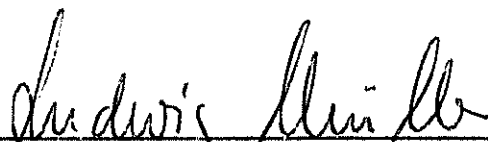
Presentada al Consejo de la Escuela para Graduados  
como requisito parcial para optar al grado de

Magister Scientiae

en el

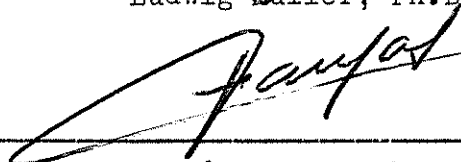
Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA

APROBADA:



Ludwig Müller, Ph.D.

Consejero



José Fargas, Ph.D.

Comité



Edilberto Camacho, M.S.

Comité



Adalberto Gorbitz, Ing.Agr.

Comité

Marzo, 1971

A mis padres  
A mi esposa e hijo  
y a mis alumnos  
solemnemente

## AGRADECIMIENTOS

Deseo manifestar mi agradecimiento a las siguientes entidades y personas:

A la Universidad Nacional de la Amazonía Peruana que concedió el permiso para continuar estudios.

Al Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, por haber otorgado la beca.

Al Dr. Ludwig Müller, Consejero Principal, de una manera muy especial, por su ejemplar dedicación y apoyo en la orientación, gracias a la cual se hizo posible el presente trabajo.

A los señores miembros del Comité Consejero: Dr. José Fargas e Ing. Adalberto Gorbitz, por todas sus valiosas sugerencias y revisión que hicieron posible este trabajo.

Al Ing. Edilberto Camacho por sus acertados consejos en la redacción y corrección.

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

A la Sra. Mireya de Vega por su dedicada colaboración en el mecanografiado de este trabajo, así como todas aquellas personas que de una u otra forma contribuyeron para la eficaz terminación de esta tesis.

A mi esposa e hijo que con su bondad y paciencia mantuvieron latente en mis sentimientos la dedicación al trabajo y al espíritu de superación.

## BIOGRAFIA

El autor, de nacionalidad peruana, nació el 7 de agosto de 1937 en Tauca, Provincia de Pallasca, Ancash.

Realizó sus estudios universitarios en la Facultad de Agronomía de la Universidad Agraria "La Molina", graduándose en el año 1964.

Desde esa fecha pertenece al personal docente y de investigación de los departamentos de ciencias y agronomía de la Universidad Nacional de la Amazonía Peruana.

Ingresó al Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas en enero de 1970 para realizar estudios postgraduados, mediante una beca otorgada por el Instituto, egresando en marzo de 1971.

## CONTENIDO

	<u>Página</u>
1. INTRODUCCION .....	1
2. REVISION DE LITERATURA .....	2
2.1. La radiación solar .....	2
2.2. Definición del punto de compensación de luz .....	4
2.3. Producción de materia y radiación solar .....	4
2.4. Importancia de la radiación solar en la adaptación y distribución de las plantas .....	6
2.5. Densidad de la cubierta vegetativa .....	8
2.6. Variación del punto de compensación de luz; factores que lo afectan .....	9
3. MATERIALES Y METODOS .....	14
3.1. Localización y características del lugar .....	14
3.2. Material vegetal muestreado .....	15
3.3. Factores analizados .....	16
3.4. Métodos analíticos .....	17
3.5. Procedimiento experimental .....	18
3.6. Análisis estadístico .....	19
4. RESULTADOS .....	20
4.1. El punto de compensación de luz en <u>Anthocephalus cadamba</u> .....	20
4.2. El punto de compensación de luz en <u>Citrus sinensis</u> .....	24
4.3. El punto de compensación de luz en <u>Coffea dewevrei</u> .....	29
4.4. El punto de compensación de luz en <u>Eucalyptus deglupta</u> .....	33
4.5. El punto de compensación de luz en <u>Macadamia integrifolia</u> .....	37
4.6. El punto de compensación de luz en <u>Macadamia tetraphylla</u> .....	42
4.7. El punto de compensación de luz en <u>Pinus caribaea</u> .....	48
4.8. El punto de compensación de luz en <u>Saccharum officinarum</u> .....	52
4.9. El punto de compensación de luz en <u>Theobroma cacao</u> .....	55
4.10. El punto de compensación de luz en <u>Toona ciliata</u> .....	59

	<u>Página</u>
5. DISCUSION .....	61
5.1. Influencia de la radiación solar recibida por las hojas .....	61
5.2. Horas del día en que se tomaron las muestras ....	64
5.3. Tercios de la planta en que se tomaron las mues- tras .....	65
5.4. Tendencias del punto de compensación en las espe- cies estudiadas .....	65
6. CONCLUSIONES .....	67
7. RESUMEN .....	69
7a. SUMMARY .....	71
8. LITERATURA CITADA .....	73
APENDICE .....	77

## LISTA DE FIGURAS

Figura N <sup>o</sup>		<u>Página</u>
1	Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de <u>Anthocephalus cadamba</u> .....	23
2	Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de <u>Citrus sinensis</u> .....	28
3	Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de <u>Coffea dewevrei</u> 'T-3446' .....	32
4	Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de <u>Eucalyptus deglupta</u> .....	34
5	Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de <u>Macadamia integrifolia</u> .....	38
6	Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de <u>Macadamia tetraphylla</u> .....	47
7	Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de <u>Pinus caribaea</u> .....	51
8	Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de <u>Saccharum officinarum</u> .....	54
9	Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de <u>Theobroma cacao</u> .....	58



## 1. INTRODUCCION

Las plantas cultivadas son la principal fuente de producción de sustancias alimenticias indispensables para la vida del hombre.

De acuerdo con Chang (9), la agricultura es la explotación de la energía solar; por lo tanto, es importante conocer la eficiencia fotosintética de las plantas cultivadas, es decir, la relación entre la producción global y luz incidente visible (35), para seleccionar las plantas más eficientes.

Uno de los puntos de partida para la realización de estudios sobre eficiencia fotosintética consiste en la determinación del punto de compensación de luz, o sea aquella intensidad luminosa donde se equilibran la intensidad de la fotosíntesis y la intensidad de la respiración.

El punto de compensación de luz varía de una especie a otra como también dentro de una misma especie en función de una serie de factores (20); en general, todo factor que afecta a la fotosíntesis y a la respiración afecta también al punto de compensación de luz.

El objetivo de la presente investigación fue estudiar la variación del punto de compensación de luz en algunas especies de plantas cultivadas en los trópicos en función de tres factores: intensidad luminosa, horas del día, y altura de las hojas en la planta.

## 2. REVISION DE LITERATURA

### 2.1. La radiación solar

Ningún factor físico es de mayor interés ecológico que la luz. Esta es, en primer lugar, la fuente principal de energía para toda forma de vida; segundo, un factor limitante (demasiada o muy poca luz puede traer como consecuencia la muerte) y, tercero un factor regulador extremadamente importante en las actividades diarias de los vegetales.

La energía luminosa llega a la atmósfera exterior de la tierra en un amplio rango de longitudes de onda. Al atravesar la atmósfera sufre algunos cambios: el agua absorbe una gran proporción de rayos infrarrojos (850 a 1300 mm); posteriormente el ozono y el CO<sub>2</sub> actúan también como filtros (22). El principal efecto de la atmósfera es, por lo tanto reducir en algo la energía radiante (intensidad) que llega a la superficie terrestre y variar sus calidades. Monteith, citado por Chang (9), resumiendo la importancia agronómica de la radiación, dijo que la agricultura es la explotación de la energía solar, lo cual se hace posible por un adecuado suplemento de agua y nutrimentos para el normal crecimiento de las plantas.

Burgos, González y Carrillo (8) calcularon la ecuación para estimar la energía solar en Venezuela, utilizando el método general de cálculo [  $Q = Q_a (a + b n/N)$  ] en donde  $Q$  = radiación mensual que llega a la superficie del suelo en cal/cm<sup>2</sup>;  $Q_A$  = radiación total mensual recibida en la parte superior de la atmósfera

en  $\text{cal/cm}^2$ ;  $n$  = insolación media mensual en horas;  $N$  = insolación máxima mensual astronómicamente posible en horas;  $a$  y  $b$  = constantes de proporcionalidad que deben ser determinadas para cada región. Este concepto fue presentado por primera vez por Ångström en 1923 quien obtuvo para Estocolmo la siguiente radiación  $Q = Q_A (0,25 + 0,75 n/N)$ .

La radiación global o total es la suma de los componentes de la radiación directa y difusa que es recibida en una superficie horizontal negra sobre la tierra (5). La radiación directa es aquella recibida directamente del sol y la radiación difusa o celeste es la parte de la radiación recibida indirectamente, como consecuencia de las múltiples reflexiones ocasionadas por las moléculas y partículas existentes en la atmósfera (41).

Cuantitativamente la radiación global está constituida por radiaciones de ondas cortas del espectro electromagnético y que son responsables de la energía que llega a la superficie de la tierra. Sin embargo, es más importante el conocimiento de la "radiación neta" o "balance de radiación" que viene a ser la radiación que no es reflejada ni irradiada por la tierra; se conoce también como flujo de radiación, radiación líquida, radiación total resultante o balance de radiación. Según la notación de Rose (38):  $R_n = R_s (1-\alpha) - R_L$  donde:

$R_n$  = balance de radiación

$R_s$  = radiación global

$\alpha$  = albedo

$R_L$  = irradiación terrestre efectiva

Esta ecuación representa la diferencia entre el flujo de radiación de ondas cortas y de ondas largas (calóricas). La radiación líquida puede ser utilizada como una buena aproximación del balance de radiación, representando la energía potencial disponible para la realización de los procesos físicos y biológicos que ocurren en la superficie de la tierra (5).

## 2.2. Definición del punto de compensación de luz

Existe una serie de fenómenos fisiológicos dependientes de la luz, que hacen posible la distribución de las especies en tal o cual lugar. Entre estos se encuentra el punto de compensación de luz. A veces la intensidad luminosa puede ser demasiado alta para que algunas plantas se desarrollen a plena luz solar; entonces, tales plantas pueden quedar restringidas a habitats parcialmente sombreados, sea por nubosidad o en las sombras de un bosque en el cual prosperan bien.

El punto de compensación de luz (PCL) fue definido por primera vez por Platzer en 1917 (36). En la actualidad se entiende bajo este concepto la intensidad luminosa, característica para cada especie, en la que se utiliza tanto  $\text{CO}_2$  en la fotosíntesis como es producido al mismo tiempo en la respiración, de modo que el intercambio neto de gases es cero (28, 37).

## 2.3. Producción de materia y radiación solar

Según la definición antes mencionada, se puede esperar una ganancia neta de carbohidratos solo al estar la planta expuesta a

condiciones encima del punto de compensación de luz, tal como lo afirmaron también Meyer et al. (31). De otro modo no podría sobrevivir en forma natural, pues la fotosíntesis no compensaría la respiración nocturna. Sin embargo, algunos investigadores como Kok (19), sostienen que se podría doblar la eficiencia debajo del punto de compensación, ya que se necesitaría menos energía para la producción de oxígeno y los metabolitos intermedios servirían de sustituto al anhídrido carbónico como substrato para la fotosíntesis. Tranquillini, citado por Kramer y Kozlowki (20), encontró que a bajas intensidades de luz, hojas a la sombra de Betula alleghanensis, produjeron de cuatro a cinco veces más hidratos de carbono que las hojas al sol. No obstante, Emerson y Chalmers (11) no pudieron lograr, bajo ninguna combinación de procedimientos experimentales, esa mayor eficiencia fotosintética, manteniéndose así el concepto de que la planta debe permanecer periódicamente cierto tiempo sobre el punto de compensación. Esto queda claramente entendido si analizamos la forma de medición del punto de compensación de luz, pues este sólo suele medirse en las hojas o en órganos clorofiláceos aéreos, sin tener en cuenta la respiración de las raíces u otros órganos de la planta.

Esto significa que cada especie vegetal requiere de un mínimo de intensidad luminosa para sobrevivir, y si no lo alcanza perece (17). Existe una correlación directa entre la intensidad fotosintética y la intensidad lumínica, siempre que los demás factores no sean limitantes (10, 29). Así Heinicke y Childers (14), estudiando la intensidad de fotosíntesis en un árbol de manzana, encontraron que la luz fue el factor que más frecuentemente limitó la fotosínte-

sis y que había un incremento constante de la fotosíntesis a medida que la intensidad de luz solar iba aumentando. Sin embargo una intensidad de luz muy alta puede causar otra vez un descenso en la fotosíntesis (20).

#### 2.4. Importancia de la radiación en la adaptación y distribución de las plantas.

La intensidad de radiación solar determina el comportamiento de las plantas como umbrófilas y heliófilas. Las especies de sombra, o umbrófilas, tienen un óptimo de luz y un punto de compensación de luz bajo, mientras que las especies heliófilas poseen un punto de compensación de luz alto, aumentando la asimilación con la intensidad luminosa según una curva parabólica (4).

Bohning y Burnside (6) mostraron que para ocho especies de plantas heliófilas el valor de la saturación de luz y del punto de compensación variaban entre 2.000 a 2.500 y 100 a 150 pie-candela respectivamente. En especies de sombra los valores eran de 500-1000 pie-candela (saturación) y 50 pie-candela (PCL), respectivamente.

Existen algunos datos sobre musgos, líquenes y algas. Estas últimas están adaptadas a luz débil y temperaturas bajas; sus puntos de compensación de luz son más bajos a medida que aumenta la profundidad de agua en que viven (37).

Hosokawa y Odani (16) encontraron en musgos y líquenes epífitos, que los puntos de compensación de luz estaban en relación directa con la cantidad de luz que recibió cada planta en su ambiente natural: estos eran bajos en ramas inferiores, altos en las ramas

superiores y en la corona del árbol de soporte.

Pavletic (34) trabajó con una gran variedad de plantas recogiendo diversas especies de cada clase: briófitos, pteridófitos, angiospermas y gimnospermas. Entre estos últimos hizo una división geográfica: centro-europeas, australianas; subtropicales y tropicales. Según los puntos de compensación obtenidos las dividió en ocho grupos, pero no logró uniformidad en su clasificación fitogeográfica por las diferencias en sus biotipos.

Es manifiesto que uno de los factores que determinan la distribución de las especies puede ser también su punto de compensación de luz (17). Especies con amplios rangos geográficos a menudo desarrollan poblaciones localmente adaptadas, llamadas ecotipos. Estos tienen distintos límites de tolerancia a la temperatura, luz y otros factores. El punto de compensación de luz a lo largo de un gradiente de condiciones puede deberse a razas genéticas (con o sin manifestaciones morfológicas) o simplemente a aclimatación (33).

Para estudiar la adaptación de las plantas a la luz, Wassink et al. (42) expusieron plántulas de plátano a varias intensidades de luz durante el crecimiento de las hojas. Después de completado su crecimiento se pusieron hojas individuales a varias intensidades de luz para medir la fotosíntesis. Encontraron que aquellas hojas que maduraron en altas intensidades de luz presentaban la más baja inclinación inicial en la curva de respuesta a la luz, rango lineal y máximo incremento de la fotosíntesis. Basándose en estos experimentos, Wassink et al. (42) demostraron que la adaptabilidad se obtiene solamente durante el período de crecimiento de las hojas. Si la

adaptación a la luz es una expresión morfológica, es lógico que una vez que la hoja esté estructuralmente madura, la adaptación ya no podrá ocurrir. Es bien conocido que cuando las plantas se cambian de un ambiente muy sombreado a otro de pleno sol, frecuentemente las hojas viejas se deterioran, mientras que las hojas nuevas se adaptan al nuevo ambiente. Hay mucha diferencia entre las especies y su capacidad de adaptación a las diferentes condiciones de luminosidad del medio ambiente (37).

Lugo (27) encontró que el incremento neto de la fotosíntesis fue del orden de los 0,2 gr de carbohidrato/m<sup>2</sup> de área foliar/hora para Cecropia peltata y Anthocephalus cadamba, y 0,02 gr de carbohidrato/m<sup>2</sup> de área foliar/hora para Sloana berteriana. En condiciones de alta intensidad de luz, Cecropia peltata y Anthocephalus cadamba mantuvieron un alto incremento de fotosíntesis, comportándose como plantas heliófilas mientras que Sloana berteriana mantuvo un bajo incremento neto de fotosíntesis como ocurre en plantas de sombra.

## 2.5. Densidad de la cubierta vegetativa

La forma de la copa arbórea, o densidad del follaje, tiene íntima relación con la producción. Una cubierta rala, no intercepta mucho la radiación solar razón por la cual el aparato fotosintético (26) no trabajará a plena capacidad.

Shibles y Weber (39) y Williams et al. (44) encontraron que cuando la cubierta foliar es escasa, la producción está directamente relacionada con la fracción de luz interceptada. Por consiguiente la determinación del índice de área foliar es importante. Si este



índice es superior a cierto límite, la tasa de asimilación neta de las plantas declinaría como consecuencia del autosombreamiento de las hojas o por la reducción de la concentración del  $\text{CO}_2$  (43). La mayor producción de materia seca debería ocurrir cuando la máxima área foliar coincidiese con las condiciones más favorables a la fotosíntesis. Watson (43) posteriormente observó que la baja eficiencia de utilización de toda la radiación incidente resultó después de un período largo de plantación de cultivos perennes en que el área foliar era baja y mucha luz incidente no fue utilizada.

