



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE MEDELLIN
CENTRO DE BIBLIOTECAS
BIBLIOTECA "EEE" GOM

**ADAPTACION DE ONCE ESPECIES ARBOREAS DE LOS BOSQUES
ALTOANDINOS A CONDICIONES CONTRASTANTES DE LUZ**

FLAVIO MORENO HURTADO

Trabajo de Investigación

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE MEDELLIN
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS FORESTALES
Medellín, Octubre de 1998**

UNAL-Medellin



6 4000 00067575 4

AGRADECIMIENTOS

Al convenio CORANTIOQUIA – Universidad Nacional (Contratos 084 y 085) por la financiación parcial de esta investigación.

A la Facultad de Ciencias Agropecuarias y al Departamento de Ciencias Forestales por tantos apoyos logísticos y humanos.

A la Ingeniera Martha Gómez, residente del Convenio CORANTIOQUIA –Universidad Nacional, por su valiosa y eficiente colaboración durante la fase de campo y oficina.

Al Tecnólogo Uriel Ateortúa Coordinador de la Estación Piedras Blancas de la Universidad Nacional y a los señores Francisco Monsalve y Alberto Vanegas, trabajadores de la misma estación, por su valiosa cooperación en el montaje y mantenimiento del ensayo en el campo.

Al Laboratorio de Semillas Forestales por su colaboración con el secado de las muestras de biomasa, así como por el préstamo de materos y otros insumos.

Al Ingeniero Juan Lázaro Toro y a la Corporación Autónoma Regional del Centro de Antioquia (CORANTIOQUIA) por su cooperación para la consecución del material vegetal.

A todas las demás personas que de alguna manera cooperaron en la realización de este trabajo.



Archivo Secretaría C. Agropecuaria 1.9/12/19

TABLA DE CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
INTRODUCCION	x
1. REVISION DE LITERATURA	1
1.1. FLEXIBILIDAD EN LAS RESPUESTAS DE LAS PLANTAS FRENTE A LA VARIABILIDAD AMBIENTAL	1
1.2. RESPUESTAS FISIOLÓGICAS A LA LUZ	6
1.2.1. Fotosíntesis en el sotobosque	6
1.2.2. Respuestas a la alta radiación	9
1.3. TENDENCIAS FISIOLÓGICAS SEGÚN LA POSICION DE LA PLANTA EN EL PROCESO SUCESIONAL	12
2. MATERIALES Y METODOS	15
2.1. LOCALIZACION	15
2.2. METODOLOGIA	16
2.2.1. Establecimiento y conducción del ensayo	16
2.2.2. Procesamiento de la información	19
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	22
3.1. CURVAS DE FOTOSINTESIS EN FUNCION DE LA RFA	22
3.1.1. Resultados	22
3.1.2. Discusión	28
3.2. CRECIMIENTO EN BIOMASA	31
3.2.1. Resultados	31
3.2.2. Discusión	35
3.3. CRECIMIENTO EN ALTURA	38
3.3.1. Resultados	38
3.3.2. Discusión	44
3.4. SOBREVIVENCIA	46
4. INTEGRACION DE RESULTADOS POR ESPECIE	48
4. CONCLUSIONES	53
BIBLIOGRAFIA	55
ANEXOS	59

LISTA DE TABLAS

	Pág.
TABLA 1. Valores descriptivos de las ecuaciones de fotosíntesis en función de la RFA para ocho especies arbóreas de los bosques altoandinos	25
TABLA 2. Biomasa promedio por planta al terminar el ensayo (5,5 meses) para cada especie y en las diversas iluminaciones relativas estudiadas	32
TABLA 3. Crecimiento promedio en altura por planta, todas las especies y ambientes lumínicos	40
TABLA 4. Resultados de sobrevivencia por especie y ambiente lumínico	47

