

ESTUDIO COMPARATIVO DEL PUNTO DE COMPENSACION DE  
LUZ DE VARIAS PLANTAS TROPICALES

Por

Juan Barragán Jaramillo

Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA

Centro de Enseñanza e Investigación

Turrialba, Costa Rica

Mayo, 1970

ESTUDIO COMPARATIVO DEL PUNTO DE COMPENSACION DE  
LUZ DE VARIAS PLANTAS TROPICALES

Tesis

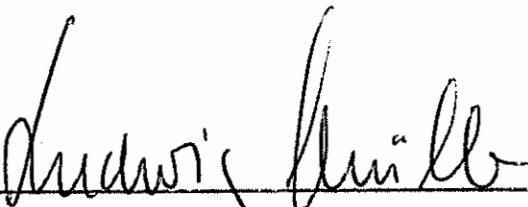
Sometida al Consejo de Estudios Graduados como  
requisito parcial para optar al grado de

Magister Scientiae

en el

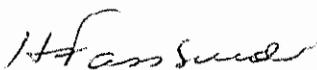
Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA

APROBADA:



Ludwig Müller, Ph.D.

Consejero



Hans W. Fassbender, Ph.D.

Comité



José Fargas, Ph.D.

Comité



Adalberto Gorbitz, Ing.Agr.

Comité

Mayo, 1970

A mis padres

A mi esposa e hijo

A Marianita

A mis hermanos

## AGRADECIMIENTOS

El autor expresa sus más sinceros agradecimientos a su Consejo Principal, Dr. Ludwig Müller por la constante ayuda y voz de aliento que permitieron hacer realidad su idea creadora al cristalizarse en esta tesis.

A los señores miembros del Comité Consejero: Dr. Hans Fassbender, Dr. José Fargas e Ing. Adalberto Gorbitz, por todas sus valiosas sugerencias e ideas prácticas que se aplicaron en las distintas fases de esta investigación, así como por la revisión de la misma.

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

A los señores: José J. Córdoba por su valioso aporte en la identificación botánica; Hernán Granados y Manuel Mora del servicio de impresión y dibujo.

Un especial agradecimiento a la Sra. Mireya de Vega por la dedicada y especialísima colaboración en mecanografiar este trabajo, así como a todas aquellas personas que de una u otra forma contribuyeron para la eficaz terminación de esta tesis.

Al Centro de Enseñanza e Investigación por las facilidades brindadas para la culminación del presente trabajo.

## BIOGRAFIA

El autor nació en la ciudad de Riobamba, Ecuador en 1931.

Realizó sus estudios universitarios en la Facultad de Agronomía y Veterinaria de la Universidad Central de Quito, graduándose de Ingeniero Agrónomo en 1957.

Se dedicó posteriormente a la enseñanza universitaria en las Facultades de Agronomía de las siguientes Instituciones:

Universidad Nacional de Loja, Ecuador

Universidad Central de Quito, Ecuador

Universidad del Zulia, Maracaibo, Venezuela

Universidad Católica de Riobamba, Ecuador

En septiembre de 1968 ingresó al Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA para seguir estudios de postgrado, egresando en mayo de 1970.

## CONTENIDO

	<u>Página</u>
1. INTRODUCCION .....	1
2. REVISION DE LITERATURA .....	3
2.1. Definiciones .....	3
2.2. Factores que afectan la respiración .....	5
2.3. Factores que afectan la apertura de estomas ...	6
2.4. Factores que afectan la fotosíntesis .....	6
2.5. Factores que afectan el Punto de Compensación de luz .....	7
3. MATERIALES Y METODOS .....	11
3.1. Localización .....	11
3.2. Material vegetal .....	12
3.2.1. Toma de muestras .....	12
3.2.2. Principales características del mate- rial vegetal estudiado .....	14
3.3. Experimentación .....	19
3.3.1. Experimentos realizados .....	19
3.3.2. Procedimiento experimental .....	20
4. RESULTADOS .....	24
4.1. Curvas diarias del Punto de Compensación de luz, .....	24
4.1.1. Interpretación de análisis estadístico de la Radiación total diaria y del Punto de compensación de luz de <u>Acalypha macrostachy</u> .....	32
4.2. Curvas periódicas de los puntos de compensación .....	36
4.2.1. Curvas semanales en <u>Miconia matthaei</u> (sol y sombra) .....	36
4.2.2. Interpretación del análisis estadístico de la Radiación total diaria y del Punto de compensación de luz de <u>Mi-</u> <u>conia matthaei</u> .....	41
4.2.3. Curva mensual de los Puntos de compensa- ción de luz en <u>Goethalsia meiantha</u> (sol - sombra) .....	41

4.2.4.	Interpretación del análisis estadístico del cuadro de regresión del Punto de compensación de luz y la Radiación total diaria para <u>Goethalsia meiantha</u> , sol y sombra .....	46
4.3.	Resultados de las lecturas de la Radiación total diaria obtenidas con actinómetros a tres alturas diferentes durante el período del 14 al 29 de enero de 1970 .....	46
4.4.	Resultados de las comparaciones entre la Radiación total diaria y el Punto de compensación de luz .....	49
5.	DISCUSION .....	54
6.	CONCLUSIONES .....	59
7.	RESUMEN .....	61
8.	SUMMARY .....	63
9.	LITERATURA CITADA .....	65
	APENDICES .....	68

## LISTA DE CUADROS

Cuadro N <sup>o</sup>		<u>Página</u>
1	Valores del PCL y de la RT para <u>Ceiba pentandra</u> en el transcurso de un día (promedio de tres repeticiones). Fecha: 6 de diciembre de 1969 .....	25
2	Valores del PCL y de la RT para <u>Goethalsia meiantha</u> en el transcurso de un día (promedio de tres repeticiones). Fecha: 7 de diciembre de 1969 .....	27
3	Valores del PCL y de la RT en <u>Ochroma lagopus</u> (al sol) en el transcurso de un día (promedio de tres repeticiones). Fecha: 28 de noviembre de 1969 .....	29
4	Valores de la RT y del PCL en <u>Acalypha macrostachy</u> al sol en el transcurso de un día. (Promedio de tres repeticiones). Fecha: 9 de noviembre de 1969 .....	30
5	Valores de la RT y del PCL en <u>Acalypha macrostachy</u> a la sombra en el transcurso de un día. (Promedio de tres repeticiones). Fecha 12 de noviembre de 1969 .....	32
6	Valores de la RT y del PCL en <u>Miconia matthaei</u> (al sol) (promedio de tres lecturas). Fechas: 21 de octubre de 1969, 31 de octubre de 1969 y 3 de noviembre de 1969 ..	37
7	Valores de la RTD y del PCL en <u>Miconia matthaei</u> a la sombra. (Promedio de tres lecturas). Fecha: desde el 15 al 22 de enero de 1970 .....	40
8	Valores de la RTD y el PCL para <u>Goethalsia meiantha</u> , sol y sombra. Fecha: Desde el 25 de noviembre de 1969 hasta el 26 de diciembre de 1969.	44
9	Cuadro comparativo entre la RTD y el PCL de plantas umbrófilas. La RTD se expresa en gcal/cm <sup>2</sup> y el PCL en lux .....	51

Cuadro Nº		<u>Página</u>
10	Cuadro comparativo entre la RTD y el PCL de plantas Heliófilas. La RTD se expresa en gcal/cm <sup>2</sup> y el PCL en lux .....	52
11	Cuadro comparativo entre la RTD y el PCL para algunas plantas facultativas. Valores expresados en gcal/cm <sup>2</sup> y en lux, respectivamente .....	53
12	Cuadro comparativo entre RTD y PCL para plantas umbrófilas, facultativas y heliófilas. RTD en gcal/cm <sup>2</sup> y PCL en lux .....	53

## LISTA DE FIGURAS

Figura N <sup>o</sup>		<u>Página</u>
1	Dispositivo para determinación del PCL ....	22
2	Curva del espectro luminoso de las lámparas fluorescentes empleadas .....	23
3	Curva de los valores del PCL de <u>Ceiba pentandra</u> (al sol) comparados con los valores de la RT en el transcurso de un día .....	26
4	Curva de los valores del PCL en <u>Goethalsia meiantha</u> (al sol) comparados con los de la RT en el transcurso de un día .....	28
5	Curva de los valores del PCL en <u>Ochroma lagopus</u> (al sol) comparados con los valores de la RT en el transcurso de un día .....	29
6	Curva de los valores del PCL comparados con los de la RT en el transcurso de un día, en <u>Acalypha macrostachy</u> (al sol) .....	31
7	Línea de Regresión del PCL y la RTD para <u>Acalypha macrostachy</u> (al sol) .....	33
8	Curva de los valores del PCL comparados con los de la RT en el transcurso de un día, en <u>Acalypha macrostachy</u> (a la sombra) .....	34
9	Línea de Regresión del PCL y la RTD para <u>Acalypha macrostachy</u> (a la sombra) .....	35
10	Curva de los valores del PCL para <u>Miconia matthaei</u> (al sol), comparados con los valores de la RT .....	37
11	Línea de Regresión del PCL y de la RTD para <u>Miconia matthaei</u> (al sol) .....	38
12	Curva de los valores consecutivos del PCL durante ocho días, en relación con la RTD en <u>Miconia matthaei</u> a la sombra, desde el 15 al 22 de enero de 1970. (promedio de tres lecturas) .....	39

Figura N <sup>o</sup>		<u>Página</u>
13	Línea de regresión de <u>Miconia matthaei</u> (sombra) .....	42
14	Curvas del PCL y del RTD en <u>Goethalsia meiantha</u> (sol y sombra) .....	43
15	Línea de regresión de la curva mensual de <u>Goethalsia meiantha</u> (sol) .....	47
16	Línea de regresión de la curva mensual de <u>Goethalsia meiantha</u> (sombra) .....	48
17	Curvas de la RTD a distintas alturas desde el suelo .....	50

## 1. INTRODUCCION

La fotosíntesis es un proceso vegetal fisiológico importante, del cual depende la vida y producción vegetal así como la subsistencia animal. Está basada en la utilización de la energía radiante, absorbida por los cloroplastos que contienen las clorofilas. Por medio de la reducción del anhídrido del ácido carbónico, proveniente de la atmósfera, como también de la respiración celular misma, y desdoblando el agua, se logra sintetizar carbohidratos (10).

Durante el día los tejidos clorofílicos asimilan  $\text{CO}_2$  mediante fotosíntesis y desprenden oxígeno. Por la noche, el intercambio gaseoso sucede en dirección opuesta, pero en menor magnitud.

Cuando disminuye la intensidad de la luz se llega a un punto en el cual se equilibran el volumen del  $\text{CO}_2$  asimilado por la fotosíntesis y el volumen del  $\text{CO}_2$  producido por la respiración. Este punto se denomina Punto de Compensación de Luz (PCL).

Ninguna planta puede vivir indefinidamente en el PCL (10), pues es necesario que aún las plantas que viven bajo sombra intensa tengan por lo menos algún tiempo del día una eficiencia fotosintética mayor que la que tienen en el punto de compensación de luz, para así obtener una ganancia de sustancia orgánica. La posición del PCL con respecto a la intensidad lumínica recibida es característica para cada especie vegetal; varía con la temperatura y con las condiciones del desarrollo del parénquima asimilador, con la acumulación de productos fotosintéticos, la presencia del oxígeno y suficiencia de agua (15, 22).

Aunque el oxígeno no es aprovechado en la fotosíntesis (16),

parece ser necesario al comienzo de este proceso, siendo producido después en cantidad igual a la del  $\text{CO}_2$  utilizado. Así, el intercambio gaseoso permite determinar en forma cuantitativa la actividad fotosintética de un vegetal.

Los factores que afectan la fotosíntesis generalmente actúan al mismo tiempo (16), limitando la intensidad de este proceso el factor más crítico (factor limitante). Para que la actividad fotosintética, aumente es necesario corregir este factor primeramente.

En el presente trabajo se trató de lograr principalmente los objetivos siguientes:

1. Estudiar el PCL de algunas especies representativas de un lugar y que crecen en diferentes condiciones de luminosidad.
2. Relacionar los PCL de diferentes especies con la radiación total diaria o mensual.
3. Estudiar un número grande de especies provenientes de hábitats con diferente intensidad lumínica, para determinar el PCL.

## 2. REVISION DE LITERATURA

### 2.1. Definiciones

Existen dos grupos grandes de plantas en lo que se refiere a la intensidad de radiación que reciben en su habitat normal: plantas heliófilas y plantas umbrófilas (2, 4).

Las plantas heliófilas tienen una resistencia inherente de su protoplasma a altas intensidades de iluminación. Además, su sistema fotosintético también muestra la misma adaptación, o sea que desarrolla su máxima eficiencia solamente a altas intensidades lumínicas (4, 15).

Las plantas umbrófilas crecen en un ambiente de poca iluminación, o sea en sombra intensa. Fotosintéticamente son adaptadas a mostrar una eficiencia mayor a bajas intensidades de radiación y una alta intensidad de luz más bien puede tener efectos nocivos (solarización) (15, 18).

Fue Plätzer (21) quien en 1917 describió por primera vez el punto de compensación de luz (PCL). Actualmente se lo define según Meyer et al. (15) y Rabinowitch (23) como el punto en el cual uno de los productos de la respiración, o sea el  $\text{CO}_2$ , es completamente utilizado por la actividad fotosintética, estableciéndose un equilibrio entre su producción y el consumo, de modo que el intercambio neto de gases es igual a cero.

Según Meyer et al. (15) la acumulación neta del carbono en forma de carbohidratos que se producen en las plantas, es decir la

fotosíntesis menos la respiración, es lo que se llama eficiencia fotosintética. Este proceso fisiológico se lleva a cabo mediante la acción de la energía radiante proveniente del sol, a través de los pigmentos de los cloroplastos.

La radiación total (RT) o global del sol, según Trojer (28), es la que comprende la suma de los componentes: radiación directa, radiación celeste o difusa y la contrarradiación.

- a) Radiación directa (S) es la que incide perpendicularmente sobre la superficie receptora (29), variando la intensidad de esta radiación según las horas del día.
- b) Radiación difusa (D) o celeste (29) proviene de la dispersión de la radiación directa sobre moléculas o partículas en el o del aire; es la que influye en los tonos del color azul de la atmósfera.
- c) La contrarradiación celeste (C) es la radiación reflejada de las nubes, debido al CO<sub>2</sub> y al vapor de agua de la atmósfera. La radiación total o global se representa con la ecuación:

$$RT = S + D + C$$

Cuando la RT es medida adecuadamente, por ejemplo con un actinómetro de alcohol u otros similares, durante 24 horas consecutivas, se obtiene su valor correspondiente al transcurso de un día y, según Trojer (29), se denomina "Radiación Total Diaria" (RTD).

## 2.2. Factores que afectan la respiración

Los factores que afectan la respiración se clasifican en externos o ambientales e internos que son los debidos a las características celulares del vegetal (6, 15, 16, 22).

Entre los factores ambientales la temperatura es muy importante, aunque no en el mismo grado para todas las plantas. La respiración es muy lenta a bajas temperaturas y aumenta aproximadamente hasta los cuarenta grados centígrados (15).

Cuando la temperatura pasa de cierto grado (óptimo), la actividad respiratoria decrece debido a la destrucción de enzimas termo-lábiles dentro de la célula (6, 15).

Otro factor de importancia es la concentración de oxígeno en el aire. Si disminuye marcadamente, la respiración también decrece (15).

Debido a que en la naturaleza los factores limitantes o variables son principalmente la luz y la temperatura, las plantas presentan diferencias fisiológicas en la intensidad de la respiración, transpiración y fotosíntesis (4).

Si se altera el camino metabólico de la respiración debido a cambios en el substrato utilizado, a la acción de la temperatura, de la concentración del  $\text{CO}_2$  y de las condiciones internas del protoplasma celular, como son: hidratación, presencia o ausencia de enzimas respiratorias, e inhibidores (15), se modifica también el co-eficiente respiratorio  $\left(\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}\right)$ .

### 2.3. Factores que afectan la apertura de estomas

Sobrepasando ciertos valores térmicos críticos decrece la fotosíntesis neta (15), puesto que todavía se ve incrementado el proceso respiratorio. Igualmente altas temperaturas ocasionan un déficit respiratorio (15), proceso que es casi siempre acompañado por el cierre de los estomas. Así se reduce la penetración del  $\text{CO}_2$  desde la atmósfera al interior de la hoja, resultando de este modo una disminución de la fotosíntesis. Este efecto es importante cuando la luz y el  $\text{CO}_2$  no son factores limitantes (15).

### 2.4. Factores que afectan la fotosíntesis

La fotosíntesis ocurre desde unos grados bajo cero hasta alrededor de  $+40^\circ\text{C}$  existiendo, según Kramer (6), un rango térmico determinado para cada especie; este rango tiene un óptimo específico.

Si consideramos el desarrollo de las plantas en función de la fotosíntesis, se observa, según Alvim (1), que de la rapidez con que las hojas cubren la superficie del suelo depende la eficiencia con que las plantas aprovechan la energía solar. Importante es, por supuesto, la duración del follaje en la planta, pues el área foliar no aumenta si las hojas caen prematuramente, interrumpiéndose así la fotosíntesis.

Estudiando la actividad fotosintética y la intensidad de la luz, Polster (22), en dos especies de pinos, encontró una correlación positiva la fotosíntesis y la luz, aún a bajas intensidades.