Es evidente que el desarrollo de un sistema foliar capaz de interceptar una gran proporción de energía luminosa incidente es de mucha importancia para el crecimiento de los cultivos. Por otro lado, con altos valores de índice foliar puede ocurrir el autosombreamiento, que resulta en una reducción de la tasa del crecimiento del cultivo. Las hojas sombreadas que se encuentren fotosintetizando por debajo de su punto de compensación de luz están haciendo una contribución negativa a su balance energético.

## 2.6. Variación del punto de compensación; factores que lo afectan

La intensidad luminosa que corresponde al punto de compensación de luz varía considerablemente según las especies vegetales. Por lo general es relativamente baja, pues de ordinario es menor del dos por ciento de la plena luz solar (45).

Para una especie dada, el PCL es afectado por diversos factores: internos, tales como edad de la hoja, densidad óptica de la hoja, distribución y función estomática, contenido de clorofila y acumula-

ción de hidratos de carbono, y ambientales como luz, temperatura,  $\text{CO}_2$ , suelo, plagas y enfermedades, etc. (20), o sea fundamentalmente condiciones a que han sido expuestas las plantas durante su desarrollo (2). Lieth (23) determinó que en condiciones similares una planta que recibe alta luminosidad y tiene una alta respiración posee también un punto de compensación de luz alto. Con respecto a la luz recibida, esto rige para la mayoría de los casos; pero con la respiración existen ciertas diferencias no muy claras, a pesar de haber encontrado una correlación positiva entre el punto de compensación de luz y la respiración de las especies que estudió.

Müller (32), al estudiar la interacción de la luz y la temperatura, encontró que el punto de compensación disminuía al bajar la temperatura debido a que el coeficiente de temperatura ( $Q_{10}$ ) para la respiración era más alto que el de la asimilación neta. A una conclusión similar llegaron más tarde Adams y Strain (1) y Lieth (23), agregando que estos cambios no eran siempre iguales para todas las plantas por lo que distinguieron tres grupos: las de necesidad creciente de temperatura, en un rango de  $5^{\circ}\text{C}$ - $30^{\circ}\text{C}$ , las que muestran un rango óptimo y las que presentan dos curvas óptimas. Se puede deducir de esto que al bajar la intensidad lumínica, una reducción de la temperatura puede llevar a un aumento de la tasa de asimilación neta, variando el punto de compensación de luz.

Heath y Meidner (13) hicieron una serie de experimentos para determinar la influencia de la temperatura en relación a los puntos de compensación de luz y anhídrido carbónico. Llegando a determinar que para cada temperatura había una curva hiperbólica que relacionaba

el punto de compensación de luz con el anhídrido carbónico; por lo tanto servía para identificar el punto de compensación de luz a diferentes concentraciones de anhídrido carbónico.

Johnston de Olivares (18) determinó el punto de compensación de luz de algunas especies de plantas en el trópico húmedo. Comprobó que el punto de compensación de luz estaba directamente influenciado por las condiciones de luminosidad en que crecieron las plantas. Así, las plantas al sol tenían siempre valores muy superiores a las de la sombra. Mencionó además variaciones del punto de compensación de luz con respecto al sector de la hoja muestreada y la edad de las mismas. Las hojas jóvenes mostraron un punto de compensación de luz significativamente superior a las de crecimiento inmediatamente inferiores, mientras que el efecto ejercido por las horas del día en que se tomó la muestra, resultó significativo solo en Elaeis guineensis y Coffea canephora var. 'Robusta'.

Lieth (23) estudió los factores experimentales que pudieran influir en el punto de compensación de luz. Constató que: a) las hojas marchitas necesitan más luz; b) el movimiento estomático no influye por tratarse de un equilibrio sin intercambio gaseoso al exterior; c) el corte de las hojas provoca heridas que inducen una mayor respiración, lo cual sin embargo no alcanza a ser estadísticamente significativo; d) la hora del día en que se toma la muestra lo hace variar de modo que el máximo se produce por lo general al medio día, disminuyendo en la mañana y en la tarde; e) la suciedad de la superficie de las hojas provoca un aumento artificial en el punto de compensación de luz; f) el lado (haz ó envés) expuesto a la luz

también determina variaciones en las hojas normales.

Hay una relación directa entre intensidad de la radiación solar ( $Q$ ), índice de superficie foliar ( $L$ ), y producción de materia seca ( $c$ ) (4). Es importante esta comprobación para la densidad de siembra, pues puede preverse la cosecha midiendo ( $L$ ) y ( $Q$ ). Barragán (3) encontró que al medio día las hojas tenían un PCL que era superior al PCL de la mañana y al de la tarde. Así mismo las plantas que viven en lugares sombríos tenían un PCL más bajo que las que crecían a pleno sol. Algunas especies como Ficus indica y Yucca elephantipes, aún con valores bajos de radiación, poseían altos puntos de compensación de luz.

Puesto de que el punto de compensación depende de la luz solar, toda variación en la luz hará variar el punto de compensación de luz. Las causas de la fluctuación de la luz en forma natural incluyen cambios en la posición solar, movimiento de nubes a través del sol y movimiento de hojas (30). Como la posición del sol cambia, la exposición de las hojas a la radiación obviamente cambia también. McCree y Loomis (30) afirmaron que en forma general el paso de las nubes y movimientos del sol causan fluctuaciones lentas, con rangos de intermitencia entre 1 seg. a 1 h, mientras que los movimientos enrollados causan fluctuaciones rápidas, con períodos menores de un segundo.

Lieth y Vogt (25) han demostrado la existencia de una correlación entre el PCL y la intensidad de respiración del período obscuro. Estos autores también comprobaron la existencia de una marcha estacional de los puntos de compensación de luz en varias plantas herbáceas en los bosques de Alemania Sudoccidental. Los PCL fueron altos

a principios de primavera y principios de verano. Esto pareció estar correlacionado con la salida de las yemas de la bóveda arbórea y el desarrollo gradual de la sombra completa.

Por último debe considerarse también el efecto del sombreadamiento de una planta sobre la otra o simplemente el efecto de la sombra de las hojas superiores sobre las hojas inferiores de los árboles (9). Otro factor es la concentración del  $\text{CO}_2$ .

El punto de compensación de luz disminuye levemente con altas concentraciones de anhídrido carbónico (2), pero existen pocas investigaciones con respecto a este factor.

### 3. MATERIALES Y METODOS

#### 3.1. Localización y características de lugar

La presente investigación se llevó a cabo en el laboratorio de Fisiología Vegetal y terrenos del Centro Tropical de Enseñanza e Investigación del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA (IICA-CTEI) en Turrialba, Costa Rica durante el lapso de tiempo comprendido de julio a noviembre de 1970. Turrialba se encuentra en una zona subtropical húmeda (15) a 602 metros sobre el nivel del mar. Su situación geográfica es 9°53'N de latitud y 83°39'W de longitud.

El clima, según Budowski y Schreuder (7), tiene las siguientes características:

a) Precipitación: el promedio anual es de 2.581 mm y los promedios máximo y mínimo mensual fluctúan entre 342 y 65 mm durante los meses de diciembre y marzo respectivamente. El mes de diciembre es el más lluvioso con 335 mm, y el período de menor precipitación corresponde a los meses marzo y abril. En general, hay cierta uniformidad de lluvia a través de todo el año sin contar con los meses extremos mencionados.

b) Temperatura: el promedio diario anual es de 22,5°C. La máxima y la mínima promedio alcanzan 28° en el día y 17°C en la noche respectivamente. Las temperaturas máxima y mínima absoluta se registraron en mayo y enero con 32 y 10°C respectivamente.

c) Brillo solar: el promedio mensual de luminosidad es de 140 h, con un máximo de 174 h y un mínimo de 102 h en marzo y julio

respectivamente. Las horas de sol por día tienen un promedio de 4,37 h.

d) Humedad relativa: hay un promedio mensual de 87 por ciento con un mínimo y un máximo de 83 y 50 por ciento en marzo y julio respectivamente. Durante la noche la humedad relativa oscila entre 98 y 100 por ciento mientras que a medio día es en promedio 65 por ciento.

Las condiciones climáticas detalladas del lugar durante el período en que se tomaron las muestras se presentan en el Cuadro 1 del Apéndice.

### 3.2. Material vegetal muestreado

Para determinar el punto de compensación de luz se usaron diversas especies vegetales: Anthocephalus cadamba (Roxb.) Miq., Eucalyptus deglupta Bl., Coffea dewevrei De Wild., Saccharum officinarum L., Citrus sinensis L., Macadamia integrifolia Maiden et Betch, Macadamia tetraphylla L. Johnson, Theobroma cacao L., Pinus caribaea Morelet, Toona ciliata M. Roem., todas plantas cuyo cultivo reviste cierta importancia económica y se encuentran en los campos experimentales del IICA-CTEI.

Se seleccionaron aquellas plantas que mejor representaban su especie. Se usó la misma planta para todos los muestreos con la finalidad de evitar variaciones individuales.

Las hojas eran tomadas entre aquellas que se encontraban a la altura de un actinómetro. Se colocaron varios de estos aparatos en cada planta a estudiar, correspondiendo siempre uno a cada factor

estudiado.

Se tomaba siempre el tercer par de hojas puesto que ofrece las menores variaciones de edad y mayor disponibilidad de material para estudio. Todas las muestras eran hojas sanas y sin síntomas de clorosis ni de infecciones fungosas. Después de separarlas de la planta, se colocaban inmediatamente dentro de bolsas plásticas humedecidas para evitar la deshidratación y se llevaban al laboratorio lo más pronto posible para determinar los PCL respectivos.

### 3.3. Factores analizados

En la mayoría de las especies se estudiaron tres factores, y cada factor a tres niveles diferentes que podrían tener influencia en la ubicación de su punto de compensación de luz:

a) Cantidad de luz recibida: en una misma planta se tomaron si multáneamente hojas expuestas a la luz directa del sol y hojas auto-sombreadas. Los niveles seleccionados en este caso fueron: hojas expuestas a pleno sol, hojas expuestas a sombra moderada y hojas en sombra intensa.

Debido a sus características propias intrínsecas y de siembra, no se encontraron algunos de estos niveles en las siguientes especies: Toona ciliata, Pinus caribaea, Anthocephalus cadamba y Eucalyptus deglupta.

b) Período del día en que se tomaba la muestra: siempre, en una misma planta, se tomaron hojas al sol y autosombreadas, en la mañana 7:00 h, al medio día a las 11:00 h, y en la tarde a las 15:00 horas.



c) Niveles de muestreo: cada planta experimental seleccionada se dividió en tres tercios; el tercio superior, el tercio medio y el tercio inferior. De todos los factores y niveles se recogieron cada vez tres muestras en diferentes días para su análisis con lo cual se obtuvieron tres repeticiones. En consecuencia, los valores indicados en la sección de resultados corresponden siempre al promedio de estas tres muestras.

### 3.4. Métodos analíticos

a) Todos los valores del punto de compensación de luz se indican en unidades luz.

b) Los valores de la radiación total fueron tomados en centímetros cúbicos de alcohol de la columna del actinómetro y estos valores se multiplicaron por el factor 18 para así obtener los valores en  $\text{gcal/cm}^2/\text{día}$ .

c) Disolución indicadora.

El método de Lieth (24) que presenta algunas modificaciones del método original de Kauko y Calberg, se basa en la sensibilidad del rojo de cresol a pequeños cambios de la presión parcial del  $\text{CO}_2$  en la atmósfera del sistema, equivalente a la concentración normal ambiental del lugar (24). La variabilidad del método va del 10 al 25 por ciento (18).

La disolución indicadora empleada tenía la siguiente composición:

0,001 N de NaHCO <sub>3</sub>	=	84 mg/litro
0,099 N de KCl	=	7.460 mg/litro
rojo de cresol	=	10 mg/litro

Como el rojo de cresol no se disuelve totalmente en agua fría, se procedió de la siguiente manera: se tomó un litro de agua destilada y deionizada al cual se agregó 14,94 mg de KCl y 20 mg de rojo de cresol, se hirvió hasta que el indicador estuviera totalmente disuelto, se enfrió y se adicionaban 168 mg de NaHCO<sub>3</sub>. Luego se completó el volumen a 2 litros.

Esta disolución tuvo un pH que fluctuó entre 6,9 y 7,0 y fue de color rosado suave.

### 3.5. Procedimiento experimental

Las hojas se limpiaron cuidadosamente y luego se cortaron en trozos de 7,8 cm por 2,1 cm sin incluir la nervadura central. Los trozos se colocaron dentro de tubos de ensayo, en cuyo interior llevaban un soporte de malla y una lámina de plástico como soporte con agujeros para la normal difusión de los gases. En el caso de Pinus caribaea, las agujas de 7,8 cm se sujetaron con cinta adhesiva plástica en la superficie del soporte. En el fondo del tubo, (debajo de la malla) se introdujeron cada vez 5 ml de la disolución indicadora.

Con fotosíntesis sobre el PCL la coloración original de la disolución indicadora varía de rosado a morado intenso. Por el contrario cuando la respiración es más activa que la fotosíntesis, la disolución indicadora cambia a anaranjado o amarillo. La muestra que no

induce variación en la coloración inicial (comparada con un testigo), está justamente en el PCL. Los cambios de coloración se observan a las 3 o 4 horas después de ponerse las muestras a la luz de las lámparas.

Las instalaciones se hicieron en un cuarto oscuro, cuya temperatura promedio fue de 24°C con fluctuaciones de  $\pm 3^\circ\text{C}$ .

Los tubos de ensayo con las muestras foliares fueron herméticamente cerrados con tapas de rosca, y colocados con su parte basal en soportes de madera a diferentes distancias de la fuente luminosa. Esta consistió en dos tubos de luz fluorescente de 40 vatios cada uno, marca Sylvania, Tipo F40 D. Lifeline, que presenta un espectro de 420 nm a 660 nm (21). La emisión de esa luz fluorescente presenta dos máximos de intensidad; uno en la región azul (450 nm) y otro en la región amarillo-naranja (600 nm), con una depresión en la región verde que no baja del 80 por ciento de intensidad luminosa relativa.

### 3.6. Análisis estadístico

El diseño de los tratamientos fue un factorial de la forma  $3^3$ . Las muestras fueron escogidas entre aquellas que satisfacían las condiciones de cada factor en estudio.

Los valores obtenidos fueron sometidos al análisis de variancia para los tres factores estudiados y sus respectivas interacciones. En los casos de significación se hizo la prueba de Duncan para interpretación de los resultados. Las curvas del PCL en función de la radiación recibida se obtuvieron mediante cálculos de regresión y correlación.

#### 4. RESULTADOS

En esta sección se presentan, para cada especie vegetal estudiada, los resultados con respecto al estudio de los factores: radiación solar, horas y tercios de muestreo. Para obtener la respuesta diferencial a los efectos simples se han analizado las interacciones dobles y triples de los efectos principales.

Se han incluido también los análisis de regresión y correlación del punto de compensación de cada una de las especies estudiadas con respecto a la radiación solar que recibió la planta.

##### 4.1. El punto de compensación de luz en *Anthocephalus cadamba*

El punto de compensación de luz en *Anthocephalus cadamba*, en relación a la radiación solar que la planta recibió, se muestra en el Cuadro 1. En el que se aprecia que las hojas expuestas al sol tienen un PCL mucho más alto que las hojas autosombreadadas. En el Cuadro 4, se observa que esta diferencia es altamente significativa al 1% de probabilidad.

Cuadro 1. Influencia de la radiación solar que recibieron las hojas, sobre el punto de compensación de luz en *Anthocephalus cadamba*.

Tratamientos	Sol	Sombra moderada
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1454a*	667b*
Desviación estándar (s)	+197	+89

\* No hay diferencia significativa entre medias con la misma letra.

El Cuadro 2 muestra que el PCL es más alto en el tercio superior, decrece ligeramente en el tercio medio de la planta, para seguir decreciendo en el tercio inferior; es decir, que el PCL va disminuyendo a medida que se desciende en altura del árbol. La interpretación estadística nos indica que hay diferencia significativa al nivel de 1% de probabilidad entre el PCL del tercio superior y del tercio inferior; pero no hay diferencia significativa entre el tercio medio e inferior.

Cuadro 2. Influencia de los tercios (superior, medio e inferior) de la planta en que se tomaran las muestras sobre el punto de compensación de luz en Anthocephalus cadamba.

Tratamientos	Tercio superior	Tercio medio	Tercio inferior
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1181a	1042ab	958b
Desviación estándar (s)	$\pm 424$	$\pm 400$	$\pm 452$

El Cuadro 3 presenta los valores promedios del PCL a través del día. En estos valores se aprecia que al medio día las hojas tienen un PCL mayor que en la mañana o en la tarde. En la interpretación estadística de estos valores se observa que hay diferencia significativa entre el valor del PCL del medio día con respecto a los de la mañana y de la tarde. Los valores de PCL de la mañana y de la tarde no tienen diferencia significativa estadística.

Cuadro 3. Influencia de las horas del día en que se tomaron las muestras, sobre el punto de compensación de luz en Anthocephalus cadamba.

Tratamientos	Mañana (7:00 h)	Medio día (11:00 h)	Tarde (15:00 h)
Medias ( $\bar{X}$ ) de lux	986a	1194b	1000a
Desviación estándar (s)	<u>+378</u>	<u>+518</u>	<u>+360</u>

En el Cuadro 4 se presentan los análisis de la variancia de los factores estudiados y las interacciones de los efectos principales. Se encontró que radiación solar fue altamente significativa, niveles y horas fueron significativas solamente al 5% de probabilidades.