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
FIGURA 1. Curvas de fotosíntesis en las 8 especies estudiadas en función de la radiación fotosintéticamente activa (RFA), en los 5 ambientes lumínicos	23
FIGURA 2. Tasa máxima de fotosíntesis bajo los tratamiento de plena exposición lumínica (100% de IR) y sombra intensa (3% de IR)	27
FIGURA 3. Biomasa promedio por planta en cada tratamiento de IR al terminar el Ensayo	34
FIGURA 4. Altura inicial y crecimiento en altura de cada una de las especies durante el período del ensayo, bajo los distintos tratamientos de iluminación relativa	41
FIGURA 5. Tasa de crecimiento relativo en altura, todas las especies y ambientes lumínicos	43

LISTA DE ANEXOS

	Pág
ANEXO 1. Pruebas estadísticas para los resultados del crecimiento en biomasa al finalizar el ensayo	59
ANEXO 2. Pruebas estadísticas para las variables involucradas en el estudio del crecimiento en altura	60

RESUMEN

Se evaluó la capacidad de adaptación de plantas jóvenes de 11 especies arbóreas de los bosques altoandinos a condiciones contrastantes de iluminación, para lo cual se sometieron grupos de 10 plantas por especie a cada uno de 5 tratamientos lumínicos durante 23 semanas: 3%, 10%, 33%, 52% y 100% de la iluminación relativa existente a campo abierto. En 8 de las 11 especies se estudiaron las respuestas fotosintéticas a la radiación fotosintéticamente activa (RFA), son ellas *Alnus acuminata* H.B. K. (aliso), *Cytherexylum montanum* (quimulá), *Meriania nobilis* Triana (amarrabollo), *Myrcia popayanensis* Hieron (arrayán), *Myrica pubescens* Willd. (olivo de cera), *Myrsine coriacea* (espadero), *Quercus humboldtii* Bonpland (roble) y *Trema micrantha* (L.) Blume (surrumbo). En estas mismas especies y en *Cedrela montana* Turczaninow (cedro), *Daphnopsis bogotensis* (daphnosis) y *Decussocarpus rospigliossi* (Pilger) de Laub. (chaquiro), se evaluó la biomasa promedio por planta, el crecimiento en altura y se contó el número de plantas sobrevivientes al final del ensayo.

Se encontraron diferencias en las respuestas frente al ambiente lumínico, tanto del comportamiento fotosintético de las 8 especies incluidas en el estudio de fotosíntesis, como del crecimiento en biomasa y en altura de todas las 11 especies. Por las tendencias del comportamiento fotosintético, así como por su crecimiento en biomasa y altura, aliso y surrumbo son las especies más heliófitas, pero aliso presenta mayor capacidad fotosintética y tasas de crecimiento más altas. En el otro extremo, roble y quimulá exhibieron características de especies tolerantes a la sombra; roble mostró baja capacidad fotosintética y la más baja plasticidad frente a cambios en el régimen de iluminación entre todas las especies estudiadas, pues sus tasas de crecimiento, tanto en biomasa como en altura, fueron las más bajas, con diferencias no significativas entre los distintos ambientes lumínicos. Quimulá mostró mayor plasticidad que roble, principalmente en el crecimiento en altura, mediante la cual mejora su capacidad de adaptación a los ambientes de menor iluminación. Las demás especies se

nsideran intermedias entre estos dos grupos, aunque difieren en el grado de heliofitismo; así el subgrupo de las más heliófitas están olivo de cera, espadero, amarrabollo y arrayán. En el subgrupo de las menos heliófitas están cedro, daphnopsis y chaquiro.

Palabras Clave: *Alnus acuminata*, *Cedrela montana*, *Cytharexylum montanum*, *Daphnopsis bogotensis*, *Decussocarpus rospigliossi*, *Meriania nobilis*, *Myrcia popayanensis*, *Myrica Pubescens*, *Myrsine coriacea*, *Quercus humboldtii*, *Trema micrantha*, fotosíntesis, crecimiento, luz, adaptación.