También Johnston de Olivares (4) encontró igual correlación entre intensidad de luz y fotosíntesis.

## 2.5. Factores que afectan el PCL

### a) Edad de los tejidos o par de hojas:

Los tejidos vegetales jóvenes presentan valores del PCL más altos que los tejidos viejos, así en la especie Musa sapientum, según Johnston de Olivares (4) el PCL tuvo valores más altos en el primer par de hojas, mientras que en el caso de Antocephalus cadamba especie que presentó el menor valor en el sexto par foliar; en Coffea arabica los valores promedios del PCL fueron más bajos para el tercero y quinto par y mayor en el primero y segundo par; en Coffea canephora el primer par foliar presentó el PCL más alto, correspondiendo al quinto par el valor menor; en Coffea canephora var. robusta el valor mayor del PCL correspondió al primer par y el menor al cuarto par foliar; en Solanum quitoense el PCL más alto correspondió al primer par, presentándose en el quinto par foliar el PCL con su valor menor (4).

### b) Período del día:

Según Johnston de Olivares (4), el período del día en que se toma la muestra influye sobre el PCL; hay valores mayores al medio día y una disminución hacia las horas de la tarde en las especies Coffea canephora var. robusta y en Solanum quitoense, mientras que en Musa sapientum y Antocephalus cadamba los valores máximos del

PCL correspondieron al medio día y a las primeras horas de la tarde; en Elaeis guineensis y Coffea arabica los valores del PCL fueron más altos a las 7:30 a.m., disminuyendo hacia el medio día y la tarde; en Coffea canephora los valores del PCL fueron más altos en la mañana y por la tarde.

c) Luz:

Lieth (8, 9, 10) observó que, permaneciendo iguales los demás factores, una planta que reciba alta intensidad de luz visible en forma de energía electromagnética radiante (2, 20, 27, 28, 29) útil para la fotosíntesis (15) y, tiene una alta intensidad respiratoria, presenta un PCL de valor alto, o sea que existe correlación positiva entre el PCL y la intensidad de la respiración de las plantas. Según Johnston de Olivares (4) los valores más altos del PCL en las siguientes especies: Musa sapientum, Antocephalus cadamba, Elaeis guineensis, Coffea canephora, Solanum quitoense y Coffea canephora var. robusta se refieren a aquellas plantas cultivadas al sol.

Lieth (8, 9, 10) encontró que los valores del PCL varían debido a dos factores: la intensidad de la respiración y la densidad óptica de cada especie, que es una medida del poder de absorción de la luz por un órgano vegetal.

Las plantas que se desarrollan bajo la sombra de la selva presentan diferencias fisiológicas y morfológicas en comparación con aquellas de la misma especie que crecen al borde o fuera de ella.

Este fenómeno se debe a los factores ambientales que actúan sobre los vegetales y a la adaptación de éstos. Johnston de Olivares (4) y Lieth (8, 9, 10) observaron que el PCL está directamente influenciado por la luminosidad en que crecen las hojas o sea que las que crecen al sol tienen generalmente valores del PCL superiores a las que crecen en la sombra.

d) Temperatura:

En las plantas heliófilas, según Polster (22), pueden sobrecalentarse los tejidos expuestos al sol, causando una excesiva respiración. Al aumentarse la respiración se produce más  $\text{CO}_2$  que, para ser aprovechado por la planta, debe haber mayor intensidad de la luz; se presenta entonces el PCL con valores altos para estas especies.

e) Radiación:

Las diferentes intensidades de radiación que penetran hasta los distintos niveles de una selva o de un cultivo ocasionan manifestaciones microclimáticas locales (29) y, a consecuencia de ello, diferencias en el comportamiento de las plantas (4).

Como un resultado de las variaciones de la radiación total, tanto dentro de la selva como fuera de ella, se ha podido observar, que los valores de los PCL, consecutivamente obtenidos, establecen curvas típicas según la especie, considerándose esto como una respuesta del citoplasma celular a la radiación ambiental.

f) Partes de hojas:

Johnston de Olivares (4) encontró que no todas las secciones de una hoja presentan iguales valores para el PCL. Las nervaduras y bases foliares acusaban siempre valores de PCL más altos que los ápices en Musa sapientum.

### 3. MATERIALES Y METODOS

#### 3.1. Localización

Esta investigación se realizó entre los meses de octubre de 1969 a enero de 1970 en los terrenos y laboratorios de Fisiología Vegetal del IICA-CEI, localizados en el valle de Turrialba a 600 m sobre el nivel del mar. Su situación geográfica es de 9° 53' de latitud N y 83° de longitud O.

Según Budowski y Schreuder citado por Johnston de Olivares (4), el clima dominante es:

- a) **Precipitación:** Las lluvias en Turrialba son más o menos uniformes a través de todo el año, pero se distingue un máximo y un mínimo mensual promedio que oscilan de 65 a 342 mm durante los meses de marzo y diciembre respectivamente; el promedio anual es de 2.581 mm.
- b) **Temperatura:** Las temperaturas máximas y mínimas absolutas se registraron en mayo y enero con 32° y 10° respectivamente. El promedio anual de máximas y mínimas diarias es de 28° y 17°C respectivamente.
- c) **Brillo solar:** Alcanza una duración diaria promedio de 4 horas 33 minutos. La luminosidad promedio mensual es de 139 horas, con un valor máximo de 174 horas

y un mínimo de 102 horas en marzo y julio respectivamente.

- d) Humedad relativa: Al medio día es en promedio 65% y por las noches entre el 98% y 100%. El promedio mensual es del 87%, siendo el máximo con 90% en julio y el mínimo con 83% en marzo.

Estos datos se basan en cuatro años de observaciones. En el presente trabajo se utilizaron solamente los datos correspondientes a los períodos experimentales, obtenidos de la estación meteorológica del IICA.

### 3.2. Material vegetal

#### 3.2.1. Toma de muestras

Para determinar el punto de compensación de luz se utilizaron especies vegetales silvestres que se encuentran en la selva "gamma", en la selva "Florencia IICA" y a campo abierto, así como en las laderas de las quebradas circunvecinas del IICA-CEI. Además, se estudiaron muchas especies introducidas que abundan en los terrenos del IICA-CEI.

Se escogieron las plantas que mejor representaban su especie; utilizándose en algunos casos la misma planta para todos los muestreos. En todas las especies, para determinar el PCL de plantas heliófilas y umbrófilas, se tomaron las lecturas de las muestras siempre a una hora fija. Para la obtención de las curvas diarias se hicieron por lo general, cuatro lecturas espaciadas durante el

día. Para la obtención de la curva mensual en Goethalsia meiantha se tomaron lecturas con 3 repeticiones siempre a las 9:45 a.m. En esta especie y en otras más se establecieron, con fines comparativos, las curvas del PCL de plantas situadas en la selva y de otras a pleno sol.

Todas las muestras se tomaron de las hojas más sanas, verdes y de la misma edad, considerándose para unas especies el tercer par y para otras el cuarto par de hojas. Después de separarlas de la planta, se guardaron de inmediato dentro de bolsas plásticas humedecidas para evitar su deshidratación y se llevaron lo más pronto posible al laboratorio para determinar los PCL respectivos.

En algunos casos, como Goethalsia meiantha, Acalypha macrostachy y Miconia matthaei se muestrearon de la misma planta tanto hojas desarrolladas a pleno sol como en sombra, provocada por autosombrío.

Para determinar el PCL en Goethalsia meiantha y otras especies en relación con la radiación total diaria (RTD), se instalaron dentro de la selva tres actinómetros de alcohol a los siguientes niveles desde el suelo: 1,60 m; 1,25 m y 0,80 m, efectuándose las lecturas diariamente a la misma hora (9:45 a.m.).

Los valores del PCL se indican en unidades lux.

Los valores de la RT fueron tomados en centímetros de la columna de alcohol de los actinómetros y estos valores se multiplicaron por el factor 18 para así obtener los valores en gcal/cm<sup>2</sup>.

Se instaló el 25 de noviembre de 1969 un actinómetro en la

selva junto a un árbol de Goethalsia meiantha a fin de obtener los datos de la RTD dentro de la selva. Para obtener los datos de la RTD a campo abierto, se utilizó el actinómetro de alcohol instalado en la estación meteorológica del IICA-CEI.

Se tomaron tres muestras foliares de hojas expuestas al sol de cada una de estas especies: Erythrina poeppigiana, Colcus rubra, Terminalia cattapa, Rollinia microsepala, Ipomea carnea y Goethalsia meiantha con el objeto de calcular la variancia del PCL y el error estándar respectivo, para lo cual se tomó en cuenta que las hojas mencionadas presentasen la más favorable inclinación.

Las muestras foliares de Rollinia microsepala, Cecropia insignis, Simarouba amara, entre otras, se tomaron a más de veinte metro de altura sobre el suelo.

### 3.2.2. Principales características del material vegetal estudiado (según Pérez Arbeláez (19), Ramalho (24) y Rojas (25)).

Acalypha macrostachy (Urticaceae). Ortiga, Yerba alta, pelos urticantes. (Selva Florencia).

Adiantum sp. (Adiantaceae). Helecho. Umbrófila. (Selva Florencia).

Anthurium sp. (Araceae). Herbácea. (Quebradas circunvecinas).

Araucaria imbricata (Araucariaceae). Arbol alto, heliófilo, ornamental y maderable. (Campo abierto).

Artocarpus comunis (Moraceae). Arbol del pan. Arbol grande, heliófilo; frutos con semillas. Tronco con vasos

laticíferos, hojas grandes, lobuladas. (Campo abierto).

Begonia multinervia (Begoniaceae). Begonia. Yerba umbrófila, tallo carnoso, hojas enteras, casi circulares; nervaduras palmeadas. Ornamental. (Campo abierto y quebradas circunvecinas).

Cárex sp. (Ciperaceae). Sarzaparrilla. Yerba umbrófila espontánea, silvestre, con flores unisexuales. (Selva Florencia).

Cassia sp. (Cesalpinaceae). Acacia. Arbol usado a veces para sombra en café. Sus hojas son alimento para ganado. Heliófilo. (Campo Gamma).

Cecropia insignis (Moraceae). Guarumo. Arbol alto de hojas palmeadas, heliófilo; su madera blanca es industrializada para pulpa de papel. (Selva Florencia).

Ceiba pentandra (Bombacaceae). Ceibo. El fruto produce lana vegetal sedosa o "kapok", materia prima para colchonería; sus hojas son medicinales en veterinaria. Arbol alto. (Selva Florencia).

Cephaelis tomentosa (Rubiaceae). Gorreta. Arbustillo umbrófilo, espontáneo; la flor tiene dos brácteas triangulares rojas, cubriendo las inflorescencias terminales. (Selva Florencia).

Coleus rubra (Labiatae). Manchados. Heliófilo ornamental. (Campo abierto).

- Coutarea hexandra (Rubiáceae). Mediagola. Arbusto espontáneo, silvestre, corteza amarga. (Selva Gamma).
- Dioscorea sp. (Dioscoreaceae). Papa de aire. Yerba delgada enredadera, umbrófila. (Selva Gamma).
- Dioscorida tamus (Dioscorea). De algunas especies se extraen sustancias medicinales de carácter hormonal. Bejuquillo heliófilo. (Quebrada IICA).
- Erythrina poeppigiana (Papilionaceae). Poró. Arbol heliófilo muy frondoso, hojas acorazonadas, tronco espinoso. Util para sombra en los cafetales. (Campo abierto).
- Eugenia malaccensis (Myrtaceae). Manzana de agua. Arbol alto con frutos jugosos comestibles. (Campo abierto).
- Ficus indica (Moraceae). Lechero. Arbol heliófilo ornamental con conductos laticíferos. (Campo abierto).
- Goethalsia meiantha (Tiliaceae). Guácimo blanco. Arbol hasta de treinta metros de altura, heliófilo, espontáneo; hoja en el envés tomentosa y pecíolo veleidoso al viento. Su madera es industrializable para pulpa de papel. (Selva Gamma).
- Heliconia sp. (Heliconiaceae). Platanillo. (Quebrada río Colorado).
- Hibiscus sp. (Malvaceae). Escobilla. Yerba silvestre umbrófila, para usos domésticos. (Selva Gamma).
- Ipomoea cárnea (Convolvuláceae). Arbusto ornamental, heliófilo. (Campo abierto).

- Miconia matthaei (Melastomataceae). Canillito. Arbusto silvestre espontáneo. Puede usarse como sombra junto a caminos y linderos. (Selva Florencia y quebradas circunvecinas).
- Monstera sp. (Araceae). Uña de tigre. Yerba ornamental de hojas muy amplias y profundamente lobuladas. Umbrófila, aunque puede vivir en sitios más luminosos. (Selva Florencia y campo abierto).
- Ochroma lagopus (Bombacaceae). Balso. Arbol de tronco liso, heliófilo, hojas grandes, lobadas; madera muy liviana. (Campo abierto).
- Oryctanthus occidentalis (Loranthaceae). Matapalo. Planta hemiparásita en árboles y arbustos. (Campo abierto).
- Pennisetum purpureum (Gramineae). Pasto elefante. Pasto para ganado. (Campo abierto).
- Pharus latifolius (Bambusaceae). Bambusillo. Gramínea umbrófila y espontánea, silvestre. También medra al sol. (Quebradas circunvecinas).
- Plantago sp. (Plantaginaceae). Llantén. Yerba umbrófila espontánea, medicinal popular. (Selva Florencia).
- Polypodium sp. (Polypodiaceae). Lengua de venado. Umbrófila, espontánea. (Selva Gamma).
- Rollinia microsepala (Anonaceae). Anonillo. Arbol alto, heliófilo, silvestre, espontáneo. (Selva Florencia).
- Rubia sp. (Rubiaceae). Doradilla. Arbustillo umbrófilo, silvestre, espontáneo. (Selva Florencia).

Sabal sp. (Palmaceae). Palmito. Su cogollo es alimenticio. (Selva Florencia).

Scleria bracteata (Cyperaceae). Navanuela. Yerba medicinal umbrófila, estimulante. (Selva Gamma).

Simarouba amara (Simarubaceae). Aceituno. Sus extractos de corteza dan el "amargo" a los licores, puede sustituir al lúpulo. Arbol heliófilo alto. (Selva Florencia).

Stemmadenia obovata (Apocynaceae). Huevo caballo. Arbol de 15 a 20 m, hojas simples, opuestas, enteras, pubescencia poco notable en el envés, oblongo-ovadas con ápice acuminado; base cuneada, nervación prominente, nervios secundarios alternos a cada lado del nervio principal; secreción lechosa blanca puede servir para postes vivos, y leña. (Selva Florencia).

Solanum hirsutum (Solanaceae). Naranjilla. Arbustillo de hojas espinosas. Fruto baya. (Selva Florencia).

Solanum sp. (Solanaceae). Bodoquillo. Arbusto silvestre umbrófilo, espontáneo. (Quebradas circunvecinas).

Terminalia cattapa (Combretaceae). Almendro. Arbol heliófilo, con ramas horizontales formando "pisos"; hojas grandes trapeciformes terminales. Frutos comestibles. De sus almendras se extraen aceites y sebos industriales. Su madera es dura. (Campo abierto).

Tripogandra cumanensis (Commelinaceae). Canutillos. Yerba umbrófila, con hojas verde oscuras. (Quebradas circunvecinas).

Yucca elephantipes (Liliaceae). Itabo. Planta leñosa heliófila, hojas punzantes; sus fibras son industrializables. (Campo abierto).

Zexmenia frutescens (Compositae). Retentina. Arbusto silvestre de flores amarillas, en corimbos; puede servir para cercas vivas.

Zingiber sp. (Zingiberaceae). Gengibre. Yerba umbrófila, silvestre espontánea. (Quebrada del río Colorada).

### 3.3. Experimentación

#### 3.3.1. Experimentos realizados

Los experimentos efectuados pueden agruparse en tres clases:

a) Curvas diarias del PCL

Para esta serie se escogieron plantas que crecieron tanto a campo abierto como dentro de la selva.

b) Curvas periódicas del PCL

Se efectuaron dos series de determinaciones: durante varios días consecutivos y, en una planta, durante un mes entero. Estos datos del PCL, igual que en la serie anterior, fueron comparados con la RTD.

- c) Comparación del PCL de 43 especies y su agrupación según su preferencia de luz.

### 3.3.2. Procedimiento experimental

El PCL de cada especie se midió según el método colorimétrico descrito por Lieth (8, 9, 10). Se basa en la sensibilidad de una solución de rojo cresol a mínimos cambios de la presión parcial del  $\text{CO}_2$  en la atmósfera circunvecina (4). La variabilidad de este método oscila del 10 al 25%.

La solución indicadora empleada consistió de:

$\text{NaHCO}_3$	0,001 N =	84 mg/litro
KCl	0,099 N =	7.460 mg/litro
Rojo cresol	=	10 mg/litro

El rojo cresol es de color rojo-morado a pH 8,8 y amarillo a pH 7,2. Por efectos de absorción del  $\text{CO}_2$  se acidifica la solución indicadora y el pH vira a valores entre pH 6,7 a 6,9, siendo entonces su coloración amarilla. Antes de llegar a este punto pasa a través de varias tonalidades de anaranjado. En caso de existir fotosíntesis en lugar de respiración, la coloración original de la solución indicadora varía a morado. Una coloración anaranjada correspondió así al punto de compensación. Tal efecto pudo observarse generalmente de dos a cuatro horas después de haber sido puestas las muestras foliares en el tubo de ensayo.