Cuadro 4. Análisis de la variancia del efecto de radiación solar, horas del día y tercios de muestreo sobre el punto de compensación de luz en Anthocephalus cadamba.

Fuente de variación	G.L.	S.C.	C.M.
Radiaciones	1	8362269,00	8362269,00**
Tercios	2	453704,00	226852,00 *
Radiaciones x Tercios	2	259258,00	129629,00
Horas	2	488426,00	244213,00 *
Radiaciones x Horas	2	155092,00	77546,00
Tercios x Horas	4	143515,00	35878,75
Radiaciones x Tercios x Horas	4	87965,00	21991,25
Error	36	1916670,00	53240,83
Total	53	11866899,00	223903,75

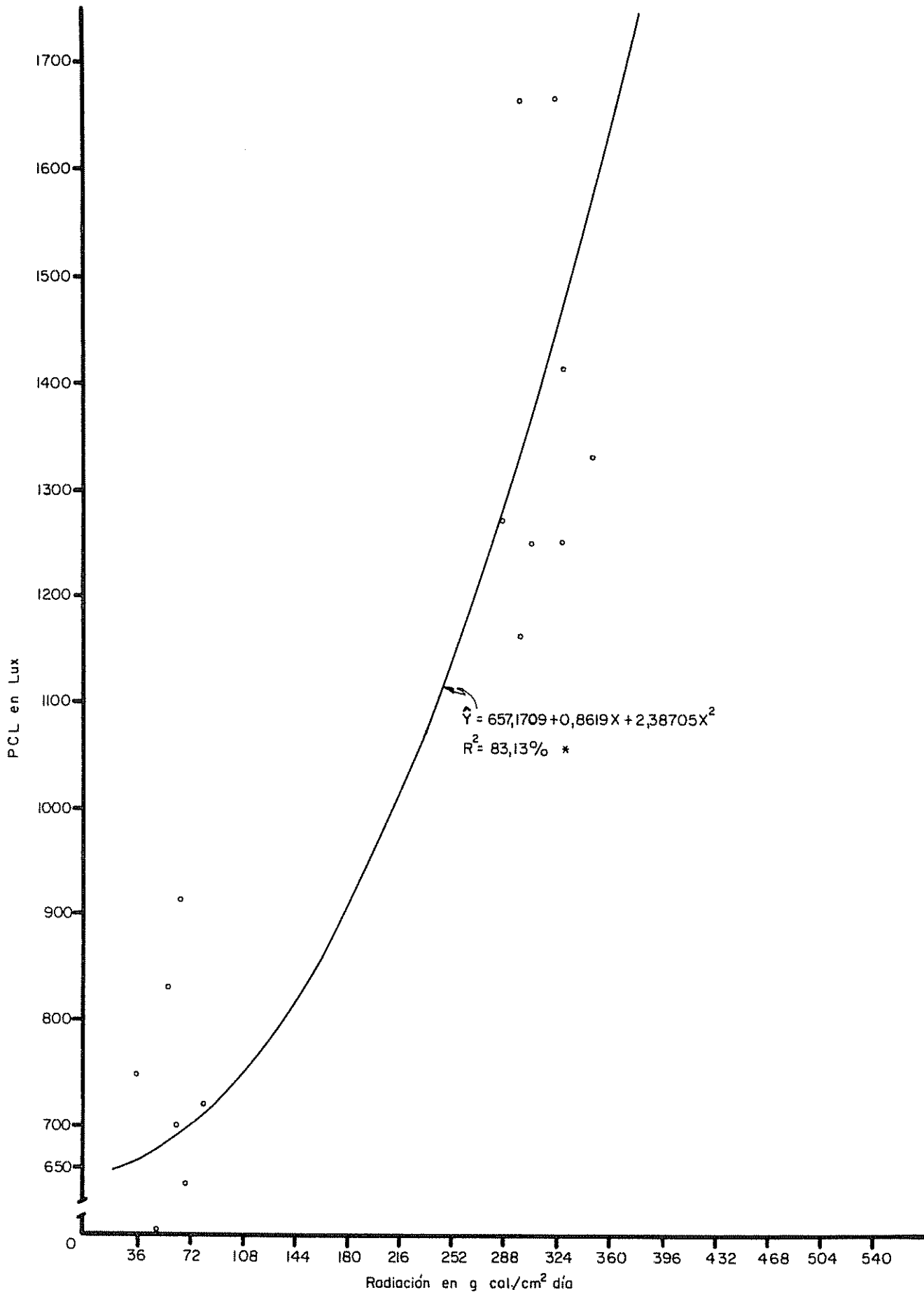


Fig.1 Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de Anthocephalus cadamba

\* Confiabilidad

La Figura 1 indica que la relación entre el PCL y la radiación recibida por las hojas de Anthocephalus cadamba presenta una tendencia cuadrática, puesto que las variaciones de la radiación solar provocan variaciones no proporcionales en el punto de compensación de luz. El alto coeficiente de correlación ( $r = +0,91$ ) comprueba que el PCL depende, en un alto grado, de la radiación recibida en el hábitat.

4.2. El punto de compensación de luz en Citrus sinensis var.

'San Carlos'

En Citrus sinensis 'San Carlos' los valores de PCL en relación a la radiación solar que la planta recibió, aparecen en el Cuadro 5. Se encontró que las hojas expuestas al sol tenían un PCL mayor que las hojas en sombra moderada y en sombra intensa.

Cuadro 5. Influencia de la radiación solar que recibieron las hojas, sobre el punto de compensación de luz en Citrus sinensis var. 'San Carlos'.

Tratamientos	Sol	Sombra moderada	Sombra intensa
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1435a	1176b	917c
Desviación estándar (s)	$\pm 84$	$\pm 333$	$\pm 146$

El análisis estadístico de estos valores (véase el Cuadro 8) revela que el PCL de las hojas a pleno sol fue mayor, en forma altamente



significativa, que el correspondiente a hojas que se encontraban en sombra moderada y sombra intensa. En igual forma el PCL de las hojas en sombra moderada fue superior al PCL de las hojas en sombra intensa.

En lo referente a las horas del día en que fueron tomadas las muestras, se encontró que el PCL del medio día fue bajo en la mañana, aumentó al medio día y decreció ligeramente en la tarde, tal como lo muestra el Cuadro 6.

Cuadro 6. Influencia de las horas del día en que se tomaron las muestras, sobre el punto de compensación de luz en Citrus sinensis var. 'San Carlos'.

Tratamientos	Mañana (7:00 h)	Medio día (11:00 h)	Tarde (15:00 h)
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1083b	1232a	1213a
Desviación estándar (s)	<u>+232</u>	<u>+220</u>	<u>+261</u>

El análisis estadístico indica que el PCL correspondiente al medio día fue significativamente superior al de la mañana al 1% de probabilidad. Así mismo el PCL correspondiente a la tarde, fue igualmente superior al de la mañana.

El Cuadro 7 muestra que los PCL para todos los tercios fueron iguales y en cada tercio se obtuvo una media de 1175, lo que se comprueba por el análisis de la variancia, Cuadro 8, en el cual vemos que la suma de cuadrados para tercios da cero.

Cuadro 7. Influencia de los tercios (superior, medio e inferior) de la planta en que se tomaran las muestras sobre el punto de compensación de luz en Citrus sinensis L. var. 'San Carlos'.

Tratamientos	Tercio superior	Tercio medio	Tercio inferior
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1176a	1176a	1176a
Desviación estándar (s)	$\pm$ 116	$\pm$ 161	$\pm$ 158

Cuadro 8. Análisis de la variancia del efecto de radiación solar, horas del día y tercios de muestreo sobre el punto de compensación de luz en Citrus sinensis var. 'San Carlos'.

Fuentes de variación	G.L.	S.C.	C.M.
Radiaciones	2	3629629,00	1814814,50**
Tercios	2	0000000,00	0000000,00
Radiaciones x Tercios	4	759258,00	189814,50**
Horas	2	351852,00	175926,00**
Radiaciones x Horas	4	129628,00	32407,00
Tercios x Horas	4	64813,00	16203,25
Radiaciones x Tercios x Horas	8	162037,00	20254,60
Error	54	1583339,00	29321,09
Total	80	6680556,00	83506,90

El PCL en el tercio superior de la planta de Citrus sinensis, tiene un valor alto a pleno sol, disminuyó en la sombra y fue mucho menor en sombra intensa. En el tercio medio de la planta el PCL fue alto a pleno sol, pero no hubo diferencia entre los tercios en sombra moderada y sombra intensa. En cambio, en el tercio inferior el PCL decreció con las diferentes intensidades de luz es decir: fue alto al sol, menor en sombra moderada y mucho menor en sombra intensa.

Cuadro 9. Promedios de las interacciones radiaciones por tercios de muestreo del punto de compensación de luz en Citrus sinensis.

Tercios	Luz	Sol L <sub>1</sub>	Sombra moderada L <sub>2</sub>	Sombra intensa L <sub>3</sub>
T <sub>1</sub> superior		1528	1139	861
T <sub>2</sub> Medio		1361	1083	1083
T <sub>3</sub> inferior		1416,6	1305	805

En las partes soleadas de la planta el PCL fue alto en el tercio superior y decreció un poco en el tercio medio del árbol, para aumentar ligeramente en el tercio inferior. En sombra moderada el PCL varía en la misma forma pero todos los valores fueron más bajos. En sombra intensa fue bajo en el tercio superior, aumentó en el tercio medio y decreció en el tercio inferior de la planta.

La Figura 2 muestra la tendencia del punto de compensación de

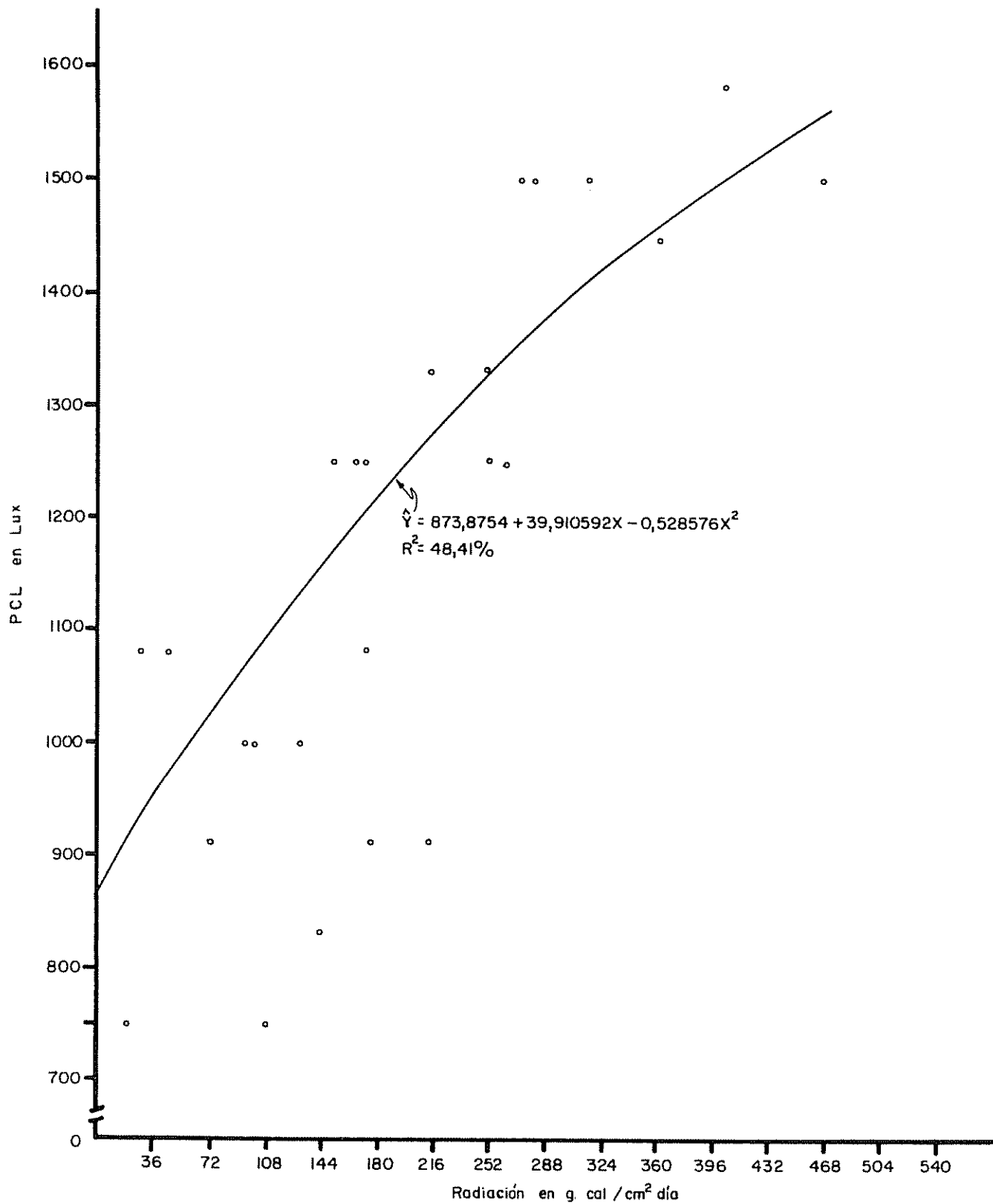


Fig 2 Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de Citrus sinensis

luz. La variación de la radiación solar provocó variaciones no proporcionales en el PCL; sin embargo, el coeficiente de correlación indica que el PCL depende de la radiación solar.

4.3. El punto de compensación de luz en Coffea dewevrei 'T-3446'

Los valores del PCL en Coffea dewevrei de hojas expuestas a diferentes intensidades de radiación solar, se muestran en el Cuadro 10. Las hojas expuestas al sol tuvieron un PCL alto, el cual fue menor en sombra moderada y mucho más bajo en sombra intensa.

Cuadro 10. Influencia de la radiación solar que recibieron las hojas, sobre el punto de compensación de luz en Coffea dewevrei 'T-3446'.

Tratamientos	Sol	Sombra moderada	Sombra intensa
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1232a	791b	426c
Desviación estándar (s)	$\pm$ 98	$\pm$ 42	$\pm$ 89

La interpretación estadística de estos datos indica que entre las hojas expuestas a pleno sol, sombra moderada e intensa, existen diferencias altamente significativas, tal como se aprecia en el Cuadro 13.

En relación a los tercios de la planta en que se tomó la muestra (Cuadro 11) se nota que el PCL fue disminuyendo a medida que la altura de la planta en que fue tomada la muestra va decreciendo.

El Cuadro 13 indica que no hay diferencia significativa entre estos valores.

Cuadro 11. Influencia de los tercios (superior, medio e inferior) de la planta en que se tomaran las muestras sobre el punto de compensación de luz en Coffea dewevrei 'T-3446'.

Tratamientos	Tercio superior	Tercio medio	Tercio inferior
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	861a	824a	763a
Desviación estándar ( $\bar{s}$ )	$\pm 348$	$\pm 476$	$\pm 390$

El Cuadro 12 muestra que el PCL fue bajo en la mañana, aumentó a medio día y otra vez aumentó ligeramente más en la tarde. El análisis de la variancia, representada en el Cuadro 13, indica que no hay diferencia significativa entre los valores del PCL durante el día.

Cuadro 12. Influencia de las horas del día en que se tomaron las muestras, sobre el punto de compensación de luz en Coffea dewevrei 'T-3446'.

Tratamientos	Mañana (7:00 h)	Medio día (11:00 h)	Tarde (15:00 h)
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	791a	824a	833b
Desviación estándar (s)	$\pm 153$	$\pm 76$	$\pm 77$

Cuadro 13. Análisis de la variancia del efecto de radiación solar, horas del día y tercios de muestreo sobre el punto de compensación de luz en Coffea dewevrei - 'T-3446'.

Fuente de variación	G.L.	S.C.	C.M.
Radiaciones	2	8786357,00	439317,85**
Tercios	2	132654,00	66327,00
Radiaciones x Tercios	4	213457,00	53364,25
Horas	2	27098,00	13549,00
Radiaciones x Horas	4	192160,00	48150,00
Tercios x Horas	4	57900,00	14475,00
Radiaciones x Tercios x Horas	8	186169,00	23271,12
Error	54	2148341,00	39784,09
Total	80	11744136,00	146801,70

En la Figura 3 se presenta la relación entre la radiación solar recibida por las hojas y el punto de compensación de luz de las mismas. Los resultados muestran una relación cuadrática entre ambas variables, es decir que las variaciones de la radiación solar originan variaciones no proporcionales en el PCL. Ambos factores están altamente correlacionados.