ABSTRACT

The capacity of adaptation to contrasting light conditions of young plants of 11 tree species from the andean highland forests was evaluated, for which, groups of 10 plants by species were put under each one of 5 light treatments for a period of 23 weeks: 3%, 10%, 33%, 52% and 100% of the existent relative illumination in the open field. In 8 of the 11 species the responses of photosynthesis to the photosynthetically active radiation (PAR) was studied; they are *Alnus acuminata* H.B. K. (aliso), *Cytharexylum montanum* (quimulá), *Meriania nobilis* Triana (amarrabollo), *Myrcia popayanensis* Hieron (arrayán), *Myrica pubescens* Willd. (olivo de cera), *Myrsine coriacea* (espadero), *Quercus humboldtii* Bonpland (oak) and *Trema micrantha* (L.) Blume (surrumbo). In these same species and in *Cedrela montana* Turczaninow (cedro), *Daphnopsis bogotensis* (daphnopsis) and *Decussocarpus rospigliossi* (Pilger) of Laub. (chaquiro), the mean biomass per plant and the height growth was evaluated; the number of survivor plants at the end of the experiment was also counted.

Differences in the responses to the light environments were registered, as much in the photosynthetic behavior of the 8 species included in the photosynthesis study, as in the biomass and height growth of all the 11 species. The trends of the photosynthetic behavior and the biomass and height growth suggest that aliso and surrumbo are the most sun loving species, although aliso presents greater photosynthetic capacity and higher growth rates. In the other end, roble and quimulá exhibited characteristics of shade tolerant species; roble showed low photosynthetic capacity and the lowest plasticity to changes in the light regime among all

the species studied, because its growth rates both in biomass and in height, were the lowest, with non significant differences among the light environments studied. Quimulá showed greater plasticity than roble, mainly in the height growth, which improves its capacity of adaptation to the environments of smaller illumination. The other species are considered intermediate among these two groups, although they differ in the degree of light needs; thus, olivo de cera, espadero, amarrabollo and arrayán are in the sub-group of the more sun loving species. Cedro, daphnopsis and chaquiro are in the sub-group of the more shade tolerants.

Key Words: *Alnus acuminata*, *Cedrela montana*, *Cytherexylum montanum*, *Daphnopsis bogotensis*, *Decussocarpus rospigliossi*, *Meriania nobilis*, *Myrcia popayanensis*, *Myrica Pubescens*, *Myrsine coriacea*, *Quercus humboldtii*, *Trema micrantha*, photosynthesis, growth, light, adaptation.

INTRODUCCION

El establecimiento de plantaciones mixtas de especies arbóreas nativas es sin duda una estrategia promisorias para la restauración de ecosistemas degradados y la recuperación de especies amenazadas en el trópico. En Brasil se han adelantado investigaciones utilizando esta aproximación conceptual desde hace casi dos décadas con gran éxito (Kageyama & Gandara, 1997), de tal manera que a la fecha existe en ese país un importante paquete tecnológico para acometer la revegetación de tales áreas.

Debido a la urgente necesidad de iniciar acciones dirigidas a la recuperación de áreas degradadas en el Departamento de Antioquia, la Corporación Autónoma Regional del Centro de Antioquia (CORANTIOQUIA) suscribió con la Universidad Nacional Sede Medellín, un convenio de investigación con el objeto de evaluar varios modelos de recomposición de ecosistemas – hábitat para diferentes especies de aves en cuatro regiones geográficas del Departamento, dos de ellas correspondientes a las formaciones altoandinas: Corregimiento de Santa Elena, Municipio de Medellín y en el área rural del Municipio de San Andrés de Cuerquia en el altiplano norte de Antioquia. En los modelos de recomposición establecidos en estas dos áreas se evaluaron 15 especies arbóreas nativas de las formaciones naturales altoandinas de Colombia. No obstante, es muy poco lo que se conoce sobre la autoecología de las especies incluidas en los ensayos de revegetación, razón por la cual se decidió iniciar investigaciones dirigidas a esclarecer su comportamiento bajo diferentes ambientes lumínicos.