Para exponer las hojas o partes de hojas a las diferentes in-

tensidades lumínicas, se utilizaron tubos de ensayo de 25 mm de diámetro por 150 mm de alto, con tapa de rosca. En el fondo tenían un soporte de malla de nilón a una altura de 40 milímetros, sostenido sobre un soporte plástico, dispositivo que sirvió para evitar el contacto directo de la hoja con la solución indicadora.

Antes de introducir la muestra foliar en un tubo de ensayo (Figura 1) se enjuagó éste primeramente con agua destilada y luego con la solución indicadora. Después se introdujeron en el fondo 5 ml de la solución indicadora y se colocó la muestra sobre la malla.

El tiempo de exposición fue de unas dos a cuatro horas, después del cual se evaluaron los cambios de la coloración de la solución indicadora.

Se efectuaron simultáneamente, tres repeticiones por especie.

Las instalaciones se hicieron en un cuarto oscuro, cuya temperatura promedio era de unos 23°C, y cuyas fluctuaciones no eran mayores de  $\pm 3^\circ\text{C}$ .

Para los análisis se utilizó solamente la parte central de cada hoja en estudio, después de limpiarla cuidadosamente con agua y un trapo suave. Este segmento central fue cortado por medio de tijeras con la ayuda de un patrón de 75 por 22 mm, hecho de plástico translúcido y repetidamente perforado.

Una vez introducida en el tubo la parte de la hoja junto con el plástico soporte este último sirvió de respaldo para permitir una exposición uniforme a la luz.

D E T E R M I N A C I O N del PCL

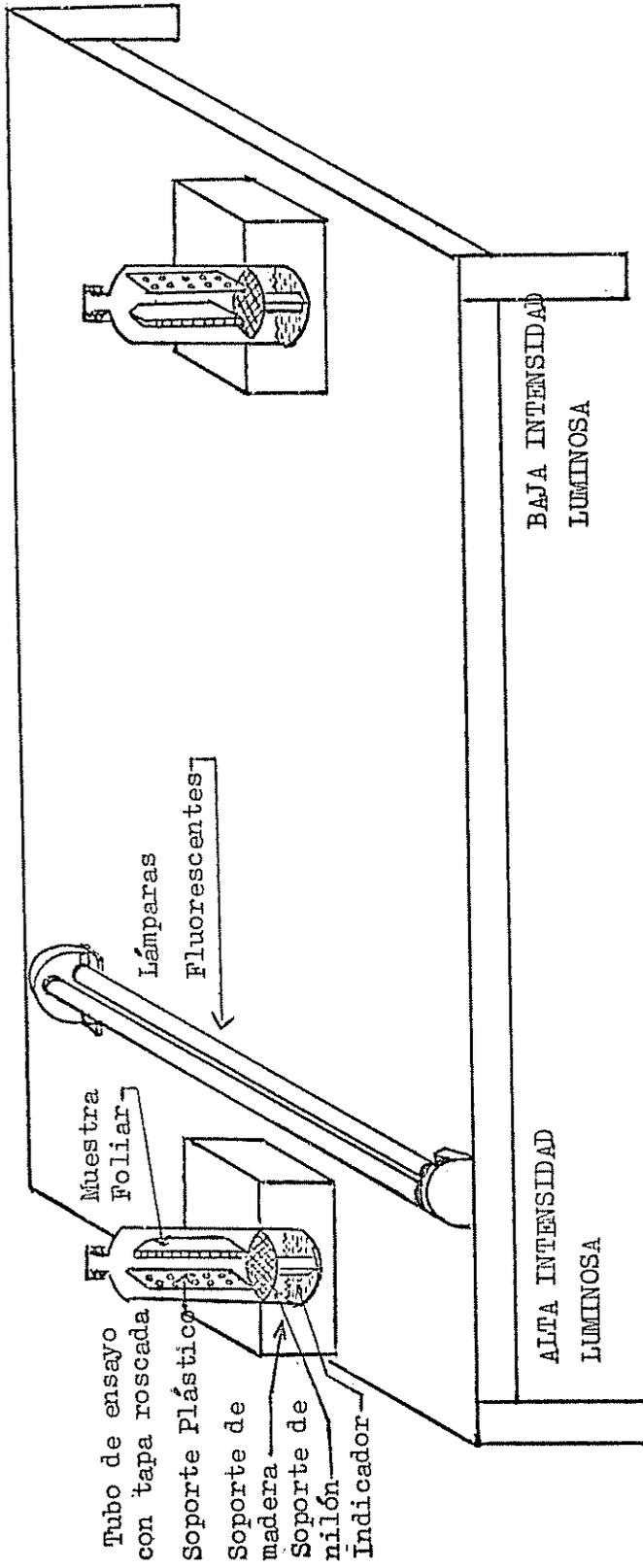


Fig. 1 Dispositivo para determinación del PCL •

Los tubos con las muestras foliares fueron colocados con su parte basal en soportes de madera y agrupados a diferentes distancias de la fuente luminosa. Esta constó de dos tubos fluorescentes de 40 W cada uno, marca Sylvania, tipo F 40 D Lifeline, que presentan un espectro de 420 nm a 660 nm y producen "luz del día" (26).

Según Lee (7) la luz fluorescente emitida corresponde a una curva con dos máximos de intensidad; uno en la región azul (450 nm) y el otro en la región amarillo naranja cerca de los 600 nm. En la región verde del espectro la curva muestra una depresión la que no baja del 80% de intensidad luminosa relativa según se muestra en la Figura 2.

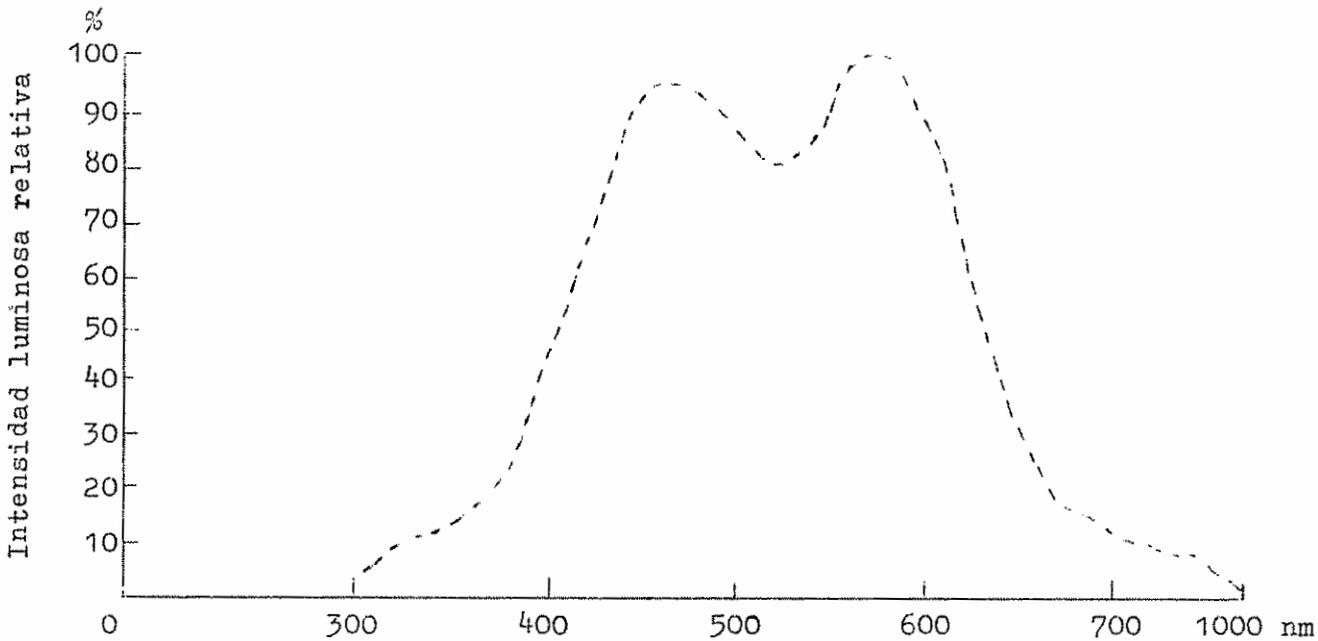


Figura 2. Curva del espectro luminoso de las lámparas fluorescentes empleadas.

#### 4. RESULTADOS

A continuación se presentan los resultados obtenidos en las diversas series de experimentos a saber: Curvas diarias del PCL; Curvas periódicas del PCL; Comparación del PCL entre partes de plantas al sol y a la sombra; Comparación del PCL de varias plantas umbrófilas y heliófilas; Observaciones periódicas de la RT dentro de la selva y a campo abierto; Comparaciones del PCL con la RT en varias plantas tropicales.

##### 4.1. Curvas diarias del PCL

Estas investigaciones se efectuaron en las especies: Ceiba pentandra, Goethalsia meranona, Ochroma lagopus y Acalypha macrostachy.

Se determinaron a intervalos de varias horas los PCL y los incrementos de la radiación total recibida.

En el Cuadro 1 aparecen los datos respectivos para Ceiba pentandra, un árbol típicamente heliófilo. Una representación gráfica de los mismos resultados se aprecia en la Figura 3.

Se nota en la Figura 3 un aumento constante del valor del PCL hasta las 13:30 horas para luego decrecer.

Al comparar la curva de los PCL con la de la radiación, se observa una similitud notable, o sea que el valor máximo del PCL corresponde al período de mayor valor de la RT.

Cuadro 1. Valores del PCL y de la RT para Ceiba pentandra en el transcurso de un día (promedio de tres repeticiones).  
Fecha: 6 de diciembre de 1969.

Horas del día	Valores de la RT gcal/cm <sup>2</sup>	PCL lux
6:30	18	355
9:45	99	1.750
13:30	254	3.300
16:45	122	2.050
	493 = $\Sigma$	7.455 = $\Sigma$
	123 = $\bar{X}$	1.863 = $\bar{Y}$
	97,2 = s	1.112 = s

En la especie Goethalsia meiantha que es representativa de la región se estudiaron el PCL y los incrementos de la RT durante un día en cinco horas diferentes.

Los resultados obtenidos se aprecian en el Cuadro 2 y en la Figura 4. Se puede notar una similitud muy notable en comparación a los valores de la planta anterior.

Se eligió esta especie para la investigación porque es abundante en la selva Florencia, considerándosela dominante.

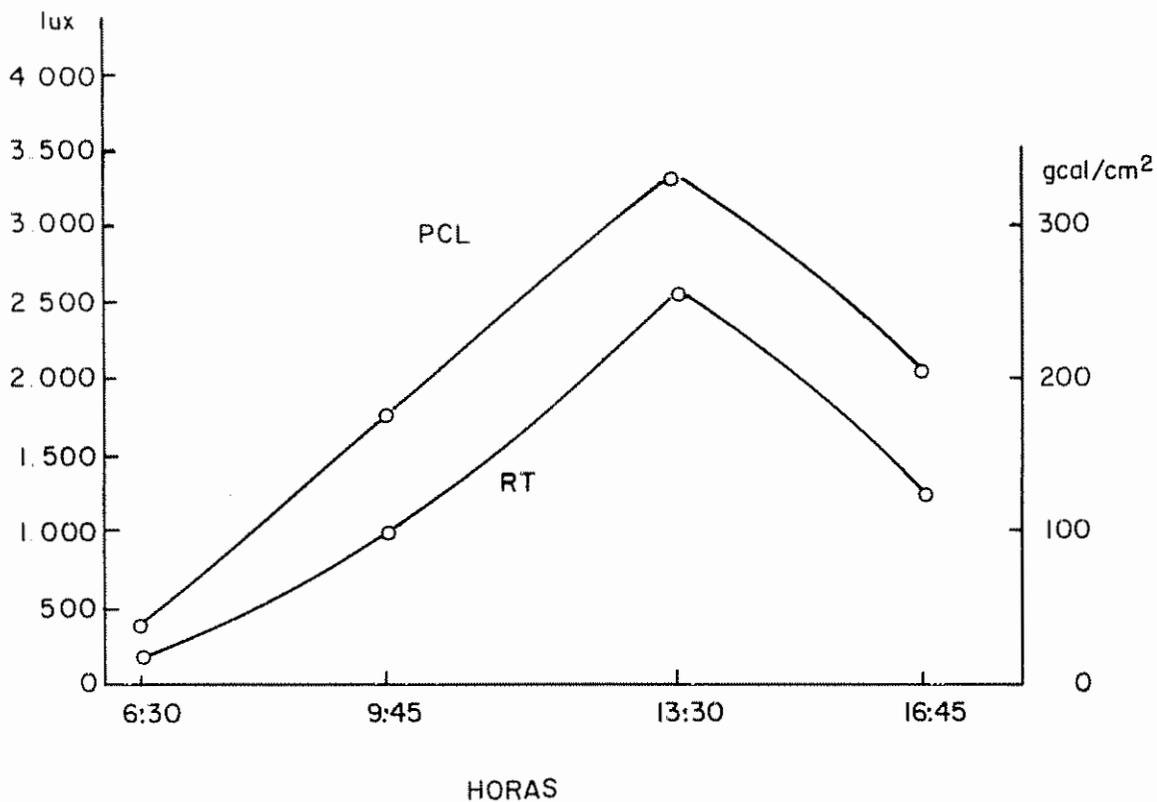


Figura 3. Curva de los valores del PCL de Ceiba pentandra (al sol) comparados con los valores de la RT en el transcurso de un día.

Cuadro 2. Valores del PCL y de la RT para Goethalsia meiantha en el transcurso de un día (promedio de tres repeticiones). Fecha: 7 de diciembre de 1969.

Horas del día	Valores de la RT gcal/cm <sup>2</sup>	PCL lux
6:30	45	125
9:45	144	525
13:30	243	885
16:45	83	355
18:45	11	60
	526 = $\Sigma$	1.953 = $\Sigma$
	105,2 = $\bar{X}$	390 = $\bar{Y}$
	178 = s	332 = s

El Cuadro 3 y la Figura 5 presentan los valores consecutivos durante un día, del PCL para Ochroma lagopus al sol, un árbol que crece a campo abierto.

Se nota también en esta planta un aumento constante en los valores del PCL hasta las 13:30 horas para luego descender en las horas de la tarde.

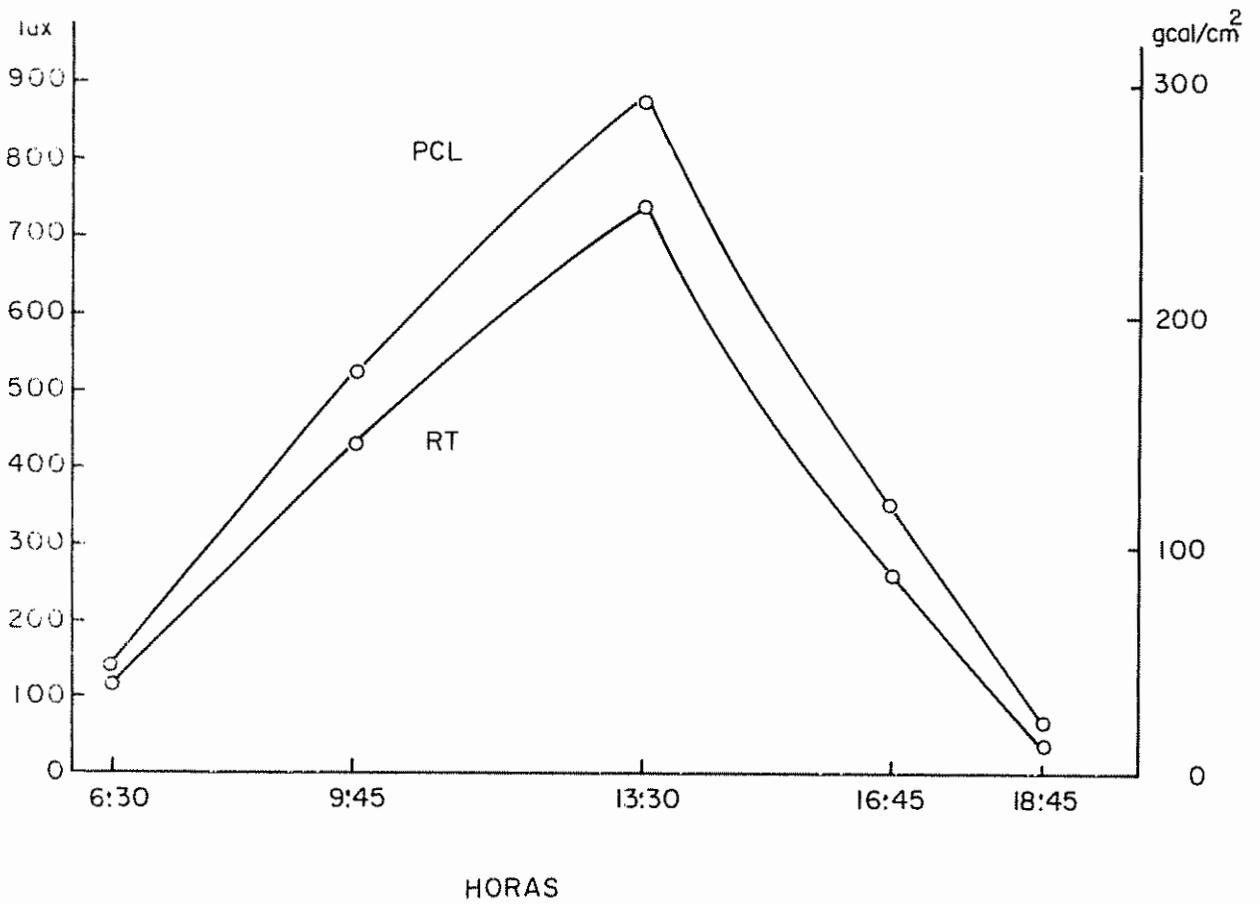


Figura 4 Curva de los valores del PCL en Goethalsia meiantha (al sol) comparados con los de la RT en el transcurso de un día.