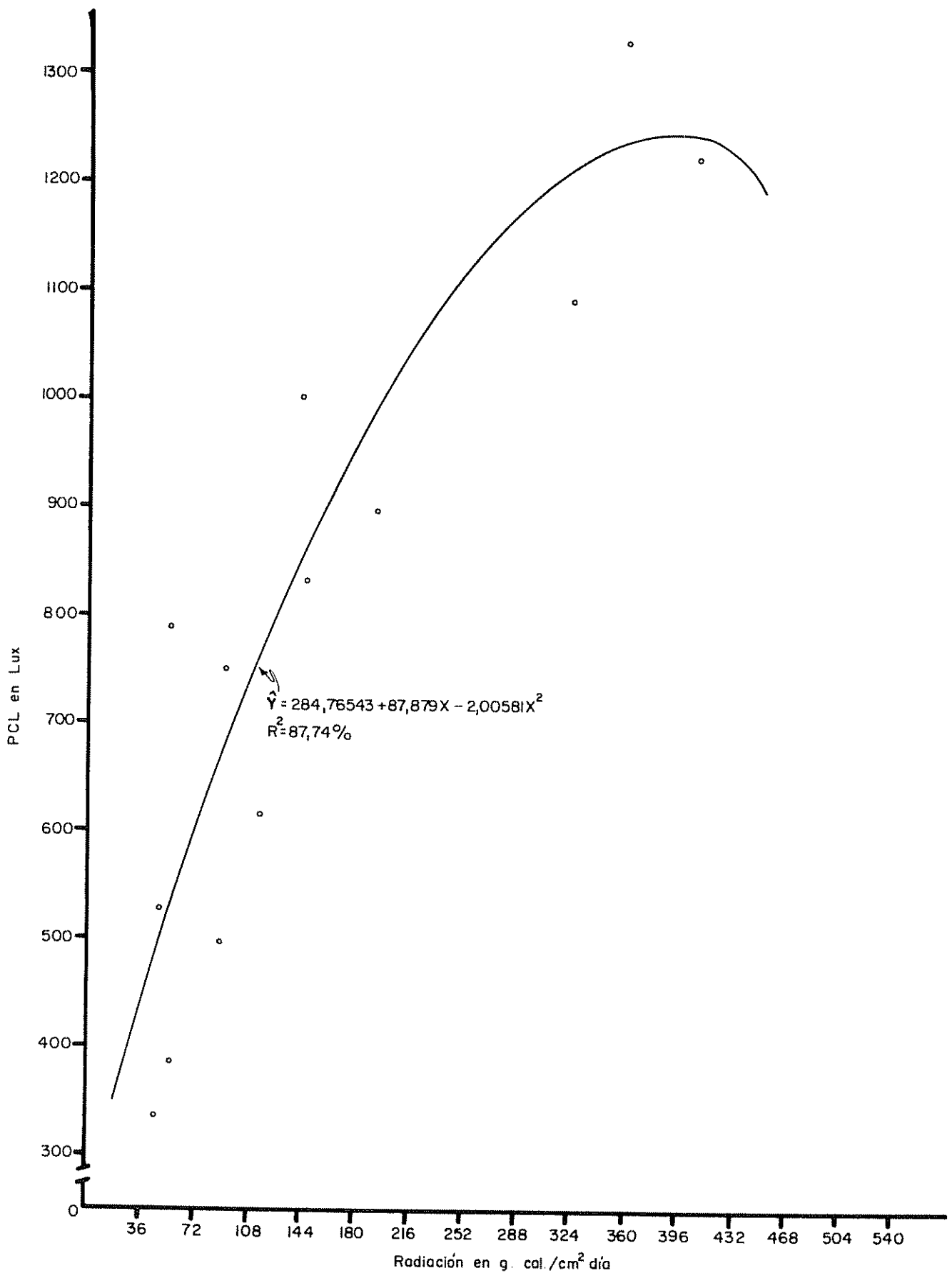


Fig.3 Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de Coffea deweyrei T-3446



4.4. El punto de compensación de luz en *Eucalyptus deglupta*

Los valores de los PCL encontrados en *Eucalyptus deglupta* con relación a la radiación solar fueron altos para las hojas expuestas al sol y fueron menores para las hojas en sombra moderada.

La interpretación estadística de estas medias se encuentra en el Cuadro 17. Se observa que las hojas al sol tenían un PCL mayor y se diferencian de las hojas que se encontraban en sombra moderada en forma altamente significativa. La regresión de la radiación solar sobre el punto de compensación de luz es cuadrática,  $r = + 0,91$  indica que el PCL y la radiación recibida por la planta estuvieron altamente correlacionados, tal como lo muestra la Figura 4.

Cuadro 14. Influencia de la radiación solar recibida por las hojas, sobre el punto de compensación de luz en *Eucalyptus deglupta*.

Tratamientos	Sol	Sombra moderada
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1528a	1022b
Desviación estándar (s)	$\pm 154$	$\pm 73$

El PCL en relación a los tercios de la planta en que fueron tomadas las muestras, Cuadro 15, comprueba que alcanzó su mayor valor en el tercio medio de la planta, fue ligeramente más bajo en el tercio superior y mostró un valor mucho más bajo en el tercio inferior de la planta.

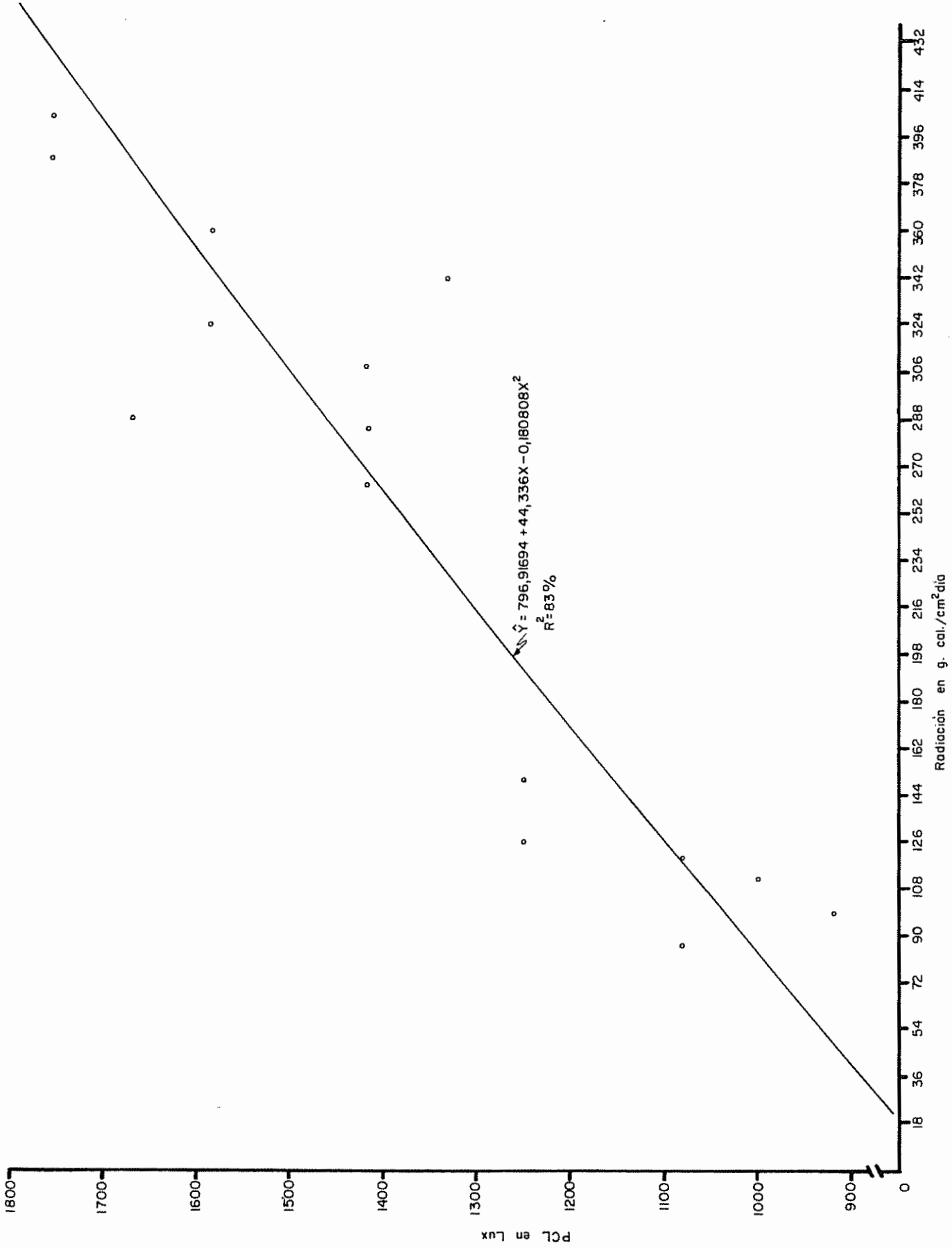


Fig. 4 Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de Eucalyptus deglupta

Cuadro 15. Influencia de los tercios (superior, medio e inferior) de la planta en que se tomaran las muestras sobre el punto de compensación de luz en Eucalyptus deglupta.

Tratamientos	Tercio superior	Tercio medio	Tercio inferior
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	126 <sup>La</sup>	1389ab	1172b
Desviación estándar (s)	<u>+413</u>	<u>+392</u>	<u>+196</u>

En las comparaciones de las medias se observa que el tercio superior fue mayor y difiere en forma altamente significativa del tercio inferior; pero no hubo diferencia significativa entre el tercio medio con respecto al tercio inferior.

El Cuadro 16 enseña la variación del punto de compensación de luz en relación al período del día en que fueron tomadas las muestras. Se observa que el PCL fue bajo en la mañana, aumentó a medio día y decreció ligeramente en la tarde. Como los datos presentados en el Cuadro 17, indican significación para tercios de muestreo, se llevó a cabo la interpretación estadística de las medias. Se encontró que el PCL del medio día fue superior al nivel de 5% de probabilidades con respecto al PCL de la mañana. No hubo diferencia significativa en las demás horas del día.

Cuadro 16. Influencia de las horas del día en que se tomaron las muestras, sobre el punto de compensación de luz en Eucalyptus deglupta.

Tratamientos	Mañana (7:00 h)	Medio día (11:00 h)	Tarde (15:00 h)
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1194b	1389ab	1242a
Desviación estándar (s)	<u>+246</u>	<u>+322</u>	<u>+262</u>

Cuadro 17. Análisis de la variancia del efecto de radiación solar, horas del día y tercios de muestreo sobre el punto de compensación de luz en Eucalyptus deglupta.

Fuentes de variación	G.L.	S.C.	C.M.
Radiaciones	1	3450416,00	3450416,00**
Tercios	2	425832,00	212916,00*
Radiaciones x Tercios	2	111945,00	55972,50
Horas	2	370277,00	185138,50*
Radiaciones x Horas	2	28612,00	14306,00
Tercios x Horas	4	233887,00	58471,75
Radiaciones x Tercios x Horas	4	196110,00	49027,50
Error	36	1856671,00	51574,19
Total	53	6663750,00	125731,13

4.5. Punto de compensación de luz en *Macadamia integrifolia*

En relación a la radiación solar que recibieron las hojas de *Macadamia integrifolia* se encontró que el PCL fue alto para las hojas expuestas al sol, disminuyó en las hojas que se encontraban en sombra moderada y fue mucho menor en las hojas expuestas a sombra intensa. Es decir, el PCL disminuyó a medida que la radiación solar que recibieron las hojas también disminuyó, tal como se aprecia en el Cuadro 18.

Cuadro 18. Influencia de la radiación solar recibida por las hojas, sobre el punto de compensación de luz en *Macadamia integrifolia*.

Tratamientos	Sol	Sombra moderada	Sombra intensa
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1519a	1185b	944c
Desviación estándar (s)	$\pm 15$	$\pm 185$	$\pm 201$

En el análisis de la variancia (Cuadro 22) consta que hay diferencias altamente significativas para los valores de radiación solar. Interpretando estas diferencias se nota que las hojas expuestas al sol presentaron un PCL mayor, y difieren de las hojas en sombra moderada y en sombra intensa en forma altamente significativa.

El análisis del PCL en función de la radiación que recibieron las hojas, exhibe una tendencia cuadrática (Figura 5) y el incremento del valor del punto de compensación de luz es ascendente en forma

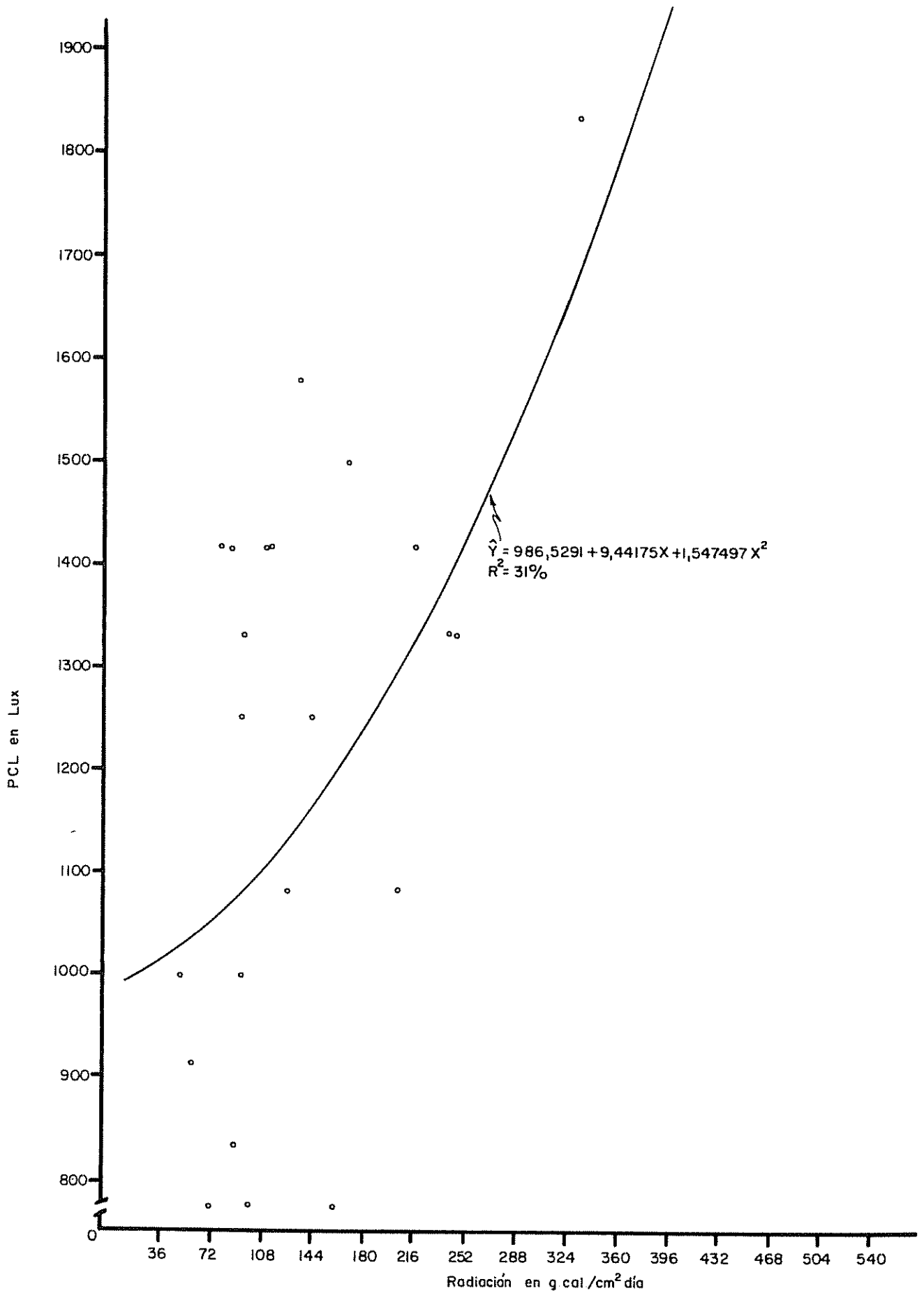


Fig. 5 Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de Macadamia integrifolia

no proporcional a la variación de la radiación solar. El coeficiente de correlación indica que el PCL depende en alto grado de la radiación solar recibida en las hojas de Macadamia integrifolia.

La relación entre el PCL y los tercios de muestreo en la planta de Macadamia integrifolia, está representada en el Cuadro 19. En el tercio superior de la planta, el PCL fue alto, decreció ligeramente en el tercio medio y fue mucho más bajo en el tercio inferior de la misma.

Cuadro 19. Influencia de los tercios (superior, medio e inferior) de la planta en que se tomaran las muestras sobre el punto de compensación de luz en Macadamia integrifolia.

Tratamientos	Tercio superior	Tercio medio	Tercio inferior
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1259a	1213a	1176a
Desviación estándar (s)	<u>+185</u>	<u>+389</u>	<u>+320</u>

En el análisis de la variancia, Cuadro 22, se observa que no hay diferencia significativa entre los PCL de los diferentes tercios muestreados. Sin embargo, para las interacciones radiaciones por tercios se obtiene una diferencia altamente significativa. La interpretación de estas interacciones se expone en el Cuadro 20.

El PCL tuvo un valor alto en el tercio superior de la planta expuesta a la luz solar directa, mientras que los tercios bajo sombra moderada y sombra intensa tuvieron valores casi similares.

Cuadro 20. Promedios de PCL de las interacciones radiaciones por tercios en Macadamia integrifolia.

Luz	L <sub>1</sub> (soleado)	L <sub>2</sub> (sombra moderada)	L <sub>3</sub> (sombra intensa)
T <sub>1</sub> (superior)	1472	1139	1167
T <sub>2</sub> (medio)	1472	1389	778
T <sub>3</sub> (inferior)	1611	1028	889

En el tercio medio de la planta, el PCL fue alto a pleno sol, decreció en la sombra moderada y siguió disminuyendo aún más en sombra intensa. En el tercio inferior se encontró la misma tendencia o sea que el PCL fue alto al sol y decreció en la sombra moderada y sombra intensa.

Manteniéndose un mismo nivel de luz, el PCL varía con las diferentes alturas a la que se encontraban las hojas. Fue mayor en el tercio superior, se mantuvo en el tercio medio de la planta y aumentó ligeramente en el tercio inferior.

En sombra intensa, por el contrario, el PCL fue mayor en el tercio superior, disminuyó en el tercio medio y volvió a aumentar ligeramente en el tercio inferior.

En el Cuadro 21 se observa que el PCL fue bajo en la mañana, aumentó a medio día y aumentó ligeramente más aún en la tarde. En la comparación estadística de las medias se observa que los PCL altos



de la tarde y del medio día, fueron mayores en forma altamente significativa con respecto al PCL de la mañana. No hubo diferencia significativa entre el PCL de la tarde con respecto al del medio día.

Cuadro 21. Influencia de las horas del día en que se tomaron las muestras, sobre el punto de compensación de luz en Macadamia integrifolia.

Tratamientos	Mañana (7:00 h)	Medio día (11:00 h)	Tarde (15:00 h)
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1074b	1278a	1296a
Desviación estándar (s)	$\pm 119$	$\pm 132$	$\pm 106$

Cuadro 22. Análisis de la variancia del efecto de radiación solar, horas del día y tercios de muestreo sobre el punto de compensación de luz en Macadamia integrifolia.

Fuentes de variación	G.L.	S.C.	C.M.
Radiaciones	2	4487653,00	2243826,50**
Tercios	2	94135,00	47067,50
Radiaciones x Tercios	4	1359568,00	339892,00**
Horas	2	820987,00	410493,50**
Radiaciones x Horas	4	26232,00	6558,00
Tercios x Horas	4	271604,00	67901,00
Radiaciones x Tercios x Horas	8	325616,00	40702,00
Error	54	2833341,00	52469,28
Total	80	10219136,00	127736,20

4.6. El punto de compensación de luz en *Macadamia tetraphylla*

Los datos respectivos al punto de compensación de luz de Macadamia tetraphylla en relación a la radiación solar que recibieron las hojas, se encuentran en el Cuadro 23. El PCL fue bajo en las hojas que se encontraban en sombra intensa, aumentó en las hojas expuestas a sombra moderada y fue mucho mayor en hojas expuestas al sol. El Cuadro 28 indica que existen diferencias altamente significativas entre estos valores. Mediante la comparación de las medias se encontró que las hojas al sol tuvieron un PCL alto, que difiere del PCL de las hojas en sombra moderada y en sombra intensa en forma altamente significativa. Las hojas en sombra moderada a su vez poseían un PCL que fue superior al nivel  $P < 0,01$  al PCL de las hojas que se encontraban en sombra intensa.

Cuadro 23. Influencia de la radiación solar que recibieron las hojas, sobre el punto de compensación de luz en *Macadamia tetraphylla*.

Tratamientos	Sol	Sombra moderada	Sombra intensa
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1657a	1213b	833c
Desviación estándar (s)	$\pm 185$	$\pm 176$	$\pm 48$

Las variaciones del PCL debido a los tercios de muestreo, se presentan en el Cuadro 24. En el tercio superior su valor fue alto, disminuyó ligeramente en el tercio medio y volvió a aumentar en el

tercio inferior de la planta.

La interpretación de las medias nos indica que el PCL de las hojas que se encontraban en el tercio inferior de la copa, difiere en forma altamente significativa de aquellas hojas que se encontraban en el tercio medio y superior de la planta, pero no hay diferencia significativa del tercio medio con respecto al inferior.

Cuadro 24. Influencia de los tercios (superior, medio e inferior) de la planta en que se tomaran las muestras sobre el punto de compensación de luz en *Macadamia tetraphylla*.

Tratamientos	Tercio superior	Tercio medio	Tercio inferior
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1213a	1139a	1361b
Desviación estándar (s)	<u>+494</u>	<u>+403</u>	<u>+545</u>

Cuadro 25. Influencia de las horas del día en que se tomaron las muestras, sobre el punto de compensación de luz en *Macadamia tetraphylla*.

Tratamientos	Mañana (7:00 h)	Medio día (11:00 h)	Tarde (15:00 h)
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1120b	1343a	1241c
Desviación estándar (s)	<u>+329</u>	<u>+354</u>	<u>+371</u>

En el Cuadro 25 se encuentran los valores del PCL a través de las horas del día. En la mañana el PCL tuvo un valor bajo, pero aumentó a medio día y disminuyó ligeramente en la tarde. La interpretación de estos valores comprueba que el PCL del medio día difiere del PCL de la mañana y de la tarde en forma altamente significativa; el PCL de la tarde fue superior al PCL de la mañana al nivel  $P < 0,01$ .

Las interacciones radiaciones por tercios resultaron ser altamente significativas (Cuadro 28). La interpretación de esta significación se presenta en el Cuadro 26.

Cuadro 26. Promedios de las interacciones de radiaciones por tercios de muestreo del punto de compensación de luz en Macadamia tetraphylla.

Tercios	Luz	L <sub>1</sub> (sol)	L <sub>2</sub> (sombra moderada)	L <sub>3</sub> (sombra intensa)
T <sub>1</sub> (superior)		1750	1111	778
T <sub>2</sub> (medio)		1361	1111	945
T <sub>3</sub> (inferior)		1856	1417	778

En el tercio superior, al ir disminuyendo la radiación solar el PCL también fue decreciendo; lo mismo sucede con el tercio medio y con el tercio inferior. Si mantenemos un solo nivel de luminosidad L<sub>1</sub> e ignoramos L<sub>2</sub> y L<sub>3</sub>, tenemos que el PCL fue alto en el tercio

superior de la planta, decreció en el tercio medio, para aumentar en el tercio inferior. Esta variación fue similar para las hojas a la sombra, pero las hojas fuertemente sombreadas tuvieron un PCL bajo en el tercio superior, el cual aumentó ligeramente en el tercio medio y decreció otra vez en el tercio inferior.

En la mañana (Cuadro 27) el PCL aumentó a medida que los niveles en la planta decrecieron. A medio día el PCL fue bajo en el tercio superior, aumentó en el tercio medio y decreció ligeramente en el tercio inferior. En la tarde el PCL fue mayor en el tercio superior, decreció en el tercio medio y aumentó en el tercio inferior.

Cuadro 27. Promedios de las interacciones de tercios muestreados por horas del punto de compensación de luz en Macadamia tetraphylla.

Tercios	T <sub>1</sub> (superior)	T <sub>2</sub> (medio)	T <sub>3</sub> (inferior)
Horas			
h <sub>1</sub> (7:00 hs)	1111	1028	1222
h <sub>2</sub> (11:00 hs)	1167	1306	1278
h <sub>3</sub> (15:00 hs)	1361	1083	1278

El PCL en el tercio superior fue bajo en la mañana y aumentó a través del resto del día. En el tercio medio de la planta el PCL fue bajo en la mañana, aumentó a medio día y disminuyó ligeramente en la tarde. En cambio, en el tercio inferior el PCL fue bajo en la

Cuadro 28. Análisis de la variancia del efecto de radiación solar, horas del día y tercios de muestreo sobre el punto de compensación de luz en Macadamia tetraphylla.

Fuentes de variación	G.L.	S.C.	C.M.
Radiaciones	2	9399692,00	4699846,00**
Tercios	2	691358,00	345679,00**
Radiaciones x Tercios	4	1382714,00	345678,50**
Horas	2	723764,00	361882,00**
Radiaciones x Horas	4	253087,00	63271,75
Tercios x Horas	4	655864,00	163966,00**
Radiaciones x Tercios x Horas	8	672838,00	84104,75**
Error	54	1583338,00	29321,07
Total	80	15362655,00	192033,18

mañana y permaneció constante el resto del día en el cual fueron tomadas las muestras.

La Figura 6 muestra la tendencia del PCL a medida que la intensidad de radiación variaba. La curva parabólica indica variaciones que no guardan proporción con la variación de la intensidad de radiación. Pero PCL y radiación solar están altamente correlacionados como lo indica el coeficiente  $r = + 0,92$ .

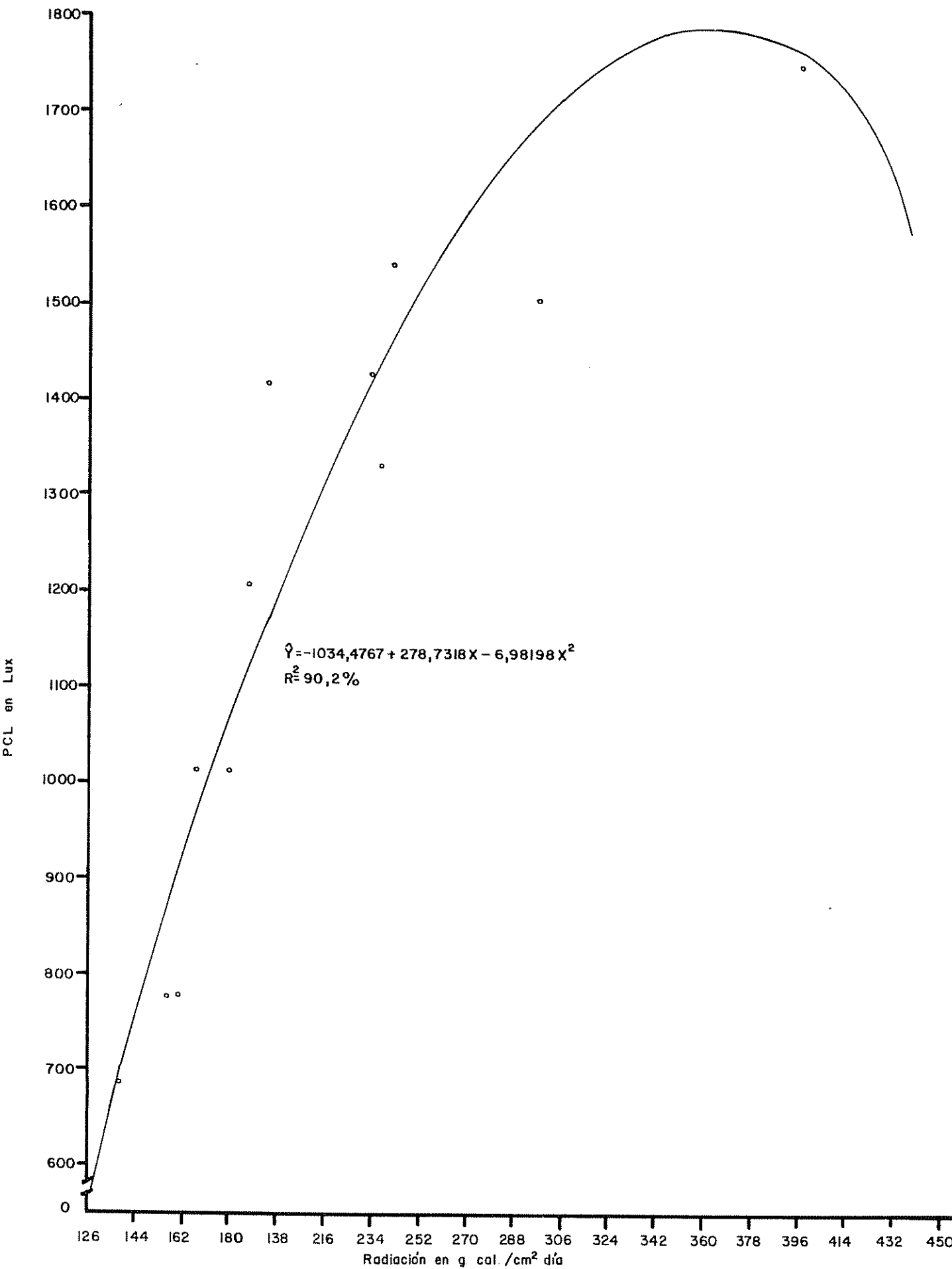


Fig 6 Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de Macadamia tetraphylla

4.7. El punto de compensación de luz en *Pinus caribaea*

Pinus caribaea, en función de la intensidad luminosa que recibió, presentó un PCL que fue alto en las hojas al sol y ligeramente más bajo en sombra moderada, tal como lo muestra el Cuadro 29.

Cuadro 29. Influencia de la radiación solar que recibieron las hojas, sobre el punto de compensación de luz en *Pinus caribaea*.

Tratamientos	Sol	Sombra moderada
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	3148a	3037b
Desviación estándar (s)	$\pm$ 89	$\pm$ 70

El estudio detallado del PCL en función de la radiación solar que recibieron las plantas, se encuentra en el Cuadro 32. Se aprecia que el PCL de la parte expuesta al sol fue alto y difiere de la parte en sombra moderada significativamente.

El PCL en relación a los tercios de la planta en que fueron tomadas las muestras (Cuadro 30), demuestra que fue elevado en el tercio superior, aumentó ligeramente en el tercio medio de la planta y fue más bajo aún en el tercio inferior. Del análisis de la variancia (Cuadro 32), se concluye que no hubo diferencia significativa entre los valores del PCL en los diferentes tercios de la planta muestreada.



Cuadro 30. Influencia de los tercios (superior, medio e inferior) de la planta en que se tomaran las muestras sobre el punto de compensación de luz en Pinus caribaea.

Tratamientos	Tercio superior	Tercio medio	Tercio inferior
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	3083a	3167a	3027a
Desviación estándar (s)	$\pm 157$	$\pm 79$	$\pm 79$

Cuadro 31. Influencia de las horas del día en que se tomaron las muestras, sobre el punto de compensación de luz en Pinus caribaea.

Tratamientos	Mañana (7:00 h)	Medio día (11:00 h)	Tarde (15:00 h)
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	3056a	3167a	3056a
Desviación estándar (s)	$\pm 230$	$\pm 198$	$\pm 180$

El Cuadro 32 muestra las medias de los PCL obtenidos a través del día. Fue baja en la mañana, aumentó a medio día y decreció en la tarde. En el Cuadro 32 se observa que no hubo diferencia significativa entre los valores de PCL en las diferentes horas del día.

Cuadro 32. Análisis de la variancia del efecto de radiación solar, horas del día y tercios de muestreo sobre el punto de compensación de luz en Pinus caribaea.

Fuentes de variación	G.L.	S.C.	C.M.
Radiaciones	1	296296,00	296296,00*
Tercios	2	194444,00	97222,00
Radiaciones x Tercios	2	37037,00	18518,50
Horas	2	131944,00	65972,00
Radiaciones x Horas	2	16204,00	8102,00
Tercios x Horas	4	111108,00	27777,70
Radiaciones x Tercios x Horas	4	171297,00	42824,25
Error	36	2200004,00	61111,22
Total	53	3458334,00	65251,58

En la Figura 7 se aprecia la regresión del PCL en relación a la radiación solar recibida por las hojas. La curva parabólica resultante comprueba que por cada unidad que varía la radiación solar, se produjeron incrementos no proporcionales sobre el punto de compensación de luz. El valor  $r = + 0,40$  indica que el PCL depende de la radiación solar recibida por las hojas.

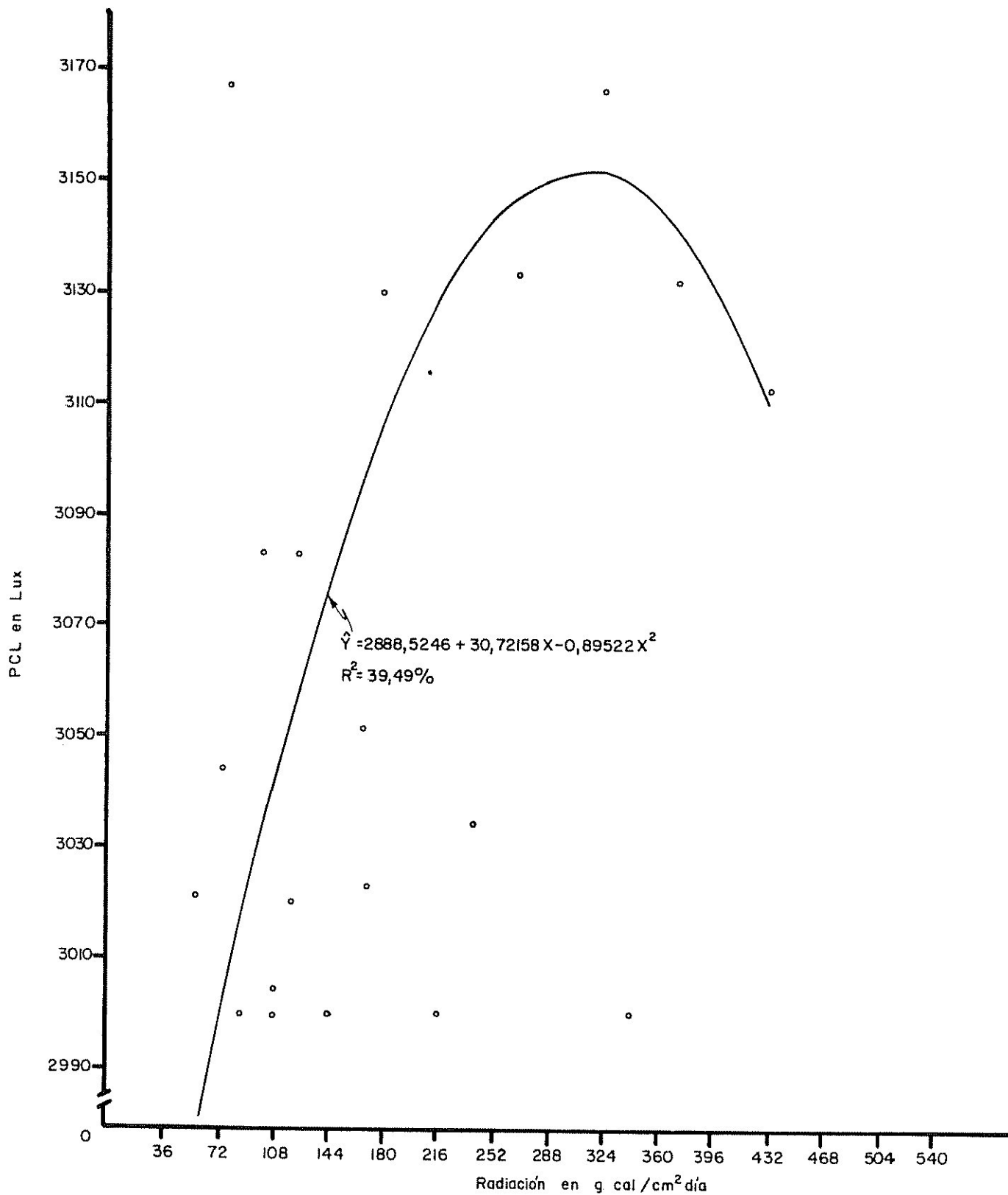


Fig. 7 Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de Pinus caribaea

4.8. El punto de compensación de luz en *Saccharum officinarum* L.

En *Saccharum officinarum* L. var. 'Barbados 4744' se encontró que el PCL en relación a los tercios de muestreo (dentro de una sepa) fue elevado para el tercio superior, menor en el tercio medio y mucho más bajo en el tercio inferior (Cuadro 33). Observando el Cuadro 35 se nota que hay significación estadística entre los PCL de los diferentes tercios muestreados.