Cuadro 3. Valores del PCL y de la RT en Ochroma lagopus (al sol) en el transcurso de un día (promedio de tres repeticiones).  
Fecha: 28 de noviembre de 1969.

Horas del día	Valores de la RT gcal/cm <sup>2</sup>	PCL lux
6:30	34	350
9:45	164	1.545
13:30	223	2.110
16:45	47	750
	468	4.755
	117 = $\bar{X}$	1.188 = $\bar{Y}$
	91,80 = s	789 = s

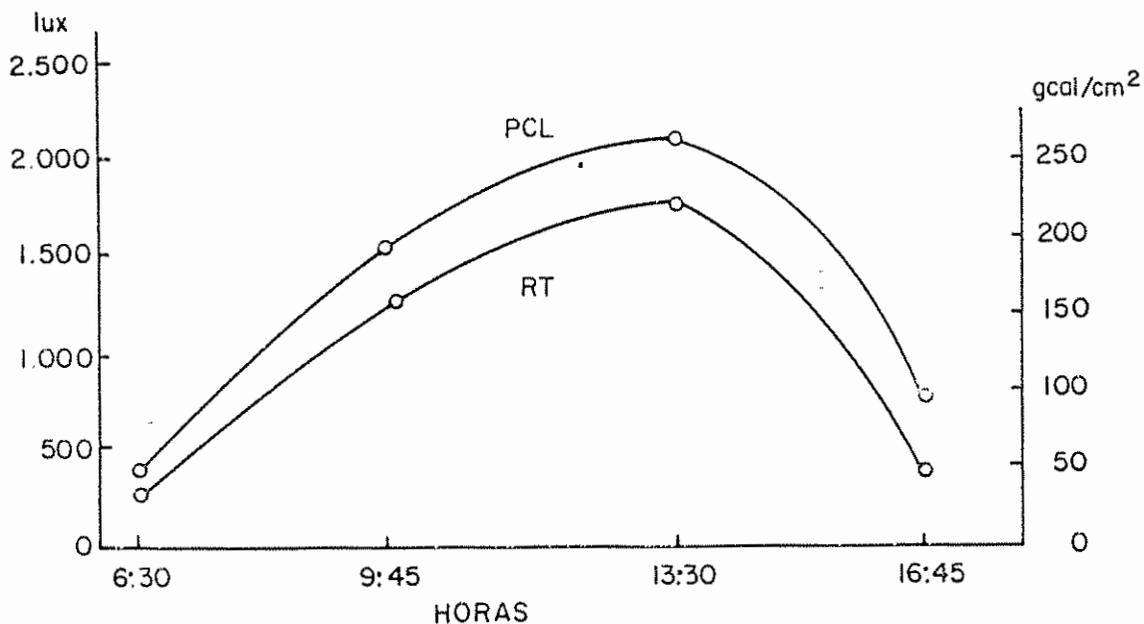


Figura 5. Curva de los valores del PCL en Ochroma lagopus (al sol) comparados con los valores de la RT en el transcurso de un día.

En el Cuadro 4 y en la Figura 6 se aprecian los resultados de cinco lecturas diarias del PCL y de la RT, en Acalypha macrostachy al sol.

Cuadro 4. Valores de la RT y del PCL en Acalypha macrostachy al sol en el transcurso de un día. (Promedio de tres repeticiones). Fecha: 9 de noviembre de 1969.

Horas del día	Valores de la RT gcal/cm <sup>2</sup>	PCL lux
6:30	20	240
9:45	113	750
13:30	133	916
16:45	67	355
18:30	13	65
	346 = $\Sigma$	2.325 = $\Sigma$
	69 = $\bar{X}$	465 = $\bar{Y}$
	53 = s	356 = s

En la Figura 6 se observa que existe un notable ascenso de los valores del PCL de Acalypha macrostachy al sol desde tempranas horas del día. Tal ascenso está íntimamente correlacionado con los valores de la RT. Pasadas las 13:30 horas los valores decrecen. Se investigó esta especie por ser muy común dentro y fuera de la selva.

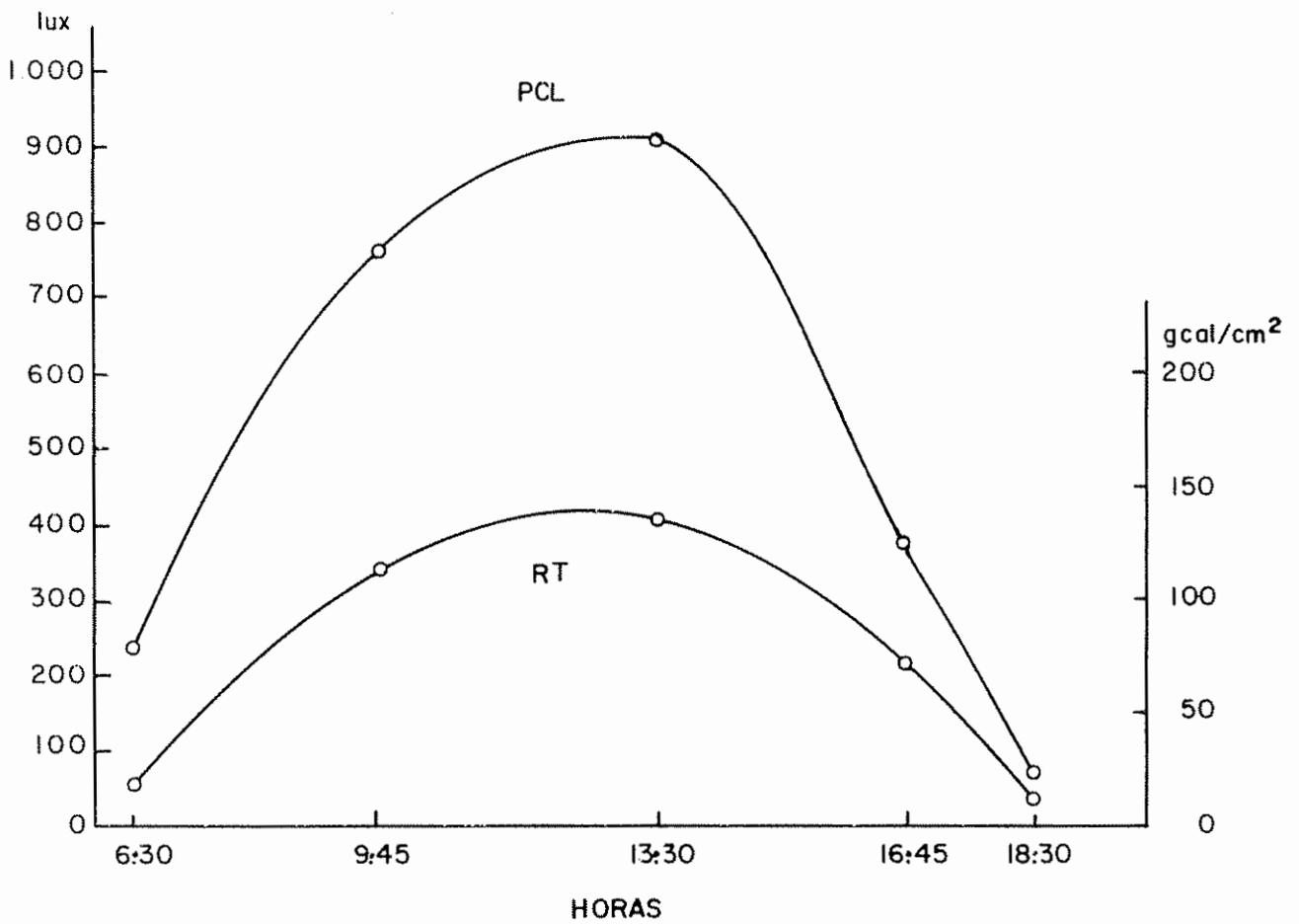


Figura 6. Curva de los valores del PCL comparados con los de la RT en el transcurso de un día, en Acalypha macrostachy (al sol).

Observando el Cuadro 5 y la Figura 8 se nota que en Acalypha macrostachy a la sombra los aumentos de los valores del PCL corresponden también a los incrementos de la RT.

Cuadro 5. Valores de la RT y del PCL en Acalypha macrostachy a la sombra en el transcurso de un día. (Promedio de tres repeticiones). Fecha 10 de noviembre de 1969.

Horas del día	Valores de la RT gcal/cm <sup>2</sup>	PCL lux
6:30	2	30
9:45	17	125
13:30	19	250
16:45	6	65
	44 = $\Sigma$	470 = $\Sigma$
	11 = $\bar{X}$	117 = $\bar{Y}$
	8,3 = s	98 = s

4.1.1. Interpretación del análisis estadístico de la RTD y del PCL de Acalypha macrostachy.

En esta especie el punto de compensación de luz es una función lineal creciente de la radiación total diaria. A la sombra demuestra incremento del PCL en la tasa de 17,49 unidades lux por cada unidad de aumento en la RTD (Cuadro 5 y Figuras 8 y 9).

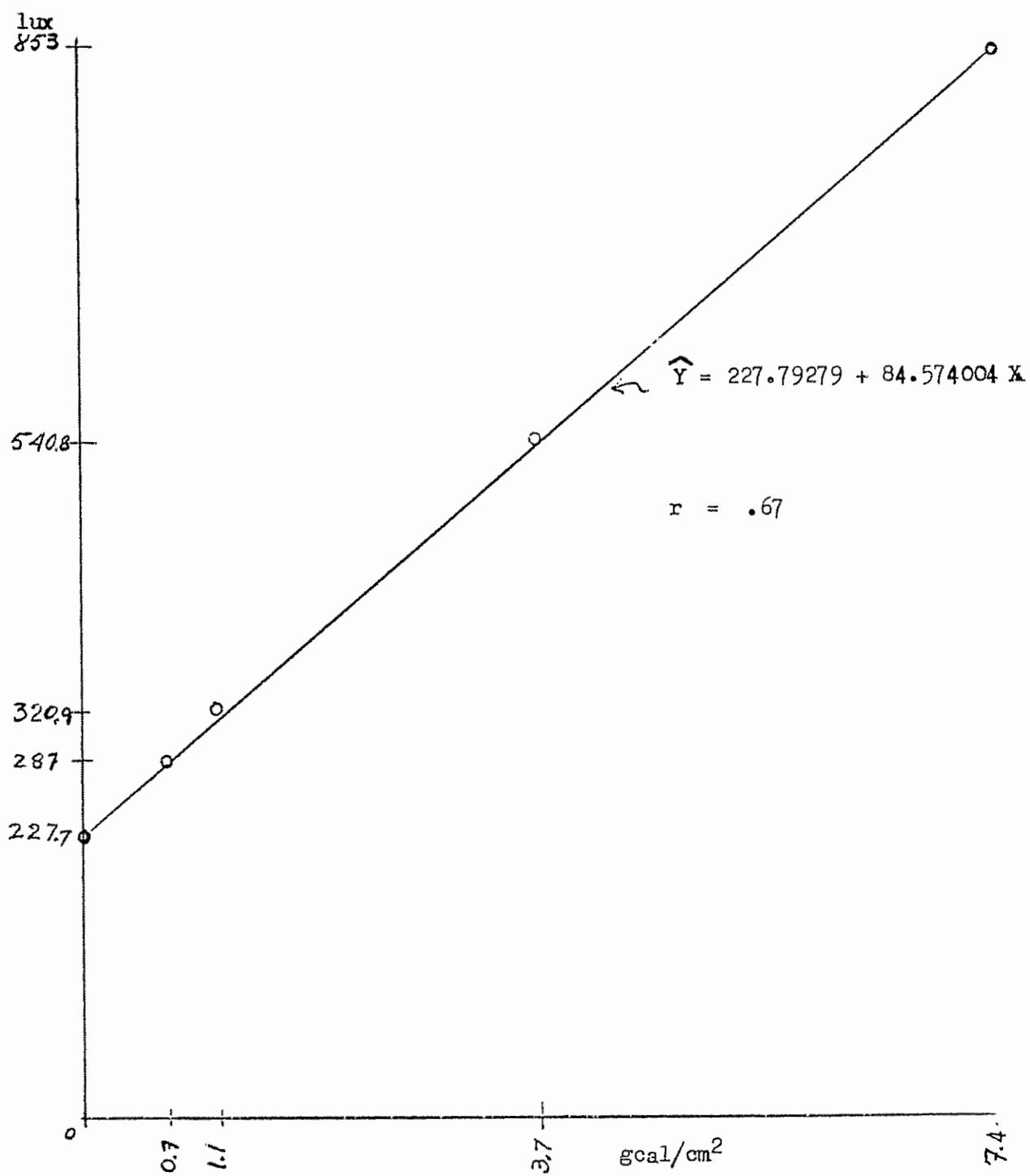


Figura 7. Línea de Regresión del PCL y la RTD para *Acalypha macrostachy* (al sol).

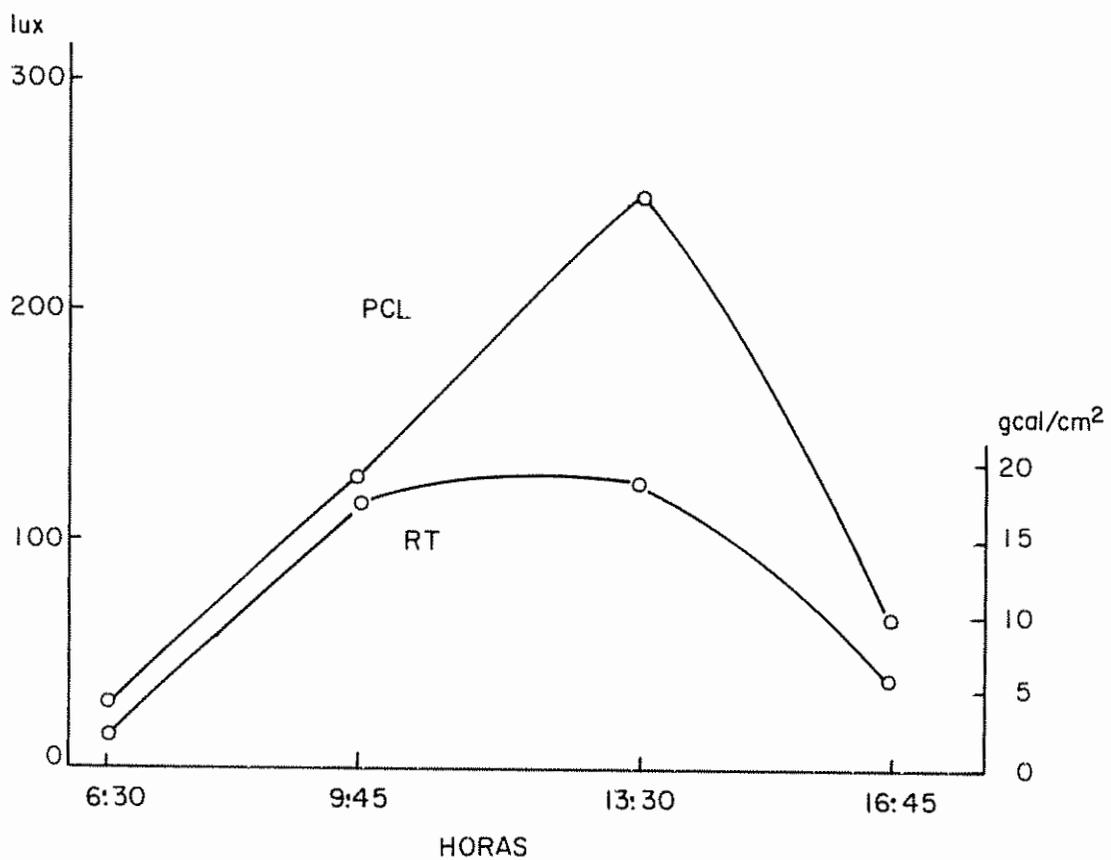


Figura 8. Curva de los valores del PCL comparados con los de la RT en el transcurso de un día, en Acalypha macrostachy (a la sombra).

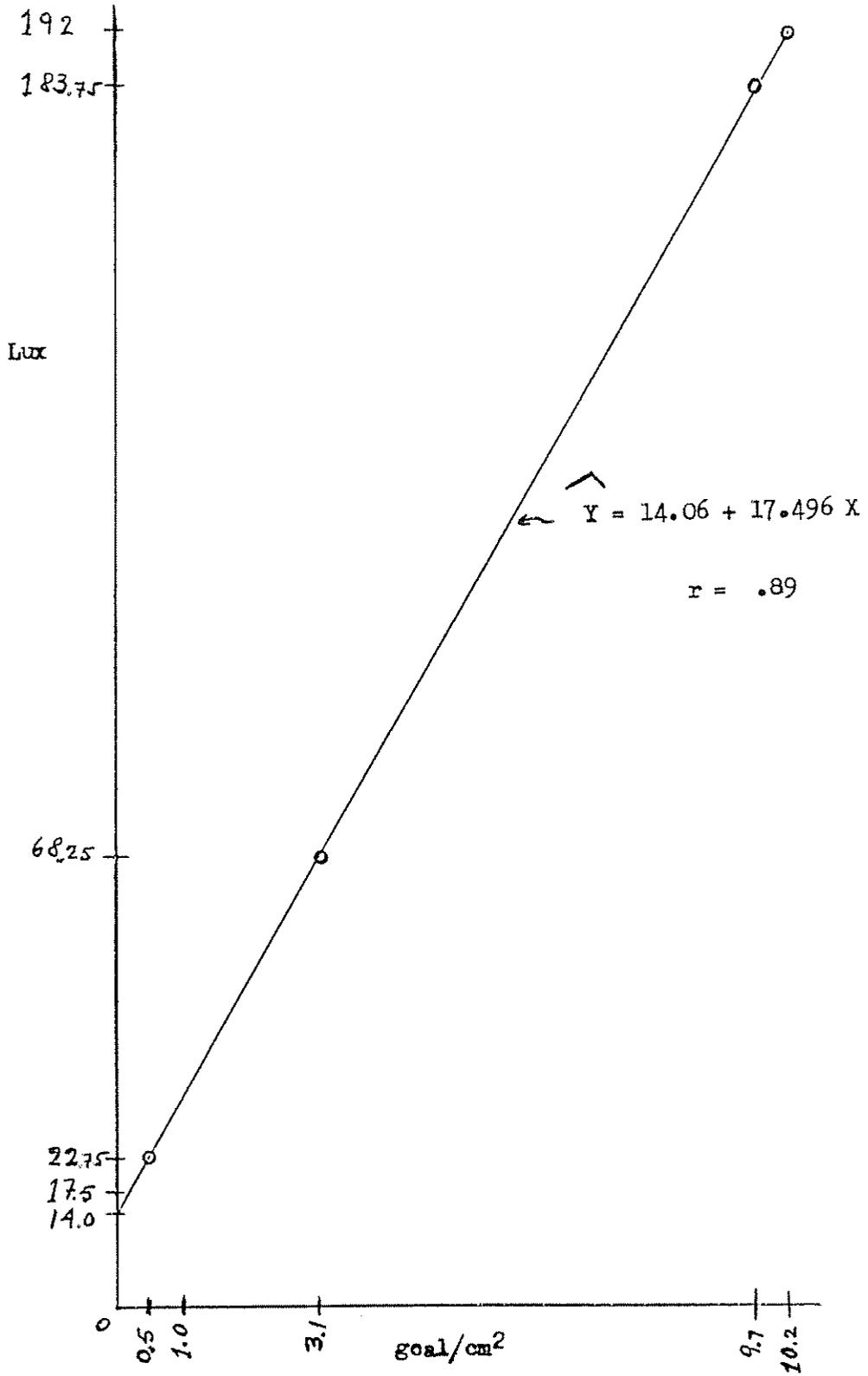


Figura 9. Línea de Regresión del PCL y la RTD para Acalypha macrostachy (a la sombra).

Al observar esta misma especie al sol, la tasa del incremento del PCL es mayor, siendo aproximadamente igual a 84,6 lux por cada unidad de radiación total diaria (RTD) (Cuadro 4 y Figuras 6 y 7).

Se nota que existe correlación entre el PCL y la RTD en la especie Acalypha macrostachy según los análisis estadísticos.

#### 4.2. Curvas periódicas de los puntos de compensación de luz.

A continuación se presentan curvas periódicas en Miconia matthaei y en Goethalsia meiantha y la interpretación de los análisis estadísticos correspondientes.

##### 4.2.1. Curvas semanales en Miconia matthaei (sol y sombra)

Los valores del PCL alcanzados por las plantas de Miconia matthaei, que crecían fuera de la selva, presentaron correlación con los valores de la RTD, como se ve en el Cuadro 6 y la Figura 10. Esta investigación se realizó en tres días diferentes: 21 y 31 de octubre y 3 de noviembre de 1969. Comparando los valores de la RTD y del PCL en la especie Miconia matthaei dentro de la selva, representados en el Cuadro 7 y en la Figura 12, desde el 15 hasta el 22 de enero de 1970, se encontró una alta correlación positiva entre los incrementos de la RTD y los valores del PCL, coincidiendo tanto en sus máximos como en sus mínimos. Cuando el valor de la RTD alcanzó 76 gcal/cm<sup>2</sup>, el PCL se presentó en 68 lux. Cuando la RTD descendió a un valor mínimo de 45 gcal/cm<sup>2</sup> el PCL también descendió a 41 lux.

Cuadro 6. Valores de la RT y del PCL en Miconia matthaei (al sol)  
 (promedio de tres lecturas). Fechas: 21 de octubre de 1969,  
 31 de octubre de 1969 y 3 de noviembre de 1969.

Días	RTD en gcal/cm <sup>2</sup>	PCL
Octubre 21	513	250
Octubre 31	543	360
Noviembre 3	544	500
	1.600	1.110
	533 = $\bar{X}$	370 = $\bar{Y}$
	18 = s	125,2 = s

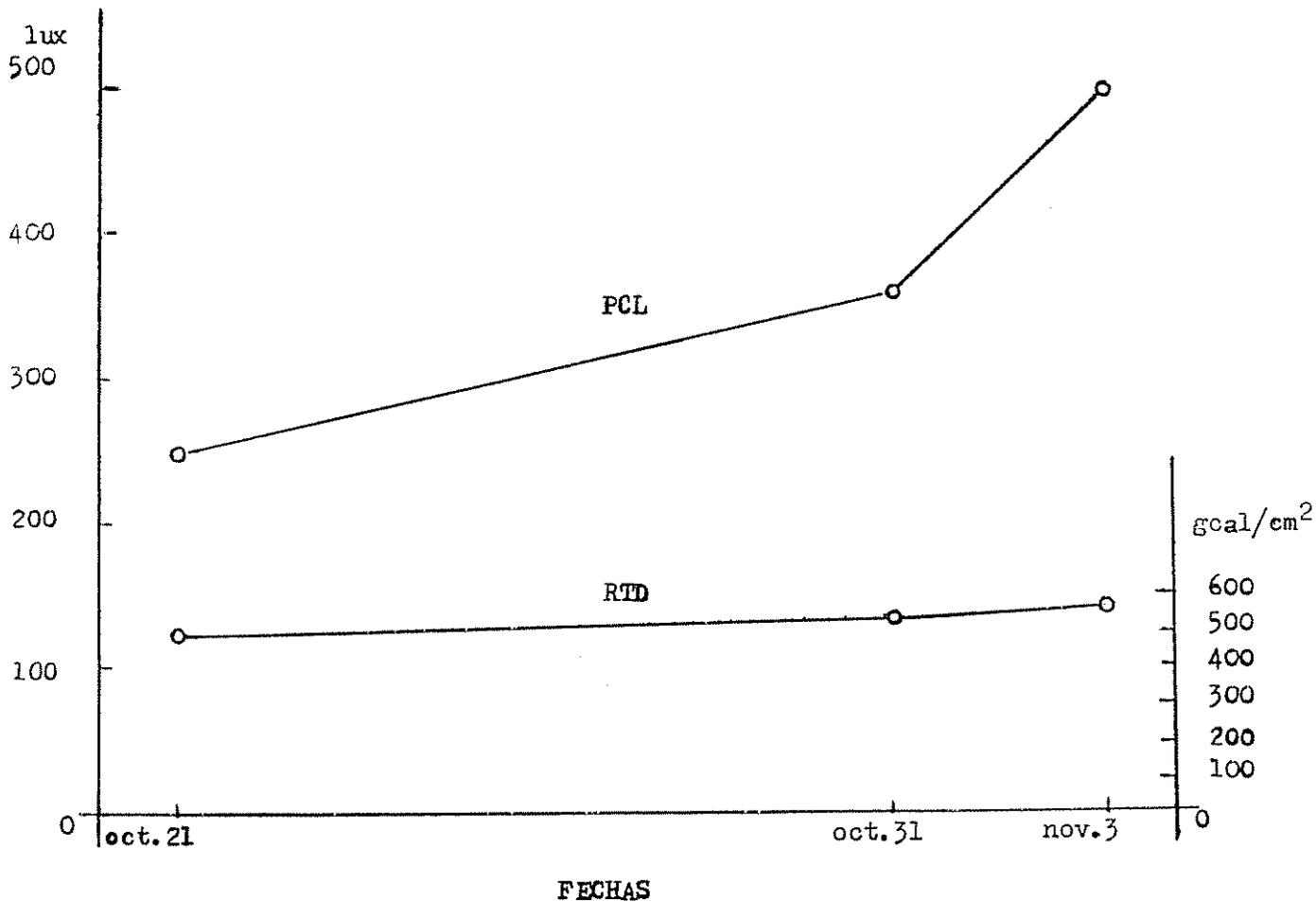


Figura 10. Curva de los valores del PCL para Miconia matthaei (al sol),  
 comparados con los valores de la RT.

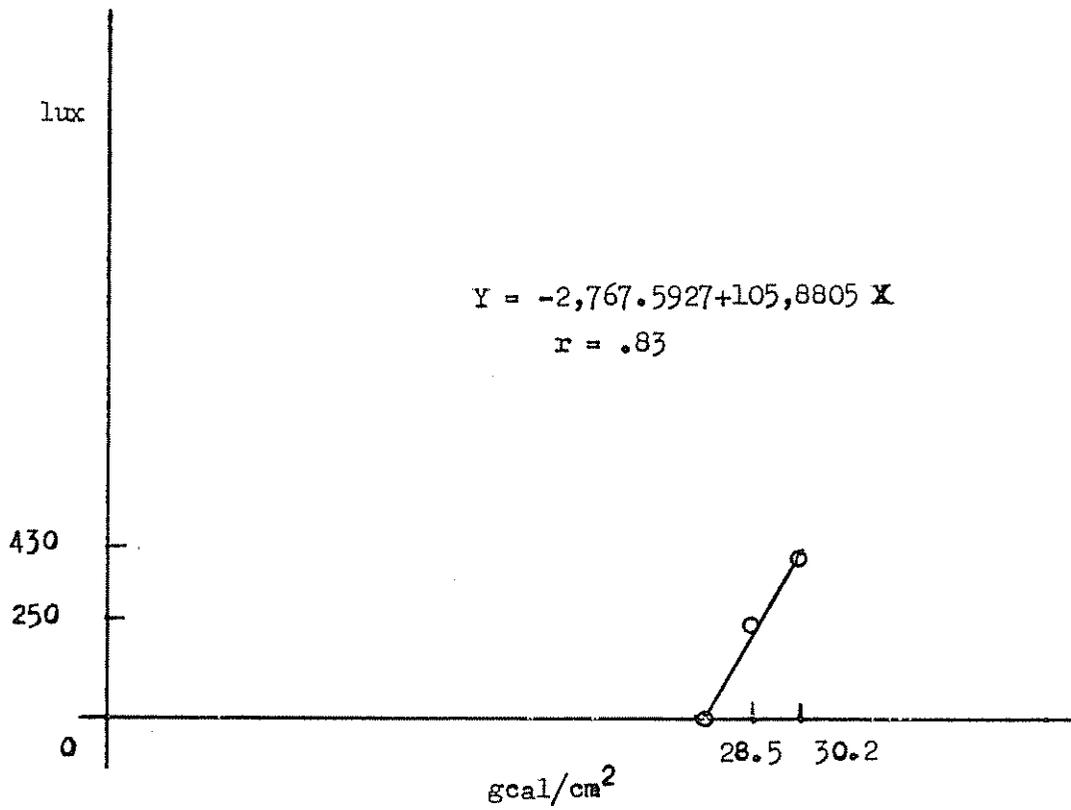


Figura 11. Línea de Regresión del PGL y de la RTD para Miconia matthaei (al sol).

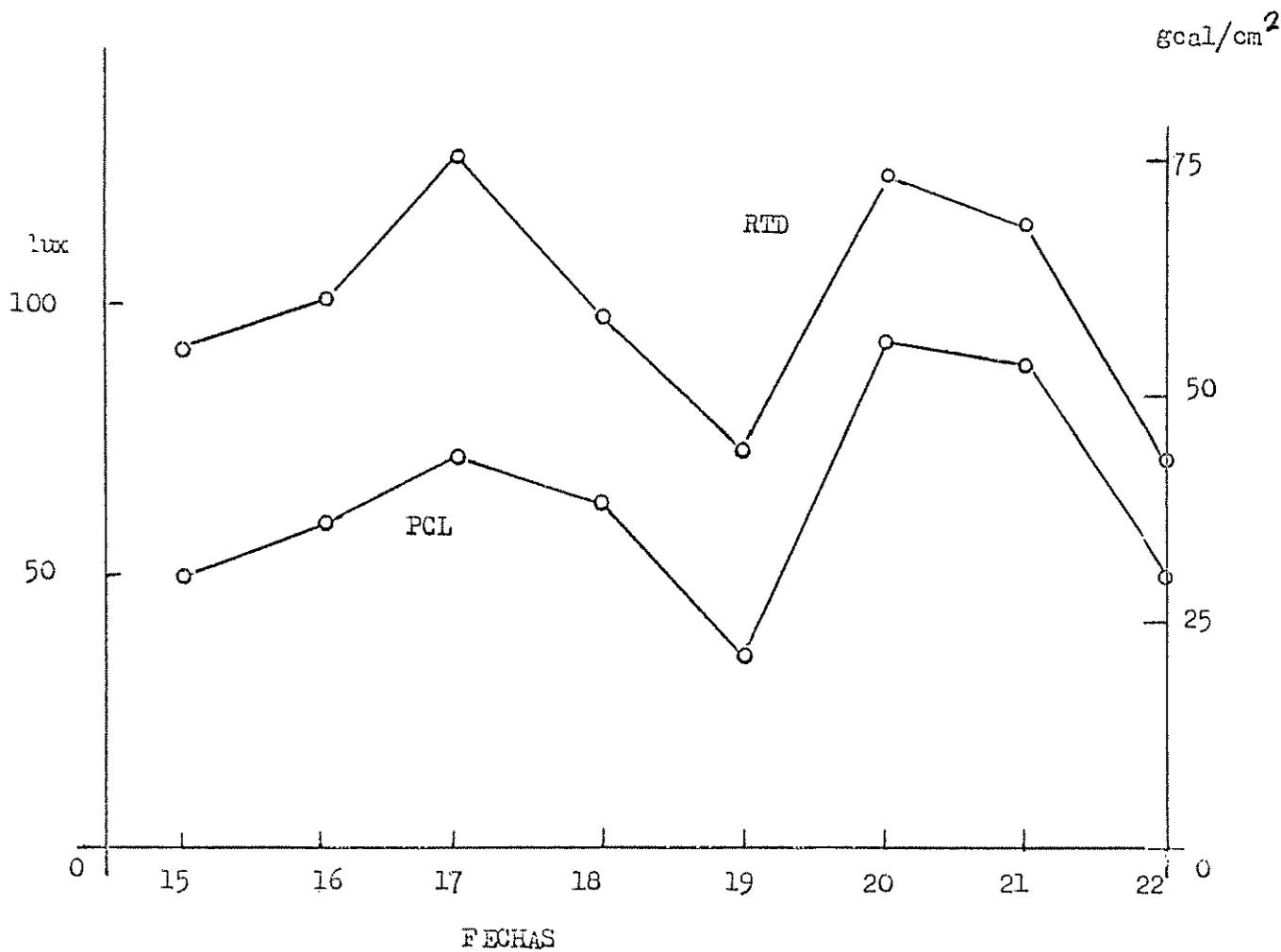


Figura 12. Curva de los valores consecutivos del PCL durante ocho días, en relación con la RTD en Miconia matthaei a la sombra, desde el 15 al 22 de enero de 1970. ( promedio de tres lecturas )

En el Cuadro 6 y en la Figura 10 podemos observar que en Miconia matthaei al sol los valores del PCL fueron más altos que los incrementos de la RTD, al correlacionarlos.

En el Cuadro 7 se anotan los datos respectivos para Miconia matthaei durante ocho días consecutivos.

Cuadro 7. Valores de la RTD y del PCL en Miconia matthaei a la sombra. (Promedio de tres lecturas). Fecha: desde el 15 al 22 de enero de 1970.

Días	RTD en gcal/cm <sup>2</sup>	PCL en lux
15	50,0	50
16	59,0	60
17	76,0	70
18	58,0	60
19	43,0	40
20	74,0	85
21	68,0	85
22	43,0	50
	471,0 = $\Sigma$	500 = $\Sigma$
	59,0 = $\bar{X}$	62,5 = $\bar{Y}$
	13,0 = s	14, = s

#### 4.2.2. Interpretación del análisis estadístico de la RTD y del PCL de Miconia matthaei

El PCL es una función lineal creciente de la RTD.

La especie Miconia matthaei en la sombra demuestra incrementar el PCL en la tasa de 18 unidades lux por cada unidad de aumento en la RTD (Figura 13).

Al observar esta misma especie al sol, la tasa de incremento del PCL es mayor, siendo aproximadamente igual a 105 lux por cada unidad de radiación total diaria (Figura 11).