Cuadro 33. Influencia de los tercios (superior, medio e inferior) de la planta en que se tomaran las muestras sobre el punto de compensación de luz en *Saccharum officinarum* var. 'Barbados 4744'.

Tratamientos	Tercio superior	Tercio medio	Tercio inferior
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1639a	1111b	722c
Desviación estándar (s)	$\pm 121$	$\pm 76$	$\pm 122$

En la comparación de medias, se encontró que los PCL de las hojas que estaban en el tercio superior eran altas y diferían de los PCL en el tercio medio y tercio inferior en forma altamente significativa. Así mismo el PCL del tercio medio fue superior al nivel  $P < 0,01$  que el del tercio inferior.

El PCL de *Saccharum officinarum* L. tuvo un valor bajo durante la mañana aumentó a medio día y decreció ligeramente en la tarde.

Cuadro 34. Influencia de las horas del día en que se tomaron las muestras, sobre el punto de compensación de luz en Saccharum officinarum var. 'Barbados 4744'.

Tratamientos	Mañana (7:00 h)	Medio día (11:00 h)	Tarde (15:00 h)
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	917b	1222a	1333a
Desviación estándar (s)	$\pm 111$	$\pm 593$	$\pm 810$

Cuadro 35. Análisis de la variancia del efecto de radiación solar, horas del día y tercios de muestreo sobre el punto de compensación de luz en Saccharum officinarum var. 'Barbados 4744'.

Fuentes de variación	G.L.	S.C.	C.M.
Tercios	2	7194444,00	3797222,00**
Horas	2	812449,00	406249,50**
Tercios x Horas	4	180553,00	45138,25
Error	45	2614588,00	58101,95
Total	53	10802084,00	203812,90

Como el PCL en diferentes horas resultó significativo, según el análisis de la variancia (Cuadro 35), se realizó la comparación de medias. Se encontró que el PCL al medio día fue superior en forma altamente significativa al PCL de la mañana. El PCL de la tarde fue

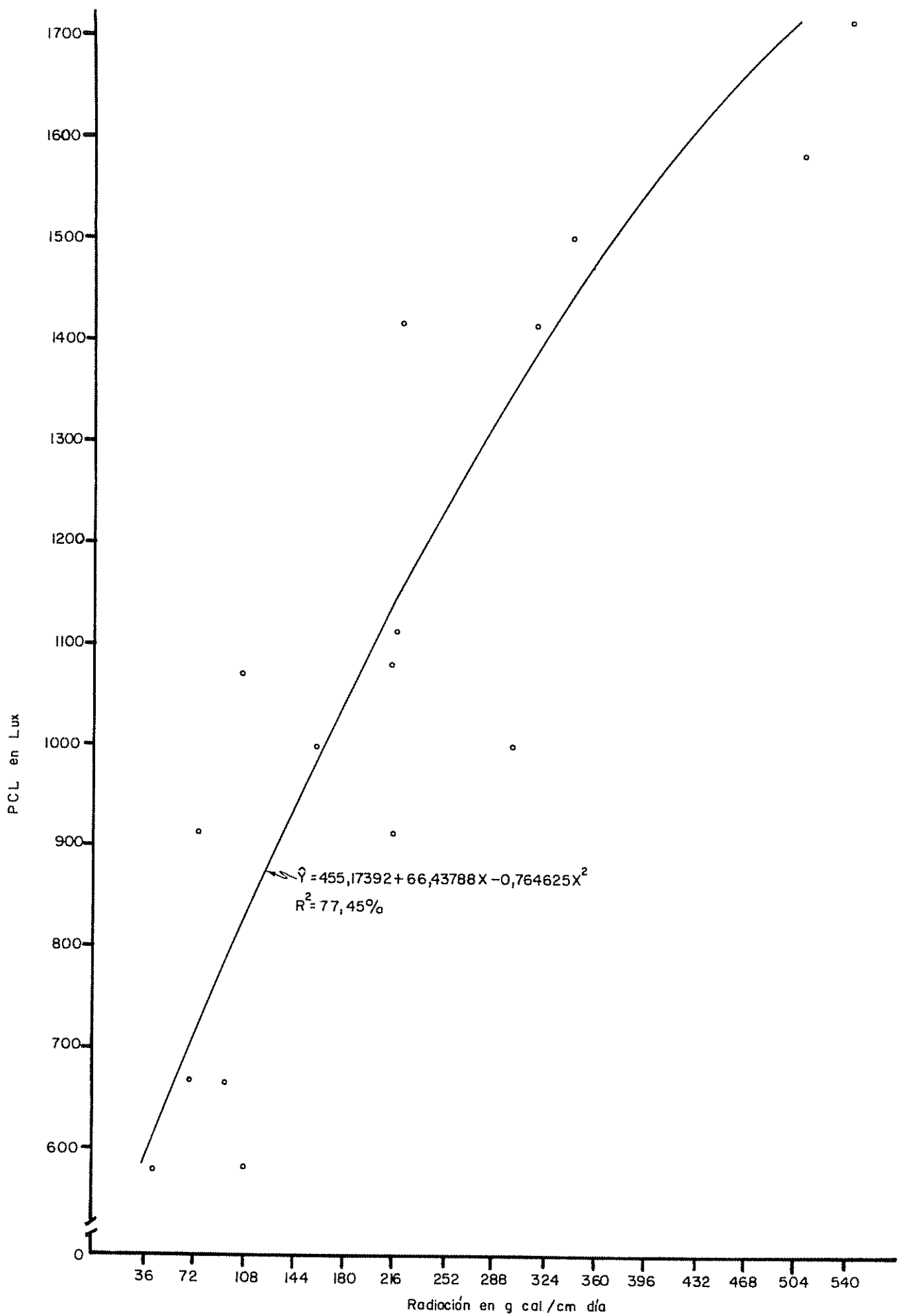


Fig 8 Curva de los puntos de compensación de luz como función de la radiación solar que recibieron las hojas de Saccharum officinarum L.

superior al PCL de la mañana al nivel  $P < 0,05$ , pero no hubo diferencia significativa entre el PCL del medio día con respecto al de la tarde.

El análisis de regresión, que se muestra en la Figura 8, indica que el PCL y la radiación solar recibida por la planta se relacionan en forma cuadrática; es decir, el aumento de la radiación solar provoca aumentos no proporcionales en el valor del PCL, pero ambos están íntimamente correlacionados ( $r = + 0,87$ ), o sea que el PCL depende de la radiación solar en un alto grado.

#### 4.9. El punto de compensación de luz en *Theobroma cacao* L.

En *Theobroma cacao* L. se encontró que el PCL en relación a la radiación solar que la planta recibió (Cuadro 36), fue alto en las hojas expuestas al sol, decreció en sombra moderada y fue mucho menor en sombra intensa.

Cuadro 36. Influencia de la radiación solar que recibieron las hojas, sobre el punto de compensación de luz en *Theobroma cacao* L.

Tratamientos	Sol	Sombra moderada	Sombra intensa
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1611a	1148b	354c
Desviación estándar (s)	$\pm 489$	$\pm 509$	$\pm 220$

Según se puede apreciar en el Cuadro 39, hay diferencias altamente significativas para radiaciones. Fue superior al nivel

$P < 0,01$  el PCL de las hojas al sol con respecto al de la sombra moderada y sombra intensa. Se observó la misma tendencia entre las hojas en sombra moderada y las hojas en sombra intensa.

El punto de compensación de luz, en relación a los tercios de la planta en que fueron tomadas las muestras, se presenta en el Cuadro 37. Fue alto en el tercio superior, disminuyó un poco en el tercio medio y fue bastante menor en el tercio inferior.

Cuadro 37. Influencia de los tercios (superior, medio e inferior) de la planta en que se tomaran las muestras sobre el punto de compensación de luz en Theobroma cacao L.

Tratamientos	Tercio superior	Tercio medio	Tercio inferior
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1130a	1111a	870b
Desviación estándar (s)	$\pm 71$	$\pm 71$	$\pm 71$

Los resultados que aparecen en el Cuadro 39 presentan una diferencia altamente significativa entre los tercios de muestreo, pero al examinar estos con mayor detalle vemos que la diferencia altamente significativa entre los tercios de muestreo corresponde al PCL del tercio superior en relación al tercio inferior. Además el PCL del tercio medio fue también mayor que el tercio inferior, pero el PCL del tercio superior no fue significativo comparado con el PCL del tercio medio.

En el Cuadro 38 aparecen los valores promedios del PCL durante



las horas del día en que se hizo el muestreo. Se encontró que el PCL en la mañana fue bajo, aumentó ligeramente a medio día y bajó en la tarde. En el Cuadro 39 se puede apreciar que las diferencias entre las horas del día del muestreo no tuvieron significación para esta especie.

Cuadro 38. Influencia de las horas del día en que se tomaron las muestras, sobre el punto de compensación de luz en Theobroma cacao L.

Tratamientos	Mañana (7:00 h)	Medio día (11:00 h)	Tarde (15:00 h)
Medias ( $\bar{X}$ )	982a	1102a	1028a
Desviación estándar (s)	$\pm 714$	$\pm 787$	$\pm 581$

Cuadro 39. Análisis de la variancia del efecto de radiación solar, horas del día y tercios de muestreo sobre el punto de compensación de luz en Theobroma cacao L.

Fuentes de variación	G.L.	S.C.	C.M.
Radiaciones	2	1129628,00	564814,00 *
Tercios	2	21907406,00	10953703,00**
Radiaciones x Tercios	4	518520,00	12963,00
Horas	2	199073,00	99536,50
Radiaciones x Horas	4	324074,00	81018,50
Tercios x Horas	4	671296,00	167824,00
Radiaciones x Tercios x Horas	8	888887,00	111110,90
Error	54	7375006,00	136574,18
Total	80	31013889,00	40757,89



Entre el punto de compensación de luz y la radiación solar recibida por las hojas de Theobroma cacao L. hubo una relación cuadrática, tal como se aprecia en la Figura 9. La correlación entre esas dos variables tiene un valor de  $r = + 0,57$ .

4.10. El punto de compensación de luz en Toona ciliata

En Toona ciliata el PCL en relación a los tercios de muestreo (Cuadro 40) mostró un valor alto para el tercio superior, fue menor en el tercio medio, para aumentar nuevamente en el tercio inferior.

Cuadro 40. Influencia de los tercios (superior, medio e inferior) de la planta en que se tomaran las muestras sobre el punto de compensación de luz en Toona ciliata.

Tratamientos	Tercio superior	Tercio medio	Tercio inferior
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1444b	1222a	1250a
Desviación estándar (s)	$\pm 48$	$\pm 144$	$\pm 221$

El Cuadro 42 indica que hubo diferencia significativa entre los valores de PCL en los diferentes tercios. Analizando las medias se encontró que su valor al nivel superior fue alto y difirió en forma altamente significativa con respecto al tercio medio e inferior.

El PCL en relación a las horas del día en que fueron tomadas las muestras, se presentan en el Cuadro 41. Los datos indican que el PCL fue bajo en horas de la mañana, aumentó a medio día y también

por la tarde. Como el PCL en diferentes horas resultó significativo en el análisis de la variancia (Cuadro 42), se realizó la comparación de medias y se obtuvo el siguiente resultado: el PCL de la tarde y del medio día fueron superiores y diferían en forma altamente significativa con respecto al PCL de la mañana, pero el PCL de la tarde no fue estadísticamente superior al PCL del medio día.

Cuadro 41. Influencia de las horas del día en que se tomaron las muestras, sobre el punto de compensación de luz en Toona ciliata.

Tratamientos	Mañana (7:00 h)	Medio día (11:00 h)	Tarde (15:00 h)
Medias ( $\bar{X}$ ) en lux	1277a	1277a	1361b
Desviación estándar (s)	$\pm$ 48	$\pm$ 48	$\pm$ 48

Cuadro 42. Análisis de la variancia del efecto de radiación solar, horas del día y tercios de muestreo sobre el punto de compensación de luz en Toona ciliata.

Fuentes de variación	G.L.	S.C.	C.M.
Tercios	2	506944,00	253472,00**
Horas	2	355832,00	197916,00**
Tercios x Horas	4	222220,00	55555,00
Error	45	1958338,00	43518,62
Total	53	3083334,00	1027778,00

## 5. DISCUSION

### 5.1. Influencia de la radiación solar recibida por las hojas

En las diez especies estudiadas se encontró una relación estrecha entre el punto de compensación de luz y la cantidad de radiación solar que reciben las plantas en su habitat natural. Las hojas expuestas al sol, siempre tuvieron un PCL más elevado de aquellas que se encontraron en la sombra moderada o sombra intensa. Las hojas en sombra moderada tuvieron un PCL que fue estadísticamente superior al de las hojas en sombra intensa. Es decir, el valor del PCL fue disminuyendo a medida que disminuyó la intensidad de luz que recibieron las hojas.

Los procesos de fotosíntesis y de respiración que determinan el PCL (12), incrementan con el aumento de la temperatura. Las hojas expuestas a la radiación solar tienen mayor temperatura y por consiguiente un mayor valor en el PCL. Más aún, si se considera que las hojas sombreadas tienen una menor actividad fotosintética que las expuestas al sol.

Estos resultados concuerdan con los obtenidos por diversos autores, tales como Ashton (2), Lieth y Ashton (24), Lieth (23), Johnston de Olivares (18), Hosokawa y Odani (16) y Kamer y Kozlowski (20), quienes llegaron a la conclusión que la vida previa de las plantas o de sus partes, de acuerdo con la intensidad de la luz a que estaban sometidas, es un factor determinante en la magnitud de su punto de compensación de luz y de la distribución geográfica de las especies.

En el Cuadro 43 se muestran las diferencias en el PCL entre: sol, sombra moderada y sombra intensa para cada especie estudiada. Se aprecia que por sus puntos de compensación de luz relativamente altos, Anthocephalus cadamba, Eucalyptus deglupta, Pinus caribaea, Citrus sinensis, Macadamia integrifolia y Macadamia tetraphylla serían plantas "heliófilas", mientras que las especies Coffea dewevrei y Theobroma cacao, por sus puntos de compensación relativamente más bajos que los anteriores, serían plantas "umbrófilas". No puede hacerse ninguna afirmación de esta naturaleza en Toona ciliata y Saccharum officinalis por no haberse tomado los PCL en relación a la luminosidad en estas especies. Es decir todas las plantas estaban igualmente iluminadas.

Las hojas de la periferia del árbol reciben luz con un máximo de intensidad, en cambio, las hojas que están en la parte interior del árbol reciben luz de mucho menor intensidad. Además las hojas expuestas al sol contienen más materia seca, menos agua y una relación peso-superficie mayor que las de sombra (29). Esto concuerda perfectamente con los conceptos establecidos por Shibles y Weber (39), Williams et al. (44), Loomis et al. (26) y Watson (43). Todos estos autores afirmaban que la mayor producción de materia seca debería ocurrir cuando el índice de área foliar máxima coincidiese con las condiciones más favorables para la fotosíntesis. Un índice superior al óptimo produce el autosombreamiento y por consiguiente la tasa de asimilación neta declina. Un índice de área foliar muy bajo produce un desperdicio de energía, cuya importancia agronómica ha sido señalado por Monteith citado por Chang (9).

Cuadro 43. Puntos de compensación de luz (en lux) de algunas especies tropicales en relación a intensidades de luz, horas del día y tercios muestreados (valores promediados de tres repeticiones).