#### 4.2.3. Curva mensual de los PCL en Goethalsia meiantha (sol - sombra)

Estudiando comparativamente las curvas correspondientes a la sucesión de valores de la RTD y del PCL para la especie Goethalsia meiantha, (Figura 14 y Cuadro 8) durante el período comprendido entre el 25 de noviembre de 1969 hasta el 26 de diciembre del mismo año, se observó una alta correlación positiva entre los incrementos diarios de la RTD y los valores del PCL, tanto en las plantas situadas dentro como fuera de la selva, según fue el día considerado. Por ejemplo en el día 3 de diciembre y del 12 al 21 del mismo mes, se obtuvieron valores del PCL bajos, llegando a su mínimo el día 16 de diciembre en el cual el RTD apenas alcanzó un valor de 25 gcal/cm<sup>2</sup>.

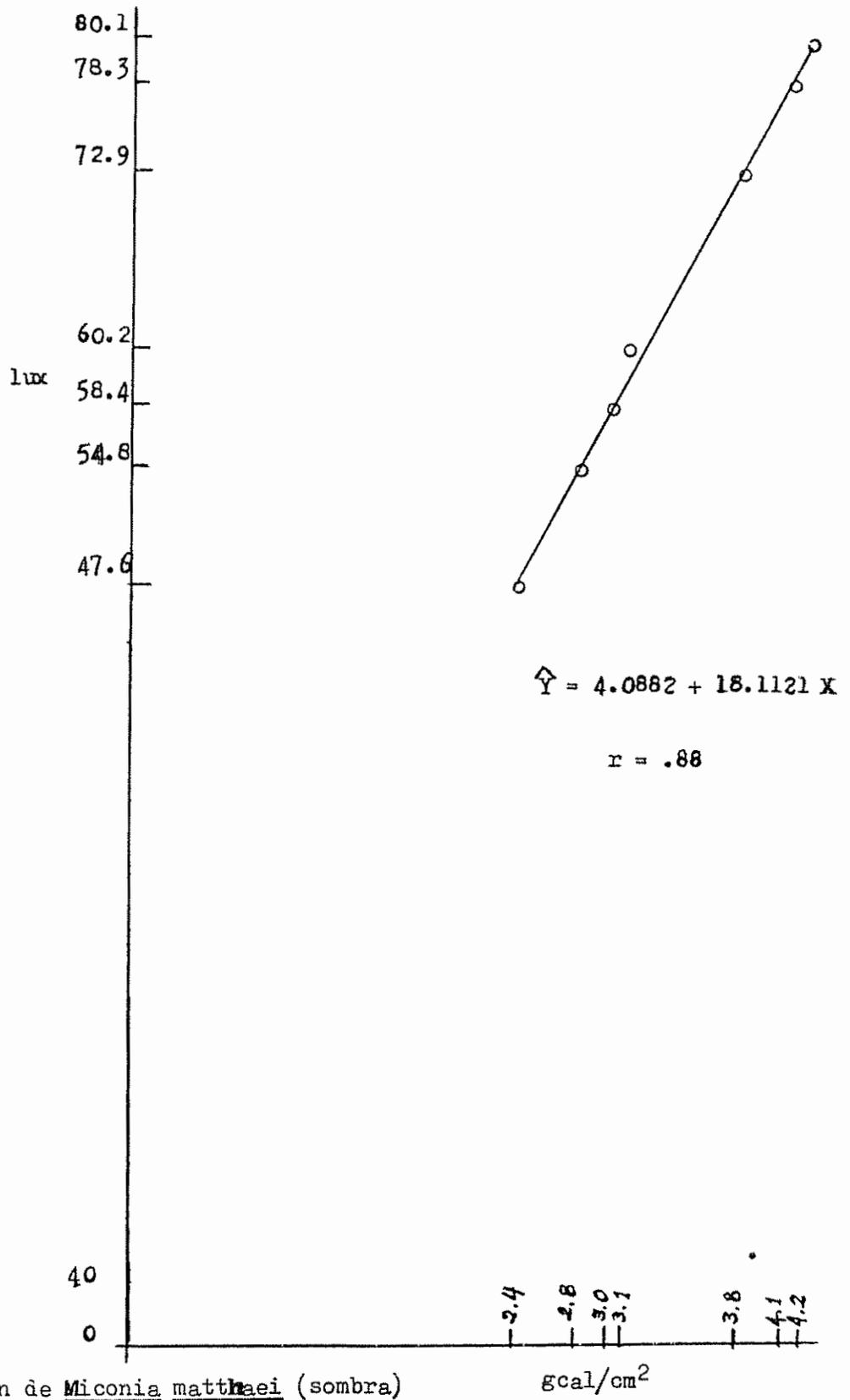


Figura 13 .

Línea de Regresión de Miconia matthaei (sombra)

gcal/cm<sup>2</sup>

gcal/cm<sup>2</sup>

CURVAS DEL PCL Y DEL RTD EN Goethalsia meiantha ( Sol y Sombra )

PCL = f ( RTD )

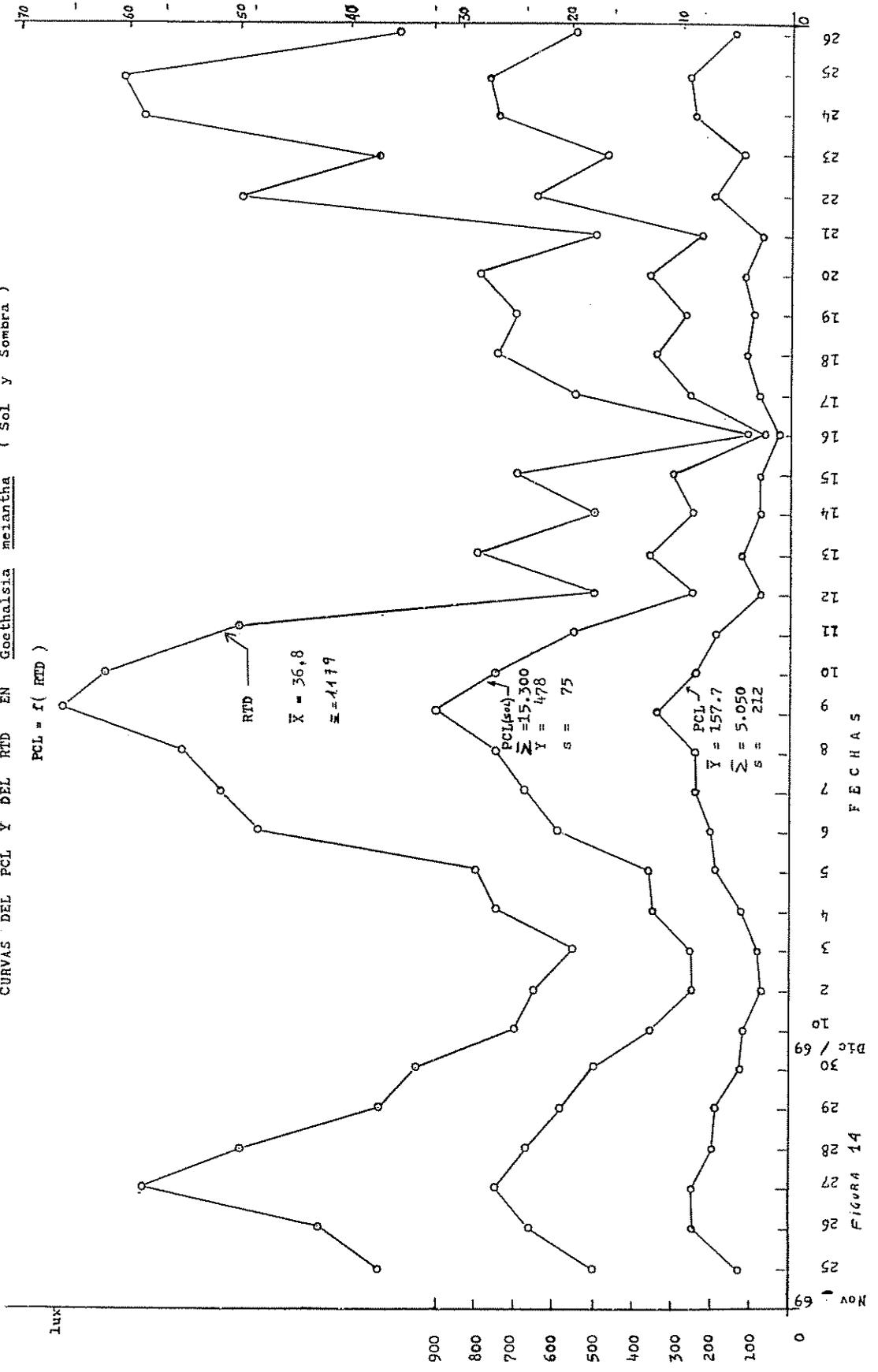


FIGURA 14

Los valores del PCL encontrados en las plantas de Goethalsia meiantha dentro de la selva llegaron a ser aproximadamente entre el 1/3 y el 1/5 de los valores del PCL encontrados en plantas de la misma especie que crecieron al borde de dicha selva, por lo que se comprueba la influencia directa del RTD sobre el PCL en esta especie.

Cuadro 8. Valores de la RTD y el PCL para Goethalsia meiantha, sol y sombra. Fecha: Desde el 25 de noviembre de 1969 hasta el 26 de diciembre de 1969.

Fechas	RTD en gcal/cm <sup>2</sup>	PCL - sol en lux	PCL - sombra en lux
Noviembre 25	38	500	125
26	43	665	250
27	59	750	250
28	50	675	200
29	38	590	190
30	34	500	125
Diciembre 1 <sup>a</sup>	25	355	120
2	23	250	70
3	20	250	80
4	27	350	125
5	29	360	190
6	49	590	200
7	52	675	240

Cont. Cuadro 8.

Fechas	RTD en gcal/cm <sup>2</sup>	PCL - sol en lux	PCL - sombra en lux
Diciembre 8	56	750	250
9	67	900	340
10	63	750	240
11	50	550	190
12	18	250	75
13	29	360	125
14	18	250	80
15	25	300	80
16	4	65	30
17	20	250	80
18	27	350	110
19	25	270	100
20	29	360	125
21	18	230	75
22	50	650	200
23	38	475	125
24	59	750	250
25	61	770	260
26	36	550	150
	1.179 = $\Sigma$	15.300 = $\Sigma$	5.050 = $\Sigma$
	36,8 = $\bar{X}$	478,1 = $\bar{Y}$	157,7 = $\bar{Y}$
		75 = s	212 = s

4.2.4. Interpretación del análisis estadístico del cuadro de regresión del PCL y RTD para *Goethalsia meiantha*, sol y sombra.

En esta especie el PCL es una función lineal creciente de la RTD.

En la sombra *Goethalsia meiantha* demuestra incrementar el PCL en la tasa de 24 unidades lux por cada unidad de aumento en la RTD (Figura 16). Al observar esta misma especie al sol, la tasa del incremento del PCL es más acelerada, siendo aproximadamente igual a 78 lux por cada unidad de RTD.

De lo expuesto se puede concluir que existe una alta correlación entre el PCL y la RTD en la especie *Goethalsia meiantha*.

4.3. Resultados de las lecturas de la RTD obtenidas con actinómetros a tres alturas diferentes durante el período del 14 al 29 de enero de 1970.

Las observaciones de la RTD que se efectuaron a campo abierto en la estación meteorológica del IICA presentaron los siguientes valores para la RTD: mínimo = el 28 de enero de 1970 = 184 gcal/cm<sup>2</sup>

máximo = el 23 de enero de 1970 = 643 gcal/cm<sup>2</sup>

Con los tres actinómetros instalados en la selva del Campo gamma, a tres diferentes alturas desde el suelo, se obtuvieron los siguientes resultados.

1) Actinómetro a 1,60 m sobre el suelo

a) el valor RTD mínimo ocurrió el 28 de enero con 22 gcal/cm<sup>2</sup>

b) el valor RTD máximo ocurrió el 23 de enero con 81 gcal/cm<sup>2</sup>

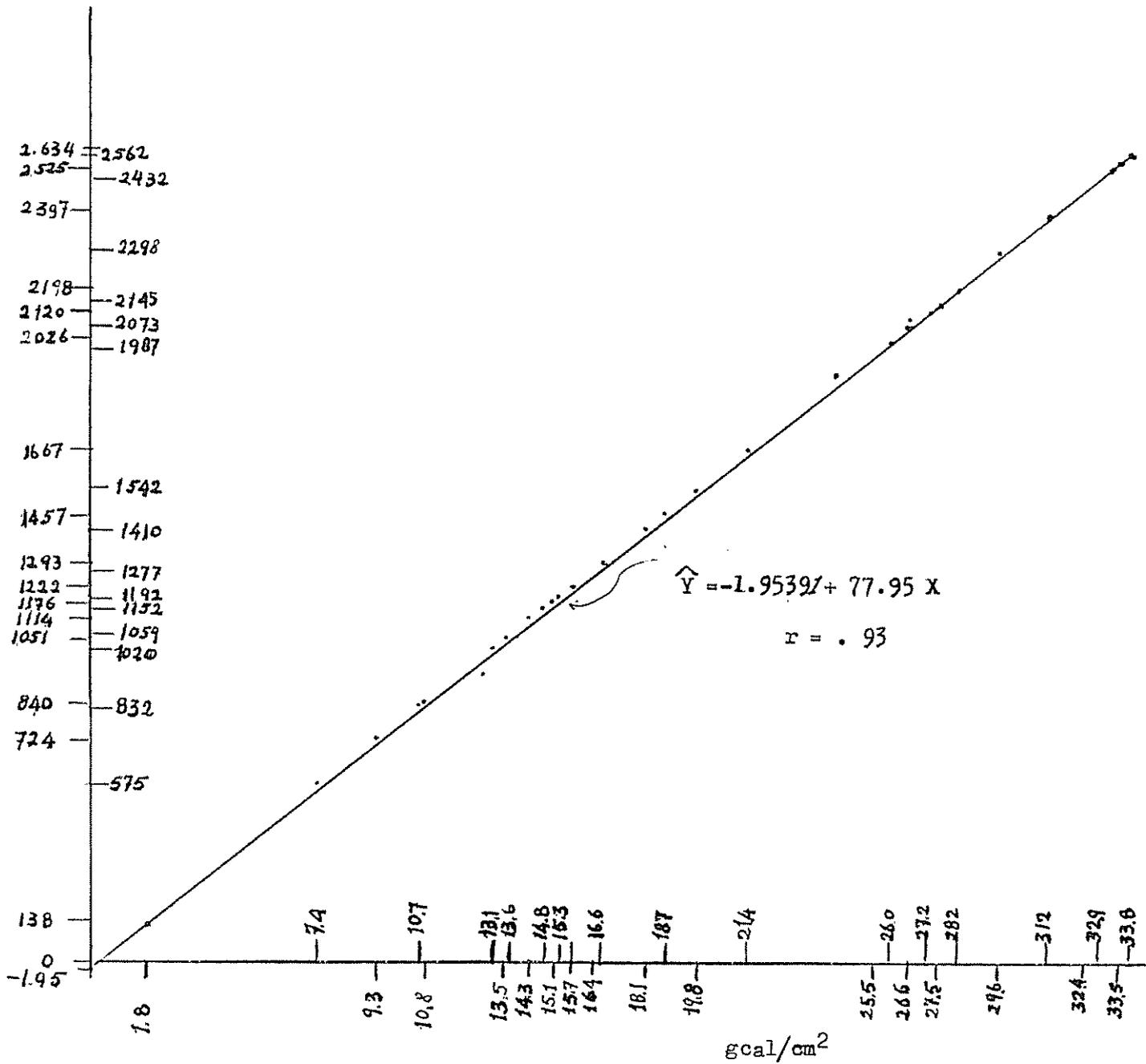


Figura 15. Línea de Regresión de la curva mensual de Goethalsia meiantha (sol)

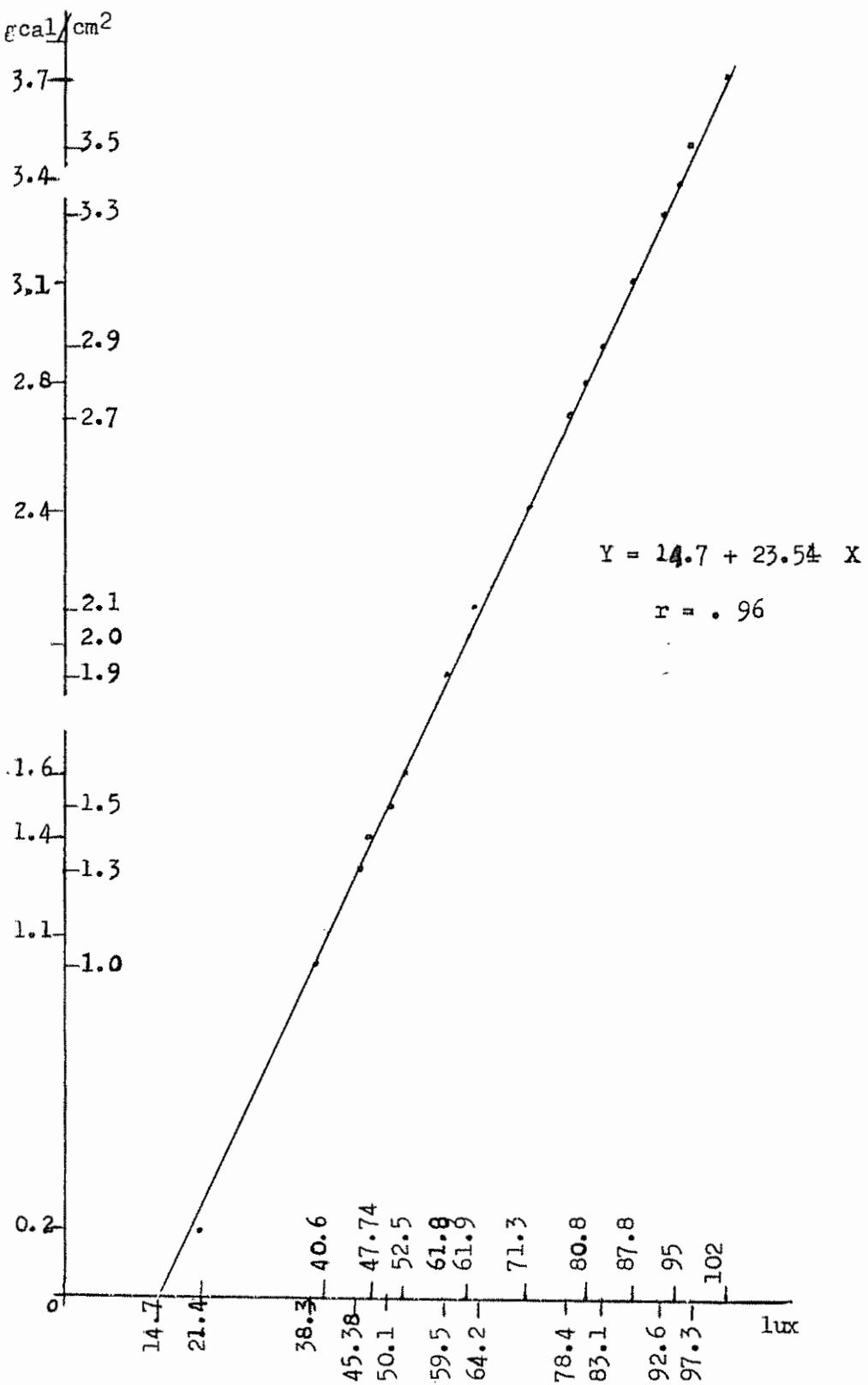


Figura 16. Línea de Regresión de la curva mensual de Goethalsia meiantha (sombra)

- 2) Actinómetro a 1,20 m sobre el suelo
  - a) el valor mínimo ocurrió el 28 de enero con 11 gcal/cm<sup>2</sup>
  - b) el valor máximo ocurrió el 23 de enero con 45 gcal/cm<sup>2</sup>
- 3) Actinómetro a 0,80 m sobre el suelo
  - a) el valor mínimo ocurrió el 28 de enero con 11 gcal/cm<sup>2</sup>
  - b) el valor máximo ocurrió el 20 de enero con 43 gcal/cm<sup>2</sup>

De lo expuesto se dedujo que coinciden la mayoría de los valores máximos y mínimos de estas curvas en sus distintas alturas sobre el suelo, o sea que existe una alta correlación entre todos ellos, como se puede apreciar en la Figura 17.

#### 4.4. Resultados de las comparaciones entre la RTD y el PCL

En el Cuadro 9 se demuestra que cada especie presenta por lo general distinto valor del PCL a la misma hora del día, pues cada una responde diferentemente a la RTD de su propio hábitat. Los valores del PCL están dados en orden ascendente.

En el Cuadro 10 se observa que los valores de la RTD y del PCL en las plantas heliófilas son más altos que en las umbrófilas. Sin embargo, debe considerarse que los valores de la RTD apenas corresponden a las condiciones encontradas durante los días de experimentación y en ninguna forma son representativos del hábitat o reflejan valores promedios en estos sitios.

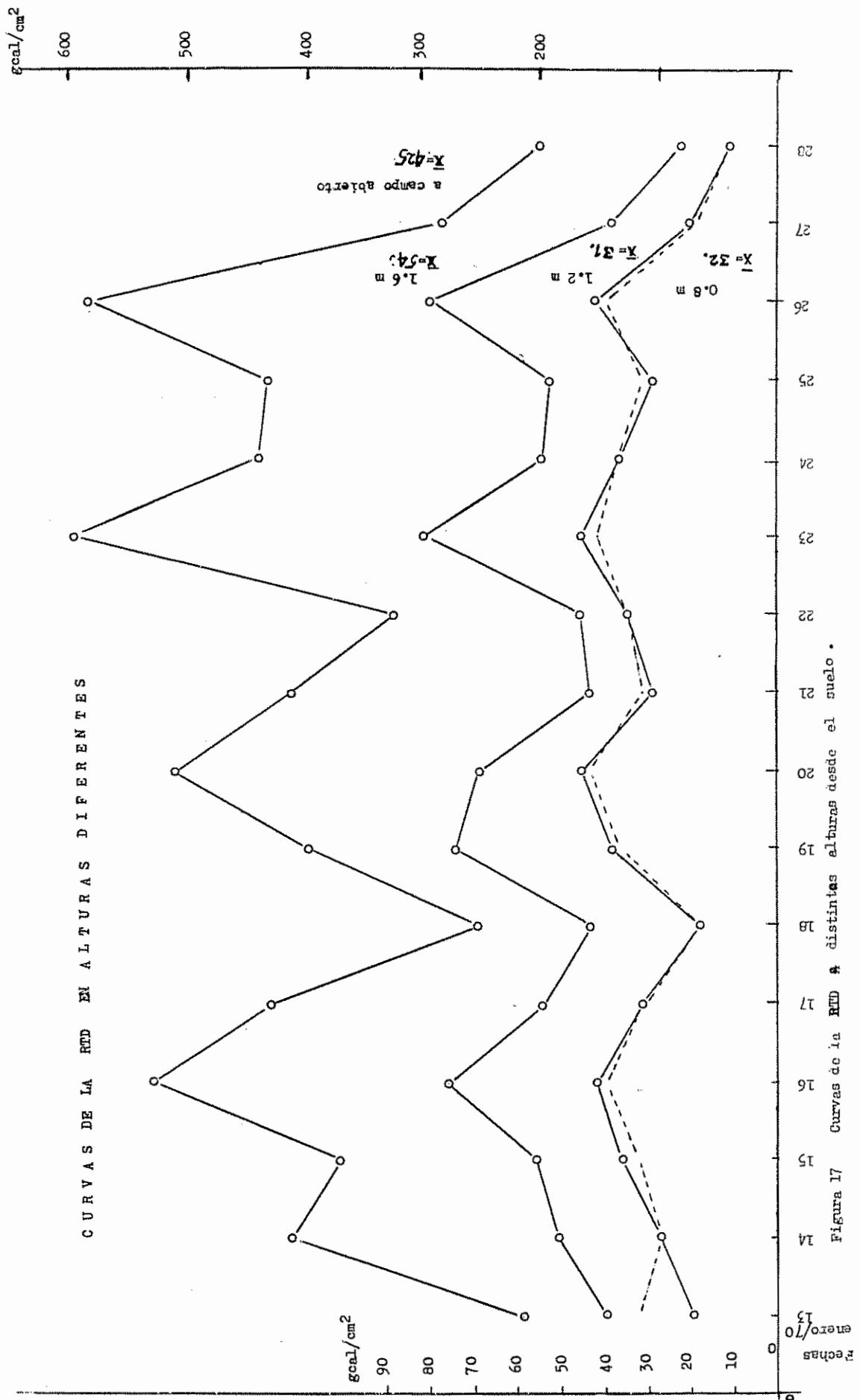


Figura 17 Curvas de la RTD a distintas alturas desde el suelo.

Cuadro 9. Cuadro comparativo entre la RTD y el PCL de plantas umbrófilas. La RTD se expresa en gcal/cm<sup>2</sup> y el PCL en lux.

Plantas umbrófilas	RTD	PCL	s del PCL
<u>Carex</u> sp.	40	30	0
<u>Monstera</u> <u>deliciosa</u>	29	40	20
<u>Dioscorea</u> sp.	56	40	20
<u>Hibiscus</u> sp.	27	70	0
<u>Acalypha</u> <u>macrostachy</u>	38	70	50
<u>Pharus</u> <u>latifolius</u>	34	75	20
<u>Solanum</u> sp.	56	80	35
<u>Anthurium</u> sp.	09	80	35
<u>Miconia</u> <u>matthaei</u>	68	85	90
<u>Scleria</u> <u>bracteata</u>	40	85	40
<u>Polipodium</u> sp.	27	115	120
<u>Adiantum</u> sp.	22	125	110
<u>Cephaelis</u> <u>tomentosa</u>	38	125	110
<u>Sabal</u> sp.	05	135	110
<u>Heliconia</u> sp.	32	135	0
<u>Coutarea</u> <u>hexandra</u>	36	160	80
<u>Begonia</u> <u>multinervia</u>	34	235	30
<u>Psycotria</u> sp.	41	335	125
<u>Plantago</u> <u>lanceolata</u>	09	335	235

Cuadro 10. Cuadro comparativo entre la RTD y el PCL de plantas Heliófilas. La RTD se expresa en gcal/cm<sup>2</sup> y el PCL en lux.

Plantas heliόfilas	RTD	PCL	s del PCL
<u>Simarouba amara</u>	55	390	160
<u>Rollinia microsepala</u>	671	560	20
<u>Cassia sp.</u>	513	580	145
<u>Eugenia malaccensis</u>	428	590	0
<u>Coleus rubra</u>	389	775	400
<u>Goethalsia meiantha</u>	585	775	115
<u>Cecropia insignis</u>	236	950	0
<u>Stemadenia obovata</u>	391	1.250	250
<u>Oryctanthus occidentalis</u>	275	1.250	660
<u>Acalypha macrostachy</u>	346	1.250	250
<u>Dioscorida tamus</u>	441	1.330	145
<u>Terminalia cattapa</u>	261	1.500	500
<u>Ochroma lagopus</u>	461	1.560	40
<u>Erythrina poeppigiana</u>	461	1.700	175
<u>Pennisetum purpureum</u>	461	1.720	225
<u>Ipomoea cárnea</u>	538	2.080	125
<u>Araucaria imbricata</u>	538	2.080	375
<u>Ceiba pentandra</u>	522	2.180	280
<u>Ficus indica</u>	439	2.720	290
<u>Artocarpus comunis</u>	526	3.270	460
<u>Solanum hirsutum</u>	506	3.500	950
<u>Yucca elephantipes</u>	76	5.870	1.065

En el Cuadro 11 se presentan comparativamente los valores promedios de la RTD y del PCL en especies vegetales que puede vivir tanto al sol como a la sombra, por lo que son llamadas facultativas.

Cuadro 11. Cuadro comparativo entre la RTD y el PCL para algunas plantas facultativas. Valores expresados en gcal/cm<sup>2</sup> y en lux, respectivamente.

Plantas facultativas	RTD	PCL	s del PCL
<u>Goethalsia meiantha</u>	504	190	155
<u>Solanum hirsutum</u>	310	415	20
<u>Zexmenia frutescens</u>	446	500	250
<u>Zingiber sp.</u>	446	750	250
<u>Tripogandra cumanensis</u>	288	750	250
<u>Monstera deliciosa</u>	454	830	145

En el Cuadro 12 aparecen los valores resumidos o promedios de la RTD, del PCL de todas las plantas umbrófilas, facultativas y heliófilas estudiadas.

Cuadro 12. Cuadro comparativo entre RTD y PCL para plantas umbrófilas, facultativas y heliófilas. RTD en gcal/cm<sup>2</sup> y PCL en lux.

Plantas	RTD	PCL	s del PCL
Umbrófilas	34	123,6	75
Facultativas	407	1.149,6	680
Heliófilas	427	1.721,8	1.220

## 5. DISCUSION

Los datos presentados en el capítulo anterior revelaron varias peculiaridades, especialmente al comparar los puntos de compensación de luz con la radiación total. A continuación se discutirán los resultados en el mismo orden.

### a) Curvas diarias del PCL.

Los valores más altos del PCL obtenidos para Ceiba pentandra, que corresponden a las 13:30 horas, fueron mayores que los correspondientes para Goethalsia meiantha. Como no hay diferencia notable entre los valores de la RT de los días 6 y 7 de diciembre en los que se hicieron estos experimentos, se podría deducir que las diferencias existentes en los valores del PCL (Figuras 3 y 4; Cuadros 1, 2 y Apéndice 2) se deberían a factores citoplasmáticos propios de cada especie.

La especie Ochroma lagopus se estudió el 28 de noviembre y presentó un valor del PCL mayor que el correspondiente para Goethalsia meiantha (diciembre 7) lo cual podría atribuirse tanto a una mayor intensidad respiratoria en Ochroma lagopus, a causa de una mayor acumulación previa de sustratos respiratorios como al carácter citológico propio de esta especie o al mayor valor de la RTD existente el día en que se efectuó el experimento.

Estudiando la especie Acalypha machrostachy que crece al sol y a la sombra (Cuadros 4, 5 y Figuras 6 y 8) se nota que a las 13:30 horas, los valores del PCL son para las muestras provenientes del

sol, aproximadamente 3 veces mayores, lo que hace creer en la influencia de la RTD sobre el PCL en estas plantas. Se deduciría que la planta que vive al sol respira con más intensidad a dicha hora y que tendría mayor temperatura en el follaje comparada con la de la selva.

b) Curvas periódicas del PCL

Estudiando los resultados obtenidos en la investigación del PCL para Miconia matthaei al sol (Cuadro 6 y Figura 10), el PCL aumentó su valor notablemente mientras la RT no bajó de los 500 gcal/cm<sup>2</sup>, radiación que se considera bastante alta como se puede comprobar en el Apéndice 2. Se puede suponer que esta especie tenía alta intensidad respiratoria y su PCL resultó alto especialmente el 3 de noviembre que había mayor radiación solar.

En muestras de Miconia matthaei provenientes de la selva, se observó (Cuadro 7 y Figura 12) que el PCL disminuyó notablemente siendo hasta 6 veces menor que en plantas de la misma especie que crecieron al sol. Es de suponer que en la sombra la respiración tiene menor intensidad, como también una menor temperatura de las hojas.

Los valores de la RTD de los días en que se llevó a cabo la investigación indican una notable diferencia a favor de la especie que crece al sol, por lo que se deduce una influencia marcada de la RTD recibida sobre el PCL. Cuando la radiación solar aumenta los valores del PCL son correspondientemente mayores.

c) Curva mensual del PCL para Goethalsia meiantha

Estudiando esta curva (Figura 14) se puede deducir que el valor más alto del PCL que se presentó en la especie Goethalsia meiantha que crecía al sol fue alrededor de 3 veces mayor en relación con el de la planta que crecía en la selva. Observando el valor más alto que tuvo la RTD durante el experimento, existió una diferencia de 10 a 12 veces al correlacionar las mediciones tomadas a campo abierto con las que fueron obtenidas dentro de la selva. Esto permite deducir que la radiación solar total recibida por las plantas fue la variable que más influyó en los valores de los PCL.

d) Lecturas obtenidas de la RTD

Si se analizan los resultados de la RTD (Figura 17) que se obtuvieron de los 3 actinómetros de alcohol instalados en la selva del campo "gamma" a las alturas de 1,6 m, 1,2 m y 0,8 m respectivamente, y se comparan con las obtenidas con el actinómetro instalado a campo abierto en la estación meteorológica del IICA/CEI, se observa una notable correlación entre ellos. Así por ejemplo el valor más alto de la RTD para cada una de las curvas ocurrió el 23 de enero y el menor valor de la RTD correspondió al 28 del mismo mes. Comparando las respectivas lecturas se dedujo que en el interior de la selva y a 1,20 m existiría aproximadamente un 12% de la RTD que incide sobre el actinómetro situado a campo abierto; la causa principal de tal disminución es el follaje situado por encima de los

actinómetros. Considerándose las diferencias entre los valores de la RTD obtenidos a 1,20 y 0,8 m de altura se ve que no presentaron diferencias acentuadas, lo que se debe probablemente a la manera de su instalación. Sus valores corresponden aproximadamente al 50% de la radiación total medida a la altura de 1,6 m, dentro de la selva.

- e) Cuadros comparativos de la RTD y del PCL en varias plantas tropicales.

Con los valores obtenidos del PCL en 43 especies tropicales, se hizo un cuadro comparativo entre los valores de la RTD correspondiente al día en el que se tomó la muestra foliar y los PCL. Al analizar estos datos (Cuadros 9, 10, 11 y 12) se deduce que existen rangos de valores bajos del PCL característicos para las plantas umbrófilas y que coinciden con los valores bajos de la RTD; así se pueden dividir las plantas estudiadas en umbrófilas o sea aquellas que tienen los PCL comprendidos entre 30 a 350 lux; y las heliófilas con los PCL entre 390 y 5.900 lux. Existen también facultativas con los PCL situados entre 190 a 840 lux. Se deduce que las plantas llamadas facultativas, (grupo intermedio) son aquellas que puedan crecer tanto en ambientes sombríos como a campo abierto, siempre que la luz no sea excesiva para determinadas especies las que podrían llegar hasta el punto de solarización. Es probable que los valores del PCL estén influenciados por varios factores, como la concentración del CO<sub>2</sub> del aire circunvecino a la planta, la

temperatura foliar, la intensidad de respiración de cada especie, siendo la variable Radiación Total la que se estudió comparativamente con el PCL en esta investigación.

De esta discusión se podría deducir que aquellas hojas que crecían expuestas al sol demostraron tener el PCL superior en relación de las que crecían a la sombra, por lo cual las heliófilas necesitarían altas intensidades de RTD para obtener una ganancia fotosintética neta.