ESPECIES	T R A T A M I E N T O S							"TERCIOS"		
	"LUZ"			"HORAS"				Superior	Medio	Inferior
	Sol	Sombra Moderada	Sombra Intensa	Mañana 7:00 h	Medio Día 11:00 h	Tarde 15:00 h				
1) <u>Anthocephalus cadamba</u>	1454 <sup>a</sup>	667 <sup>b</sup>	----	986 <sup>a</sup>	1194 <sup>b</sup>	1000 <sup>a</sup>	1181 <sup>a</sup>	1042 <sup>ab</sup>	958 <sup>b</sup>	
2) <u>Eucalyptus deglupta</u>	1528 <sup>a</sup>	1056 <sup>b</sup>	----	1194 <sup>b</sup>	1389 <sup>ab</sup>	1242 <sup>a</sup>	1264 <sup>ab</sup>	1389 <sup>a</sup>	1172 <sup>b</sup>	
3) <u>Pinus caribaea</u>	3148 <sup>a</sup>	3037 <sup>b</sup>	----	3056 <sup>a</sup>	3167 <sup>a</sup>	3056 <sup>a</sup>	3083 <sup>a</sup>	3167 <sup>a</sup>	3028 <sup>a</sup>	
4) <u>Toona ciliata</u>	-----	-----	----	1277 <sup>b</sup>	1277 <sup>a</sup>	1361 <sup>a</sup>	1444 <sup>b</sup>	1222 <sup>a</sup>	1250 <sup>a</sup>	
5) <u>Coffea dewevrei</u>	1232 <sup>a</sup>	791 <sup>b</sup>	426 <sup>c</sup>	791 <sup>a</sup>	824 <sup>a</sup>	833 <sup>a</sup>	861 <sup>a</sup>	824 <sup>a</sup>	763 <sup>a</sup>	
6) <u>Citrus sinensis</u>	1435 <sup>a</sup>	1176 <sup>b</sup>	917 <sup>c</sup>	1083 <sup>b</sup>	1232 <sup>a</sup>	1213 <sup>a</sup>	1176 <sup>a</sup>	1176 <sup>a</sup>	1176 <sup>a</sup>	
7) <u>Macadamia integrifolia</u>	1519 <sup>a</sup>	1185 <sup>b</sup>	944 <sup>c</sup>	1074 <sup>b</sup>	1278 <sup>a</sup>	1296 <sup>a</sup>	1259 <sup>a</sup>	1213 <sup>a</sup>	1176 <sup>a</sup>	
8) <u>Macadamia tetraphylla</u>	1657 <sup>a</sup>	1213 <sup>b</sup>	833 <sup>c</sup>	1120 <sup>b</sup>	1343 <sup>a</sup>	1241 <sup>c</sup>	1213 <sup>a</sup>	1139 <sup>a</sup>	1361 <sup>b</sup>	
9) <u>Theobroma cacao</u>	1611 <sup>a</sup>	1148 <sup>b</sup>	354 <sup>c</sup>	982 <sup>a</sup>	1102 <sup>a</sup>	1028 <sup>a</sup>	1130 <sup>a</sup>	1111 <sup>a</sup>	870 <sup>b</sup>	
10) <u>Saccharum officinarum</u>	-----	-----	----	917 <sup>b</sup>	1222 <sup>a</sup>	1333 <sup>a</sup>	1639 <sup>a</sup>	1111 <sup>b</sup>	722 <sup>c</sup>	

NOTA: No hay diferencia significativa entre las medias que tienen la misma letra.

## 5.2. Horas del día en que se tomaron las muestras

Cuatro de las diez especies estudiadas presentaron diferencias altamente significativas en PCL con respecto al momento de muestreo, siendo el medio día superior a la mañana. Por otra parte, para las especies Anthocephalus cadamba, Eucalyptus deglupta y Toona ciliata, el PCL del medio día fue superior a la mañana al 5% de probabilidades.

El PCL correspondiente al medio día fue significativamente superior al 5% de probabilidades con respecto al de la tarde en solamente dos especies Anthocephalus cadamba y Macadamia tetraphylla. El PCL de la tarde en la mayoría de las especies fue superior a la mañana en forma altamente significativa.

La explicación de estos resultados debe buscarse en la variación del PCL con la temperatura (32). Al analizar los resultados se encuentra que en siete de las diez especies estudiadas el PCL fue mayor al medio día que en la mañana o en la tarde.

La temperatura aumenta junto con la intensidad lumínica (1, 13, 23) y alcanza un máximo a medio día cuando los rayos solares inciden perpendicularmente. Al mismo tiempo el valor del albedo es cero o muy próximo a cero (41).

Fluctuaciones naturales de la radiación solar (22, 30), como turbidez, movimiento de las hojas, variación de la exposición de las hojas por cambio de posición del sol, etc. se reflejarán también en la temperatura de los órganos.



Lo descrito concuerda con los resultados obtenidos por Lieth (23) y Barragán (3), quienes encontraron que la hora del día en que se toma la muestra hace variar el PCL, de modo que el máximo se produce generalmente al medio día siendo menor en la mañana y en la tarde.

### 5.3. Tercios de la planta en que se tomaron las muestras

El PCL correspondiente a las hojas del tercio superior (altura del árbol en que se tomó la muestra) fue significativamente mayor a los tercios medio e inferior en solamente 4 de las 10 especies estudiadas. En 3 especies el PCL de las hojas del tercio medio fueron significativamente superior al de las hojas que se encontraban en el tercio inferior; no se encontró otra diferencia (Cuadro 43). Esto se debe a que las hojas de la parte alta reciben una mayor radiación solar que las otras (30), y además, por el sombreamiento que producen las hojas superiores sobre las inferiores (43).

Todo lo expuesto concuerda con los resultados obtenidos por Hosokawa y Odani (16) quienes encontraron que en musgos epífitos el PCL estaba en relación directa con la cantidad de luz que recibieron en su ambiente natural. Los valores eran altos en ramas superiores y en la corona y bajos en las ramas inferiores.

### 5.4. Tendencia del punto de compensación en las especies estudiadas

En las diez especies estudiadas la tendencia del punto de compensación de luz, en relación a la intensidad luminosa recibida por las

plantas, fue cuadrática. Esto es explicable por la variación de la intensidad lumínica debido a muchos factores (22, 41); los que ocasionan variaciones no proporcionales en el PCL. La curva resultante puede proporcionar el PCL de la especie, conociendo la radiación total del lugar. También sirve para pronosticar el comportamiento de esa especie en otro lugar, conociendo su PCL.

El conocimiento del PCL de las especies cultivadas tiene valor teórico y práctico pues por medio de él nos enteramos cual es el mínimo de radiación solar para cada especie. Este mínimo varía considerablemente de una especie a otra. De esto se deduce que el PCL es uno de los factores que determinan la distribución de las especies (17). Se sabe además, que la eficiencia de utilización de la energía lumínica es menor cuando la energía se pierde por no ser interceptada por el follaje lo cual ocurre cuando muchas hojas están en la sombra. Desde este punto de vista se debe tender a buscar plantas, que puestas en condiciones adecuadas, tengan una máxima área foliar expuesta a la luz directa del sol (con menos hojas a la sombra). Al estar sembradas a un distanciamiento adecuado, se logre que todas las hojas o por lo menos la mayoría fotosinteticen al máximo. Por consiguiente es importante realizar investigaciones tendientes a determinar en todas las especies cultivadas el PCL, índice de área foliar y punto de saturación de luz para un conocimiento adecuado de la "EFICIENCIA FOTOSINTETICA" de cada especie.

## 6. CONCLUSIONES

De los resultados obtenidos se concluye lo siguiente:

### 6.1. El punto de compensación de luz en relación a la radiación solar.

- a) En todas las especies estudiadas existe una alta correlación entre la radiación solar que un órgano ha recibido y su punto de compensación de luz.
- b) Las hojas expuestas a más luz tienen un PCL mayor que las hojas menos expuestas en todas las especies estudiadas.

### 6.2. Hora del día en que se toma la muestra

El PCL del medio día fue superior al de la mañana y al de la tarde excepto en Coffea dewevrei, Macadamia integrifolia y en Toona ciliata plantas en las cuales el PCL de la tarde fue relativamente superior al del medio día.

### 6.3. Nivel de muestreo (altura de la planta en que fue tomada la muestra).

- a) Las hojas de las partes altas de las plantas tienen un PCL mayor que el tercio medio y bajo, con excepción de Citrus sinensis, Coffea dewevrei, Macadamia integrifolia y Pinus caribaea, en las cuales los PCL de los distintos tercios fueron iguales o no hubo diferencia significativa entre ellos.

b) En Macadamia tetraphylla, Citrus sinensis y Macadamia integrifolia hay un incremento adicional del PCL por interacción de los factores radiaciones y tercios.

6.4. Tendencia del PCL con respecto a la radiación solar

El PCL aumenta en forma no proporcional al incremento de la radiación (cuadrática), en todas las especies estudiadas.

## 7. RESUMEN

Debido a la importancia agronómica, fisiológica y práctica de un adecuado conocimiento del punto de compensación de luz (PCL), y considerándolo como punto de partida para estudios posteriores sobre eficiencia fotosintética, se llevó a cabo este trabajo en el laboratorio de Fisiología Vegetal y campos de experimentación del Centro Tropical de Enseñanza e Investigación del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, en Turrialba, Costa Rica. Los estudios tenían como finalidad determinar y estudiar la variación del PCL en algunas especies de plantas cultivadas en los trópicos en función de tres factores: radiación solar, horas del día y alturas de las hojas en la planta.

Las especies usadas fueron: Anthocephalus cadamba, Eucalyptus deglupta, Coffea dewevrei, Saccharum officinarum, Citrus sinensis, Macadamia integrifolia, Macadamia tetraphylla, Theobroma cacao, Pinus caribaea y Toona ciliata. Se seleccionaron plantas que representaban bien su especie, y se usó una misma planta para todos los muestreos.

El PCL se midió por el método de Lieth, el cual se basa en la sensibilidad del rojo de cresol a pequeños cambios de la presión parcial de CO<sub>2</sub> en la atmósfera de un sistema cerrado.

En las diez especies estudiadas el PCL y la radiación solar recibida por las hojas estaban altamente correlacionados. Las hojas expuestas al sol siempre tenían un PCL más elevado de las que se encontraban en sombra moderada o sombra intensa. Así mismo las hojas en

sombra moderada tenían un PCL estadísticamente superior al de las hojas en sombra intensa.

La hora del día en que se tomó la muestra resultó ser un factor importante en la determinación del PCL de las especies estudiadas. Al medio día las hojas tuvieron un PCL mayor que en la mañana o la tarde en ocho de las diez especies estudiadas, y a su vez el PCL de la tarde fue superior al de la mañana en forma altamente significativa.

El efecto de la altura de las hojas en la planta sólo resultó significativo en cuatro de las diez especies, en los cuales el tercio superior fue mayor que el tercio medio e inferior; igual efecto se encontró en el tercio medio con respecto al tercio inferior en tres de las especies.

## 7a. SUMMARY

This work was carried out in the Plant Physiology Laboratory and in the experimental fields of the Tropical Training and Research Center of the Inter-American Institute of Agricultural Sciences of the OAS, at Turrialba, Costa Rica, due to the agronomical, physiological and practical importance of an adequate knowledge of the light compensation point for future studies in photosynthetic efficiency. The investigations were aimed at determining and studying the variation of the light compensation point in some species of cultivated plants in the tropics in relation to three factors: solar radiation, hours of the day and height of leaves in the plant.

The species examined were: Anthocephalus cadamba, Eucalyptus deglupta, Coffea dewevrei, Saccharum officinarum, Citrus sinensis, Macadamia integrifolia, Macadamia tetraphylla, Theobroma cacao, Pinus caribaea y Toona ciliata. Always, plants which represented well each species were chosen and the same individual plant was sampled all the time.

The light compensation point was measured following the method proposed by Lieth, which is based on the sensitivity of cresol red to slight changes of the partial pressure of CO<sub>2</sub> in the atmosphere of a closed system.

In the ten plant species studied, the light compensation points and the sunlight received by the leaves were highly correlated. Those leaves exposed to full sunlight always showed a higher light compensation point than those in moderate or intense shade.

The hour of the day in which the samples were taken proved to be an important factor in the determination of the light compensation points of the plant species studied. At noon the leaves showed the highest values compared to early morning and late afternoon in eight out of ten plant species. Similarly the light compensation point in the afternoon was significantly higher than in the morning.

The effect of height of sampling proved to be significant in four of the ten species studied, whereby the upper third gave higher values than the center and lower thirds. The same was true for three species when comparing the center third and the lower third of the plants.



8. LITERATURA CITADA

1. ADAMS, M. S. y STRAIN, B. R. Photosynthesis in stems leaves of Cercidium floridum: Spring and Summer diurnal field response and relation to temperature. *Oecologia Plantarum* 3(4):285-290. 1968.
2. ASHTON, D. H. Growth under shade and compensation points of Eucalyptus regnans. In International Botanical Congress, 9th., Montreal, 1959. Proceedings. Toronto, University of Toronto, 1959. v. 2, p. 10.
3. BARRAGAN, J. J. Estudio comparativo del punto de compensación de luz de varias plantas tropicales. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1970. 67 p. (mimeo).
4. BAYENS, J. Nutrición de las plantas de cultivo. Versión española de J. M. Mateo Box y P. Urbano Terron. Madrid, Lemos, 1970. 631 p.
5. BERLATO, M. Analise de alguns elementos componentes do Agroclima do Estado do Rio Grande do Sul. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1970. 118 p. (mimeo).
6. BOHNING, R. H. y BURNSIDE, C. A. The effect of light intensity on rate of aparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. *Am. J. Bot.* 44(8):557-561. 1956.
7. BUDOWSIKI, G. y SCHREUDER, G. F. The climate at Turrialba. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. Comunicaciones de Turrialba nº 68. 1962. 36 p.
8. BURGOS, J. J., GONZALEZ, E. y CARRILLO, J. S. Estimación de la radiación global en Venezuela. *Agronomía Tropical (Venezuela)* 15(1-4):75, 99. 1965.
9. CHANG, JEN-HU. Climate and agriculture: an ecological survey. Chicago, Aldine, 1968. 304 p.
10. DEVLIN, R. M. Plant physiology. New York, Reinhold, 1966. 564 p.
11. EMERSON, R. y CHALMERS, R. On the efficiency of photosynthesis above and below compensation of respiration. In Gaffron, H. et al. Research in photosynthesis. New York, Interscience, 1957. pp. 349-352.
12. GAFFRON, H. Energy storage: photosynthesis. In Steward, F. C. Plant Physiology a treatise. New York, Academic Press, 1960. pp. 8-73.

13. HEATH, O. V. S. y MEIDNER, H. Compensation points and carbon dioxide enrichment for lettuce growth under glass in winter. *Journal of Experimental Botany* 18(57):746-751. 1967.
14. HEINICKEM A. J. y CHILDERS, N. F. The daily rate of photosynthesis during the growing season 1935 of a young apple trees of bearing age. New York (Cornell), Agricultural Experiment Station. 1937. Mem 201, pp. 3-52.
15. HOLDRIDGE, L. R. Life zone ecology. San José, Costa Rica, Tropical Science Center, 1967. 206 p.
16. HOSOKAWA, T. y ODANI, N. The daily compensation period and vertical ranges of epiphytes in beech forest. *Journal of Ecology* 45(3):901-915. 1957.
17. JANSEN, W. A. y KAVALJIAN, L. G. La biología vegetal en nuestros días: avances y problemas. Trad. de la 2a. edición en inglés de Ana María Palazon Mayoral. México, Herrero Hnos., 1968. 249 p.
18. JOHNSTON DE OLIVARES, M. Determinación del punto de compensación de luz de algunas plantas tropicales. Tesis Mag.Sc. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1969. 67 p. (mimeo).
19. KOK, B. Efficiency of photosynthesis. In Ruhland, W. et al. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Springer-Verlag 5(1): 566-663. 1960.
20. KRAMER, P. J. y KOZLOWSKI, T. T. *Physiology of trees*. New York, MacGraw-Hill, 1960. pp. 74-96.
21. LEE, A. E. *Plant growth and development, a laboratory book*. Boston, D. C. Heath, 1963. p. 15.
22. LEOPOLD, A. C. *Plant growth and development*. New York, McGraw-Hill, 1964. 466 p.
23. LIETH, H. Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen. I. *Mitteilung-Planta* 54(5):530-554. 1960.
24. \_\_\_\_\_ y ASHTON, D. H. The light compensation points of some herbaceous plants inside and outside deciduous woods in Germany. *Canadian Journal of Botany* 39(5):1255-1259. 1961.
25. \_\_\_\_\_ y VOGT, M. Der Lichtkompensationspunkt einiger Waldschattenpflanzen im Sommer and im Frühjar. In *International Botanical Congress, 9th., Montreal, 1959. Proceedings*. v. 2:227-228. 1959.

26. LOOMIS, R. S. et al. Quantitative descriptions of foliage display and light absorption in field communities of corn plants. *Crop Science* 8(3):352-356. 1968.
27. LUGO, A. E. Photosynthetic studies on rain forest seedlings. Puerto Rico, Nuclear Center, San Juan. *Bulletin of the Ecological Society of America* 43(3):93. 1965.
28. LUNDEGARDH, H. Plant physiology. Trad. del alemán por F. M. Irvine. Londres, Oliver-Boyd, 1966. pp. 120-126.
29. MAHOTIERE, S. Efecto de la luz solar sobre temperatura y movimiento de estomas en las hojas del cafeto (*Coffea arabica* L.). Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1967. 103 p. (mimeo).
30. MCCREE, K. J. y LOOMIS, R. S. Photosynthesis in fluctuating light. *Ecology* 50(3):422-428. 1969.
31. MEYER, B. S., ANDERSON, D. B. y BÖHNING, R. H. Introduction to plant physiology. New York, D. Van Nostrand, 1960. 548 p.
32. MÜLLER, D. Die Kohlenzäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. *Planta* 6:22-39. 1928. (Original no consultado, citado en Russell, R. S. *Journal Ecology* 28(2):289-309. 1940).
33. ODUM, E. P. Ecología. Serie moderna de Biología. Traducido del inglés por Blaistan, R. J. México, D. F., Editorial Continental, S. A. 1965. 211 p.
34. PAVLETIC, Z. Kolorimetrijsko odredivanje Kompensacione tocke Svijetta Kod Kormofita. *Acta Botánica Croatica* 17:113-149. 1958. (Original no consultado; citado en Lieth, H. and Ashton, D. H. *Canadian Journal of Botany* 39(5):1255-1259. 1961).
35. PHILLIPSON, J. Ecología energética. Traducción de T. J. Galizia, Sao Paulo, Editora Nacional, Brasil, 1927. 93 p.
36. PLATZER, H. Untersuchungen über die Assimilation und Atmung der Wasserpflanzen. (Original no consultado; citado en Lieth, H. *Planta* 54(5):530-554. 1960).
37. RABINOWITCH, E. I. Photosynthesis and related processes. *Interscience* 2(1):981-983. 1951.
38. ROSE, G. W. Agricultural physics. Oxford, Pergamon Press, 1966. 226 p.