Estos resultados concuerdan muy bien con los valores determinados por varios autores como Johnston de Olivares (4) y Lieth (8, 9, 10) en lo que a intensidad de luz se refiere. Estos autores observaron que la vida previa de las plantas o de sus partes respecto a la intensidad luminosa a que estaban sometidas, es un factor determinante en la localización de su respectivo PCL.

Las curvas del PCL y de la RTD coincidieron entre sí, tanto en sus valores máximos como en sus mínimos, existiendo entre ambas una alta correlación.

## 6. CONCLUSIONES

De los resultados obtenidos en este trabajo se puede concluir lo siguiente:

### Influencia de la hora del día en que se toma la muestra foliar sobre el PCL.

En casi todas las especies estudiadas se notó una correlación estrecha entre la radiación total recibida y el punto de compensación de luz en el transcurso de un día. Los valores máximos correspondieron siempre a las horas de mediodía.

### Influencia de la RTD sobre el PCL en las curvas periódicas de las plantas estudiadas

- a) Existe alta correlación entre RTD y PCL para Miconia matthaei a la sombra durante ocho días consecutivos. Cuando la RTD a campo abierto fue mayor, incidió por lo general más intensidad de radiación solar dentro de la selva, calentándose las hojas e intensificándose la respiración resultando un PCL de mayor valor. Sucede lo contrario cuando disminuye el valor de la RTD.
- b) Los valores consecutivos del PCL para Goethalsia meiantha durante 32 días, tanto al filo de la selva como dentro de ella, aumentan con una mayor RTD y disminuyen si descienden estos valores, o sea que también existe una correlación positiva.

Influencia de los valores de la RTD recibida en relación al PCL.

Comparando los resultados obtenidos en 43 especies estudiadas se concluye que:

- a) Cuando se determina el PCL se deben considerar las condiciones de RTD del ambiente.
- b) Las hojas de las plantas que están expuestas a plena radiación solar presentan generalmente valores altos para sus puntos de compensación de luz.
- c) Las hojas de las plantas que crecen en lugares sombríos presentan por lo general bajos puntos de compensación de luz.
- d) En algunas especies como Ficus indica, Yucca elephantipes aún con valores bajos para la RTD, se encuentran altos puntos de compensación de luz.
- e) No pueden ser comparables los valores de la RTD entre sí, porque son valores individuales para cada día, debido a la variabilidad del clima.

## 7. RESUMEN

Esta investigación se llevó a cabo en los terrenos del IICA-CETI, Turrialba, Costa Rica.

Para determinar el punto de compensación de luz (PCL) se utilizó el método colorimétrico propuesto por Lieth (8, 10). Consiste esencialmente en una solución tampón indicadora a base de rojo de cresol. Al variar el pH, debido al consumo o desprendimiento de  $\text{CO}_2$ , cambia la coloración de anaranjado a rojo o amarillo respectivamente.

Después de introducir la porción de hoja en tubos de ensayo que contenían la solución indicadora, se los colocó a diferentes distancias de dos lámparas fluorescentes de 40 W cada una.

Se determinaron así los PCL en 43 especies a distintas horas del día y en varias fechas y en muestras provenientes de diferentes intensidades de luz (sol y sombra).

En las especies Ceiba pentandra, Goethalsia meiantha, Ochroma lagopus y Acalypha macrostachy que son las especies más dominantes del lugar, se investigó el PCL a diferentes horas durante el día. Se encontró que su valor fue mínimo a las 6:30 a.m.; aumentó progresivamente hasta la 1:30 p.m., para luego comenzar a descender en las horas de la tarde. El mismo fenómeno se observó analizando los incrementos correspondientes a la radiación total diaria (RTD) recibida mediante un actinómetro. Al comparar ambas curvas se notó una similitud entre ellas, siendo la RTD la causa más notoria de la variación del PCL.

En la especie Goethalsia meiantha se investigaron los valores del PCL durante treinta y un días consecutivos, tomando las muestras foliares siempre a la misma hora del día. Simultáneamente se midió la RTD recibida con un actinómetro de alcohol instalado dentro de la selva y la RTD a campo abierto en la estación meteorológica del IICA. Se encontró que la radiación dentro de la selva fue aproximadamente igual al 12% de la radiación total diaria medida a campo abierto. Cuando el valor de la RTD era alto, le correspondió también un valor alto del PCL. Así mismo, cuando disminuyó la RTD, bajó también el PCL en la misma especie.

Comparando el PCL en muestras foliares provenientes de sol y de sombra, aparecieron los valores más altos en aquellas muestras de plantas o partes expuestas a más alta intensidad lumínica. Comparando el PCL entre especies umbrófilas y heliófilas también se encontraron en general los valores más altos para las heliófilas.

## 8. SUMMARY

This research was carried out at the Training and Research Center of IICA at Turrialba, Costa Rica. To determine the light compensation point (LCP) the colorimetric method proposed by Lieth (8, 10) was used. It consists essentially of an indicator buffer solution of cresol red. Variations in pH, because of the consumption or production of CO<sub>2</sub>, change the color from orange to red or yellow, respectively.

After placing parts of the leaf in test tubes containing indicator solution, they were placed at different distances from two 40 W fluorescent lamps.

In this manner the LCP of 43 species was determined at different hours, dates and in samples receiving different intensities of light (sun and shade).

For the species Ceiba pentandra, Goethalsia meiantha, Ochroma lagopus and Acalypha machrostachy, which are the most representative species of the area, the LCP was determined at different hours during the day. It was found that the lowest value occurred at 6:30 a.m. It increased progressively until 1:30 p.m. and then diminished during the afternoon hours. The same phenomenon was observed in analyzing with three actinometers increases corresponding to the total daily radiation (TDR) received. A comparison of both curves shows a similarity between them, the TDR being the principal cause of variations in the LCP.

The values of the LCP for Goethalsia meiantha were determined during 31 consecutive days, taking samples of the foliage always at the same hour of day. The TDR was measured simultaneously with an alcohol actinometer installed within the forest, and the TDR of the open portion of the field was determined at the IICA meteorological station. It was found that the radiation within the forest was equal to approximately 12% of the total daily radiation measured in the open field. When the value of the TDR was high, a corresponding high value of the LCP was noted. Similarly, when the TDR was low, the LCP of the same species was also low. Comparing the LCP in leaf samples exposed to sun or in shade, the highest values appeared in those plants or parts of plants exposed to the highest light intensity. It was also found that in comparing LCP for both sun and shade species, the values, in general were higher for the sun species.

9. LITERATURA CITADA

1. ALVIM, P. DE T. Energía solar y producción agrícola. *Agronomía (Perú)* 29(2):115-123. 1963.
2. CLARKE, G. L. Elementos de ecología. Trad. del inglés por M. Fusté. Barcelona, Omega, 1958. 615 p.
3. EMERSON, R. y CHALMERS, R. On the efficiency of photosynthesis above and below compensation of respiration. In Gaffron, H. et al., eds. *Research in photosynthesis*. New York, Interscience, 1957. pp. 349-352.
4. JOHNSTON DE OLIVARES, M. Determinación del punto de compensación de luz de algunas plantas tropicales. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, 1969. 67 p. (mimeo).
5. KOK, B. Efficiency of photosynthesis. In Ruhland, W., et al. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Berlin, Springer-Verlag, 1960. v. 5/1, pp. 566-663.
6. KRAMER, P. J. Photosynthesis of trees as affected by their environment. In Thimann, K. V. *The physiology of forest trees*. New York, Ronald Press, 1958. pp. 170-171.
7. LEE, A. E. *Plant growth and development, a laboratory book*. Boston, D. C. Heath, 1963. p. 15.
8. LIETH, H. Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen. I. Mitteilung. *Planta* 54(5):530-554. 1960.
9. \_\_\_\_\_. Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen. II. Mitteilung. *Planta* 54(6):555-576. 1960.
10. \_\_\_\_\_, 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.
11. LOJAN, L. Periodicidad del clima y del crecimiento de especies forestales en Turrialba, Costa Rica. *Turrialba* 17(1):71-83. 1967.
12. LUGO, A. E. Photosynthesis studies on rain forest seedlings. *Bulletin of the Ecological Society of America* 46(3):93. 1965.

13. LUNDEGÅRDH, H. Compensation point. In \_\_\_\_\_. Plant Physiology. Trad. del alemán por F. M. Irvine. Londres, Oliver Boyd, 1966. pp. 120-126.
14. MAS-GUINDAL, J. Vademecum de botánica. Madrid, Espasa-Calpe, 1942. 304 p.
15. MEYER, B. S., ANDERSON, D. B. y BÖNNING, R. H. Respiración. In \_\_\_\_\_. Introducción a la fisiología vegetal. Trad. del inglés por L. Guibert y R. Pitterbarg. Buenos Aires, Eudeba, 1966. p. 279. 579 p.
16. MÜLLER, L. Manual de laboratorio de fisiología vegetal. Turrialba, IICA, 1964. 165 p.
17. MURRAY, D. B. y NICHOLS, R. Light shade and growth in some tropical plants. In Symposium of the British Ecological Society, Cambridge, 1965. Light as an ecological factor. Oxford, Scientific Publications, 1965. pp. 244-263.
18. OOSTING, H. J. Ecología vegetal. Trad. del inglés por J. G. Vicente, Madrid, Aguilar, 1951. 436 p.
19. PEREZ-ARBELAEZ, E. Plantas útiles de Colombia. Madrid, Rivadeneyra, 1956. 831 p.
20. PISEK, A. y TRANQUILINI, W. Assimilation und Kohlenstoffhaushalt in der Krone von Fichten - (Picea excelsa Link) und Rotbuchenbäumen (Fagus silvatica). Flora 141:237-270. 1954. (Original no consultado, citado por Kramer, P. J. Photosynthesis of trees as affected by their environment. In Thiman, K. V., ed. The physiology of forest trees. New York, Ronald Press, 1958. pp. 157-186).
21. PLÄTZER, H. Untersuchungen über die Assimilation und Atmung der Wasserpflanzen. Dissertation. University of Würzburg. 1917. (Original no consultado; citado por Lieth, H. Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen. I. Mitteilung. Planta 54(5):530-554. 1960)
22. POLSTER, H. Die physiologischen Grundlagen der Stoffherzeugung im Walde. (Original no consultado; citado por Kramer, P. J. Photosynthesis of trees as affected by their environment. In Thimann, K. V., ed. The physiology of forest trees. New York, Ronald Press, 1958. pp. 170-171)
23. RABINOWITZ, E. I. Compensation point. In \_\_\_\_\_. Photosynthesis and related process. New York, Interscience, 1951. v. 2, pp. 981-985.

24. RAMALHO, R. Identificación dendrológica en las parcelas de manejo del bosque Florencia Sur, IICA, Turrialba, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, 1970. pp. 6-191. (mimeo)
25. ROJAS, U. Elementos de botánica general. Guatemala, 1936. v. 3, pp. 1115-1285.
26. SEARS, F. W. y ZEMANSKY, M. W. Conducción en los gases. In Bravo Gala. Física general. Trad. del inglés por Luis Bravo Gala. 4a. ed. Madrid, Aguilar, 1957. pp. 742-743.
27. STÄLFELT, M. G. Flechten und Moose. In Ruhland, W. et al. Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin, Springer-Verlag, 1960. v. 5/2, pp. 364-375.
28. TROJER, H. Algunas características agroclimatológicas del trópico americano. Trabajo presentado en la Reunión Internacional sobre Problemas de la Agricultura en los Trópicos Húmedos de América Latina, Belém do Pará, Lima, 1966. Turrialba, IICA, 1966. 24 p. (mimeo)
29. \_\_\_\_\_. Introducción a la meteorología y climatología agrícola tropical, apuntes de clase. Turrialba, IICA, 1968. 171 p. (mimeo)

A P E N D I C E S

APENDICE 1

RESUMENES HORARIOS DE LA RADIACION TOTAL DIARIA

Resúmenes horarios de los valores de la radiación total diaria (RTD) observada a campo abierto, lecturas tomadas del actinómetro de alcohol y expresadas en gcal/cm<sup>2</sup>. Estación Meteorológica del IICA-CEI, Turrialba, Costa Rica.

F e c h a s:

Horas	1969		
	Noviembre 28	Diciembre 6	Diciembre 7
6:30	34	18	45
9:45	198	117	189
13:30	421	371	432
15:45	468	493	495
19:30	477	504	526

APENDICE 2

RESUMENES MENSUALES DE LA RADIACION TOTAL DIARIA

Resúmenes mensuales de los valores de la radiación total diaria (RTD) observada en actinómetro de alcohol y expresada en  $\text{gcal/cm}^2$ ; lecturas efectuadas en la Estación Meteorológica del IICA (Turrialba, Costa Rica).

Días	1969			1970
	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero
10	371	423	243	403
2	446	359	235	460
3	317	544	194	531
4	203	459	272	389
5	284	468	288	585
6	443	454	491	270
7	254	551	490	239
8	297	142	561	130
9	441	313	608	162
10	587	466	603	205
11	486	331	507	401
12	527	436	167	562
13	507	281	257	185
14	416	238	210	445
15	394	446	244	401
16	439	434	033	572
17	432	424	193	466
18	450	544	295	268
19	592	178	266	437
20	388	394	283	540
21	513	106	133	457
22	394	160	495	346
23	513	047	385	675
24	518	043	583	475
25	542	326	592	466
26	596	479	356	630
27	569	533	549	306
28	524	459	538	184
29	412	517	383	495
30	495	241	272	517
31	536	---	450	594

Leyenda:  = Laboratorios de Fisiología Vegetal.

 = Muestras

 = Selva "Gama" .

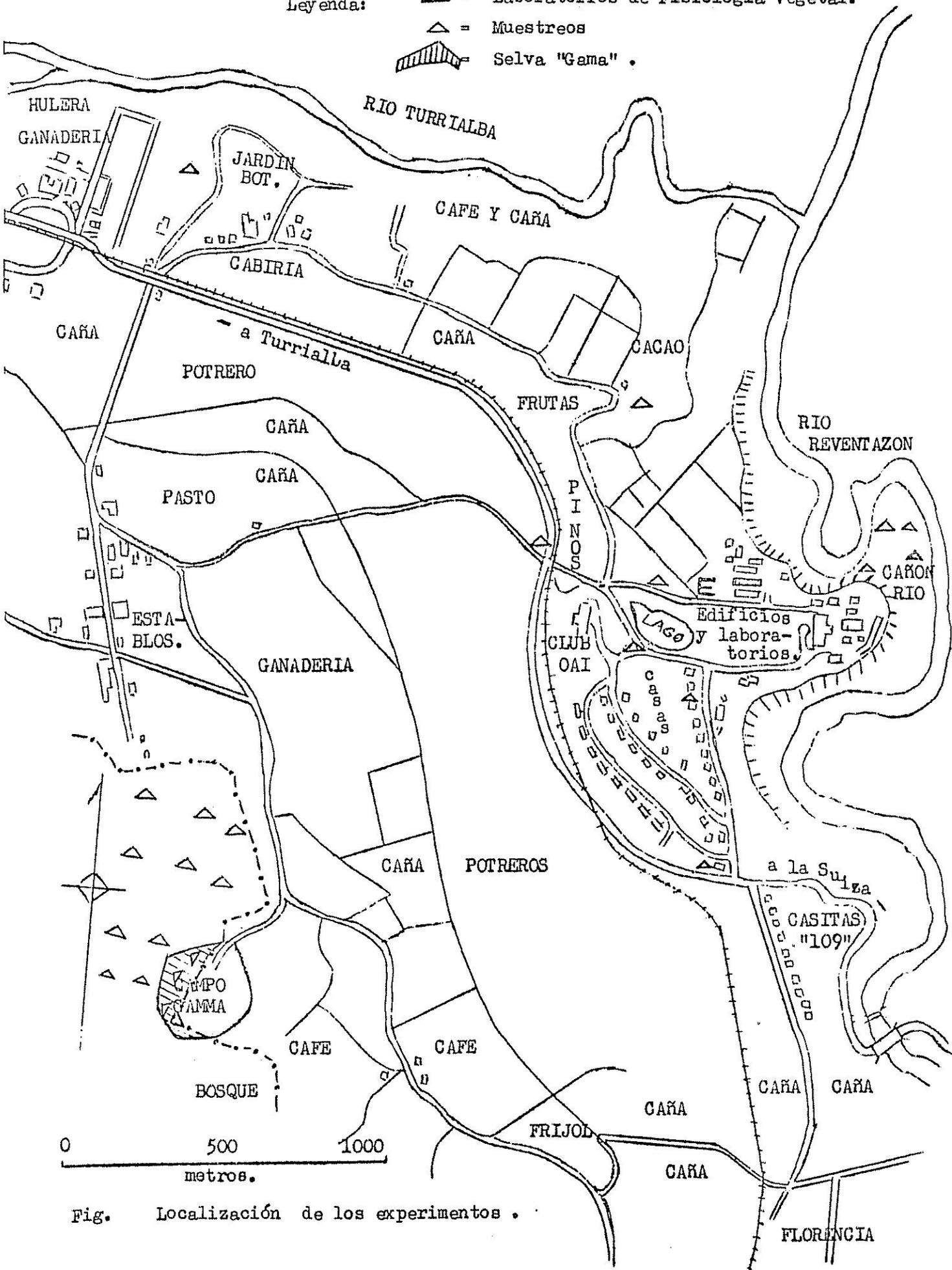


Fig. Localización de los experimentos .