39. SHIBLES, R. M. y WEBER, C. R. Interception of solar radiation and dry matter production by various soybean planting patterns. *Crop Science* 6:55-59. 1966.
40. STREET, H. E. D. Sc. (Lond), *Plant metabolism*. Oxford, Pergamon Press, 1963. 238 p.
41. TROJER, H. *Introducción a la meteorología y climatología agrícola tropical*. Turrialba, IICA, 1968. 171 p. (mimeo).
42. WASSINK, E. C., RICHARSON, S. D. y PIETERS, G. A. Photosynthetic adaptation to light intensity in leaves of *Acer pseudoplatanus*. *Acta Botánica Neerlandica* 5:247-256. 1956.
43. WATSON, D. J. The dependence of net assimilation rate on leaf area index. *Ann. Bot.* 5(N.S.)22:37-55. 1958.
44. WILLIAMS, W. A., LOOMIS, R. S. y LEPLEY, C. R. Vegetative growth of corn as affected by population density. I. Productivity in relation to interception of solar radiation. *Crop Science* 5:211-215. 1965.
45. WILSON, C. L. y LOOMIS, W. E. *Botany*. 3rd. ed. New York, Holt, Reinhart and Winston, 1962. 573 p.

A P E N D I C E

Datos tomados en la Estación Meteorológica, situada a pocos metros al norte de la laguna del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, Turrialba, Costa Rica. Elevación 602 m (1962 pies), latitud 9°53' N, longitud 83° 38' W.

Temperatura	Julio 1970	Agosto 1970	Setiembre 1970	Octubre 1970	Noviembre 1970
Media	21,9°C	21,7°C	21,8°C	21,9°C	20,5°C
Promedio de las máximas	27,3°C	27,1°C	27,3°C	27,4°C	25,1°C
Promedio de las mínimas	18,9°C	18,4°C	18,4°C	18,4°C	17,6°C
Máxima absoluta	29,1°C	29,7°C	28,5°C	28,5°C	28,8°C
Mínima absoluta	17,0°C	16,3°C	16,5°C	16,0°C	13,7°C
<u>Precipitación</u>					
Total mensual	218 mm	297,0 mm	329,9 mm	129,6 mm	391,9 mm
Días con 0,1 o más	29	29	27	23	24
Máximo por día	76,5 mm	49,3 mm	89,6 mm	27,9 mm	115,3 mm
<u>Brillo solar</u>					
Duración de la iluminación:					
Total mensual	135,5 horas	129,4 horas	131,1 horas	151,1 horas	100,4 horas
Promedio diario	4,37 "	4,17 "	4,37 "	4,87 "	3,34 "
<u>Radiación</u>					
Total mensual	13.893 cal/cm <sup>2</sup>	13.569 cal/cm <sup>2</sup>	14.337 cal/cm <sup>2</sup>	15.180 cal/cm <sup>2</sup>	11.256 cal/cm <sup>2</sup>
Promedio diario	448,16 "	437,71 "	477,90 "	489,68 "	375,20 "
Máxima diaria	651 "	672 "	666 "	684 "	654 "
<u>Humedad relativa</u>					
Promedio diario	86,7%	87,7%	88 %	87,5%	89,6%
Promedio de las mínimas	55,6%	56,9%	57,4%	57,3%	62,5%
Mínima absoluta	42 %	44 %	45 %	44 %	43 %

Punto de compensación de luz de Anthocephalus cadamba

Repeticiones	SOL									SOMBRA MODERADA									TOTAL
	T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			
	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	
1	1500	2250	2000	1000	1500	1500	1500	1250	1500	1500	1500	1500	750	750	750	1000	1000	1000	500
2	1500	1500	1250	1000	1500	1250	1000	1000	1250	1250	1250	1250	750	750	500	500	500	500	500
3	1500	2000	1500	1500	2000	1500	1500	1500	1250	1000	1000	1000	750	750	500	750	500	500	500
SxTxh	4500,0	5750,0	4750,0	3500,0	5800,0	4250,0	3750,0	4000,0	3750,0	4000,0	3750,0	2250,0	2250,0	1750,0	2250,0	2000,0	2000,0	2250,0	1500,0
S	S <sub>1</sub> = 39250,0																		S <sub>2</sub> = 18000,0
T	T <sub>1</sub> = 21250,0																		T <sub>2</sub> = 18750,0
h	h <sub>1</sub> = 17750,0																		h <sub>2</sub> = 21500,0
																			57250,0
																			57250,0
																			57250,0

= 7 A.M.  
 h<sub>1</sub> = 11 A.M.  
 h<sub>2</sub> = 3 P.M.  
 h<sub>3</sub> = 3 P.M.  
 T<sub>1</sub> = Nivel alto  
 T<sub>2</sub> = Nivel medio  
 T<sub>3</sub> = Nivel bajo

Punto de Compensación de Luz de Citrina - Escondida L.

Repeticiones	SOL									SOBREA MODERADA									SOBREA INTENSA									
	T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			TOTAL
	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>				
1	1500	1750	1500	1500	1500	1500	1000	1250	1500	1250	1250	1250	1250	1000	1000	1000	1500	1500	1500	1000	1000	1000	1000	1000	1000	750		
2	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1500	750	1250	1250	1250	1000	1250	1250	1500	1500	1500	1000	1000	1000	1000	1000	1000	750		
3	1500	1500	1500	1000	1250	1500	1250	1000	1750	1000	1250	1000	1000	1000	1250	1250	1250	1250	1250	1000	1000	1000	1000	1000	1000	750		
SxTxh	4500,0	4750,0	4500,0	4000,0	4250,0	4000,0	3750,0	4250,0	4750,0	3000,0	3000,0	3500,0	3500,0	2750,0	3250,0	3750,0	4250,0	3500,0	4000,0	3000,0	3000,0	3500,0	3500,0	3500,0	2500,0	2250,0		
S	S <sub>1</sub> = 38750,0									S <sub>2</sub> = 31750,0										S <sub>3</sub> = 31750,0						95250,0		
T	T <sub>1</sub> = 31750,0									T <sub>2</sub> = 31750,0										T <sub>3</sub> = 31750,0						95250,0		
h	h <sub>1</sub> = 28250,0									h <sub>2</sub> = 33250,0										h <sub>3</sub> = 32750,0						95250,0		

h<sub>1</sub> = 7 A.H.  
h<sub>2</sub> = 11 A.H.  
h<sub>3</sub> = 3 P.H.

T<sub>1</sub> = Nivel alto  
T<sub>2</sub> = Nivel medio  
T<sub>3</sub> = Nivel bajo



Punto de compensación de luz de Coffea desarroll. 7-3446

Repeticiones	S O L									SOMBRA HOBRADA									SOMBRA INTENSA																																						
	T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			TOTAL																													
	h <sub>1</sub>	b <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	b <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	b <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	b <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	b <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	b <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	b <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	b <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>		h <sub>3</sub>																												
1	1250	1250	1500	1500	1500	1500	1000	1000	1000	1000	750	750	750	750	750	500	500	500	750	750	750	500	500	500	250	250	250	250	250	250	250																										
2	1250	1000	1250	1000	1000	1000	1500	1000	1000	1000	750	750	750	750	750	500	500	500	500	500	500	1000	1000	1000	250	250	250	250	250	250	250																										
3	1000	1250	1250	1500	1250	1000	1000	750	750	750	1000	1000	750	1000	750	1000	1000	1000	500	500	500	750	750	1000	500	500	500	500	500	500	250	250																									
<b>SxTxh</b>	3500,0	3500,0	4000,0	4000,0	3750,0	4250,0	3500,0	3500,0	3500,0	3250,0	2500,0	2750,0	2250,0	2250,0	2000,0	2500,0	2500,0	1850,0	1750,0	1750,0	1250,0	1000,0	1000,0	1500,0	1000,0	1000,0	1000,0	1250,0	1000,0	1000,0	1000,0	1000,0																									
S																												S <sub>1</sub> = 33250,0	S <sub>2</sub> = 21350,0	S <sub>3</sub> = 1500,0																											
T																												T <sub>1</sub> = 23250,0	T <sub>2</sub> = 22250,0	T <sub>3</sub> = 29600,0																											
h																												h <sub>1</sub> = 21350,0	h <sub>2</sub> = 22250,0	h <sub>3</sub> = 22500,0																											
66100,0																																																									
66100,0																																																									
66100,0																																																									

Punto de Compensación de Luz de Eucalyptus deglupta

Repeticiones	SOL									SOMBRA MODERADA									TOTAL	
	T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>				
	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>		
1	1500	1750	1500	1500	2000	1750	1750	1500	1250	1250	1250	1000	1000	750	1000	1000	1000	1500	1250	
2	1500	1250	1250	1500	1750	1500	1250	1500	1500	1500	1500	1000	1250	1000	1000	1000	1000	1000	750	1000
3	1750	1750	1750	1500	1750	1750	1000	1500	1250	1250	1250	750	1000	1000	1000	1000	1000	1250	1000	1000
Sxtmh	4750,0	4750,0	4500,0	4500,0	5500,0	5000,0	3500,0	4750,0	4000,0	4000,0	2750,0	3250,0	2750,0	3000,0	3250,0	3750,0	3000,0	3500,0	3250,0	3250,0
S	S <sub>1</sub> = 41250,0																		69750,0	
T	T <sub>1</sub> = 22750,0																		69750,0	
h	h <sub>1</sub> = 21500,0																		69750,0	
	S <sub>2</sub> = 28500,0																			
	T <sub>2</sub> = 25000,0																			
	h <sub>2</sub> = 25000,0																			



Punto de Compensación de Luz de Macadamia reabreviada

Repeticiones	SOL									SOMBRA SOBREPADA									SOMBRA INTENSA									TOTAL							
	T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>										
	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	b <sub>1</sub>	b <sub>2</sub>	b <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	b <sub>1</sub>	b <sub>2</sub>	b <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	b <sub>1</sub>	b <sub>2</sub>	b <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	b <sub>1</sub>	b <sub>2</sub>	b <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>								
1	1500	1750	1750	1250	1500	1250	1000	1250	1000	1000	1250	1000	1000	1250	1000	1000	1250	1000	1000	1250	1000	1000	1250	1000	1000	1250	1000	1000	1250	750	750	500	750	750	750
2	1500	1750	2250	1250	1250	1250	2000	1000	1000	1000	1250	1250	1250	1000	1000	1000	1250	1250	1250	1000	1000	1000	1250	1250	1250	1000	1000	1000	1250	750	750	1000	750	750	750
3	1500	1750	2000	1500	1750	1250	1750	1250	1000	1000	1000	1250	1250	1000	1000	1000	1250	1250	1250	1000	1000	1000	1250	1250	1250	1000	1000	1000	1250	750	750	500	750	750	750
SxTob	4500,0	5250	6000,0	4000,0	4500,0	3750,0	4750,0	3750,0	3250,0	3250,0	3250,0	5250,0	5250,0	3250,0	3500,0	3250,0	3750,0	3000,0	3750,0	5000,0	4000,0	2250,0	2000,0	2000,0	2000,0	2000,0	3500,0	3000,0	2750,0	2750,0	2000,0	2250,0	2750,0	2750,0	2750,0

S<sub>1</sub> = 44750,0  
 S<sub>2</sub> = 32750,0  
 S<sub>3</sub> = 22100,0  
 T<sub>1</sub> = 32750,0  
 T<sub>2</sub> = 36500,0  
 T<sub>3</sub> = 36250,0  
 h<sub>1</sub> = 30250,0  
 h<sub>2</sub> = 33500,0  
 h<sub>3</sub> = 33500,0

h<sub>1</sub> = 7 A.M.  
 h<sub>2</sub> = 11 A.M.  
 h<sub>3</sub> = 3 P.M.  
 T<sub>1</sub> = Nivel alto  
 T<sub>2</sub> = Nivel medio  
 T<sub>3</sub> = Nivel bajo

Punto de Compensación de Luz de Pinus Caribaea

Repeticiones	SOL									SOMBRA MODERADA									TOTAL
	T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			
	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	
1	3250	3250	3250	3000	3250	3250	3000	3000	3000	3250	3000	3000	2750	3250	3000	2750	3250	3000	2750
2	3250	3250	3250	3500	3500	2750	3250	3250	3250	2750	3250	3000	3250	3000	3000	3250	3000	3250	3500
3	2750	3250	2750	3250	3250	3250	3000	3000	3000	3250	3000	3000	3000	3250	3000	2500	2750	2750	2750
S X T X h	9250,0	9750,0	9250,0	9750,0	10000,0	9250,0	9250,0	9250,0	9250,0	9250,0	9250,0	9250,0	9000,0	9250,0	9500,0	9250,0	8250,0	9500,0	9000,0
S	S <sub>1</sub> = 85000,0									S <sub>2</sub> = 82000,0									167,000,0
T	T <sub>1</sub> = 55500,0									T <sub>2</sub> = 57000,0									167,000,0
h	h <sub>1</sub> = 55000,0									h <sub>2</sub> = 57000,0									167,000,0

h<sub>1</sub> = 7:0A.M  
h<sub>2</sub> = 11:0A.M  
h<sub>3</sub> = 3:0P.M

T<sub>1</sub> = Nivel Alto  
T<sub>2</sub> = Nivel Medio  
T<sub>3</sub> = Nivel Bajo

Punto de Compensación de Luz de Theobroma cacao L.

Repeticiones	SOL									SOBERRA MODERADA									SOBERRA INTENSA									TOTAL																																																						
	T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>																																																									
	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>																																																							
1	2250	2000	2250	2250	2250	1500	1500	1500	1250	1500	1500	1000	750	1750	2000	2250	2000	2250	2000	1250	1250	1000	750	750	500	500	500	250	250	250	250	250	250	250	250	250																																														
2	1500	1000	1250	1250	1500	1500	1500	1500	1500	1500	1750	1000	1250	1250	1000	750	1250	750	750	750	750	500	500	500	250	250	250	250	250	250	250	250	250	250	250	250	250																																													
3	1500	1500	1750	1250	1750	2000	2250	1250	1000	1000	1500	1250	1000	1000	1500	750	1250	1750	1750	1750	500	1000	1500	500	250	250	500	250	250	250	250	250	250	250	250	250	250	500																																												
SxTph	5250,0	4500,0	5250,0	4750,0	5500,0	4750,0	4750,0	4750,0	4750,0	5500,0	3250,0	3000,0	4000,0	4500,0	4500,0	3750,0	4500,0	3750,0	3750,0	1750,0	2500,0	3250,0	1500,0	1250,0	1250,0	1250,0	1250,0	1250,0	1000,0	1250,0	1250,0	1250,0	750,0	750,0	750,0	750,0	750,0	1000,0																																												
S	S <sub>1</sub> = 43500,0																											S <sub>2</sub> = 31000,0																											S <sub>3</sub> = 9500,0																											84000,0
T	T <sub>1</sub> = 30500,0																											T <sub>2</sub> = 36000,0																											T <sub>3</sub> = 23500,0																											84000,0
h	h <sub>1</sub> = 20500,0																											h <sub>2</sub> = 29750,0																											h <sub>3</sub> = 27750,0																											84000,0

h<sub>1</sub> = 7 A.M.  
h<sub>2</sub> = 11 A.M.  
h<sub>3</sub> = 3 P.M.

T<sub>1</sub> = Nivel alto  
T<sub>2</sub> = Nivel medio  
T<sub>3</sub> = Nivel bajo

Punto de Compensación de Luz de Saccharum officinarum L.

Repeticiones	SOL									TOTAL
	T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			
	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	
1	1500	1250	1500	1250	1000	1000	1000	500	500	750
2	1000	2000	1750	750	1250	1500	1500	500	500	1000
3	1250	2250	2250	750	1250	1250	1250	750	1000	1000
SxTxh	3750,0	5500,0	5500,0	2750,0	3500,0	3750,0	1750,0	2000,0	2750,0	
S	S <sub>1</sub> = 31250,0									
T	T <sub>1</sub> = 14750,0									
h	h <sub>1</sub> = 8250,0									

Punto de compensación de luz de Toona ciliata

Repeticiones	SOL									TOTAL
	T <sub>1</sub>			T <sub>2</sub>			T <sub>3</sub>			
	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>	h <sub>3</sub>	
1	1500	1500	1500	1500	1250	1250	1250	1250	1250	1250
2	1500	1250	1500	1000	1250	1000	1250	1000	1000	1000
3	1250	1250	1750	1000	1250	1500	1250	1500	1500	1500
SxTxh	4250,0	4000,0	4750,0	3500,0	3750,0	3750,0	3750,0	3750,0	3750,0	3750,0
S	S, = 35250,0									
T	T, = 13000,0									
h	h, = 11500,0									
	35250,0									
	35350,0									
	35250,0									