Con este trabajo se presentan los resultados de la primera investigación diseñada para estudiar la capacidad de adaptación de las plantas jóvenes de once especies arbóreas de los bosques altoandinos a diferentes ambientes lumínicos, desde plena exposición, hasta sombra fuerte, similar a la que se presenta cerca al piso del bosque. El estudio específicamente se propuso evaluar el comportamiento fotosintético, el crecimiento en biomasa y el crecimiento en altura de las plantas después de cinco meses de haber sido sometidas a cinco tratamientos de

iluminación. Este conocimiento sobre la autoecología de las especies es de gran utilidad, no sólo para el propósito específico de orientar el diseño de los modelos de revegetación mixta, sino también para avanzar en el desarrollo de la silvicultura de las especies nativas.

1. REVISION DE LITERATURA

1.1. FLEXIBILIDAD EN LAS RESPUESTAS DE LAS PLANTAS FRENTE A LA VARIABILIDAD AMBIENTAL

Un aspecto fundamental para la ecofisiología de los bosques tropicales es el estudio del comportamiento de las plantas que ocupan diferentes posiciones en la sucesión natural (Bazzaz & Pickett, 1988). Según la hipótesis dominante, es posible predecir las diferencias en las respuestas frente a las variaciones del ambiente, a partir del estatus sucesional de la planta (Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996). Las plantas enfrentan la variabilidad en su ambiente principalmente a través de la flexibilidad de la respuesta, la cual se refiere a la capacidad de un genotipo para funcionar en una diversidad de ambientes e involucra al menos una de las siguientes acciones: Rastreo ambiental, aclimatación y plasticidad fenotípica (Bazzaz, 1996).

El **Rastreo ambiental** se refiere a los ajustes de corta duración y reversibles que hacen las plantas frente a variaciones ambientales rápidas, tales como cambios en la conductancia estomática en respuesta a fluctuaciones momentáneas en el déficit de presión de vapor o en la intensidad de luz, o la activación instantánea de la enzima fotosintética Ribulosa Bifosfato Carboxilasa- Oxigenasa (*Rubisco*), con el súbito incremento en la densidad de flujo de fotones (DFF) y su desactivación cuando hay poca luz. Sin embargo, algunas respuestas bioquímicas y especialmente morfológicas y anatómicas, pueden ocurrir en una planta o módulo, sólo después de una larga exposición a las nuevas condiciones; estos ajustes pueden ser irreversibles o reversibles solamente en una escala de tiempo igual (Bazzaz, 1996).

El rastreo rápido de las variaciones ambientales es considerado una estrategia común de las plantas sucesionales tempranas. Las respuestas instantáneas son componentes integrales de la

historia de vida de las pioneras¹; por ello su comportamiento se caracteriza por el oportunismo, esto es, el uso de los recursos tan pronto como se hacen disponibles y antes de que sean tomados por otras especies. No obstante, el oportunismo no es una característica restringida a las pioneras. En algunas plantas sucesionales tempranas se ha reportado la absorción y uso oportunista de nutrientes, pero no se han realizado investigaciones comparativas sobre esta estrategia; los ajustes fotosintéticos frente a rápidas variaciones en la DFF y la pronta recuperación de las carencias de humedad del suelo, son otras manifestaciones de las respuestas oportunistas de este grupo frente a la variabilidad ambiental (Bazzaz, 1996).

Existe mucha confusión con respecto al significado y uso de los términos **plasticidad** y **aclimatación**. Algunos investigadores que estudian la fotosíntesis en árboles tropicales han usado indistintamente ambos términos; otros han asumido implícita o explícitamente que las respuestas de plasticidad predicen las respuestas al cambio (es decir, el potencial de aclimatación) (Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996). Para otros, la **plasticidad fenotípica** se refiere a la capacidad de un genotipo dado para expresar diferentes fenotipos en distintos ambientes, constantes y contrastantes; es adaptativa cuando esa expresión confiere ventaja al genotipo que la expresa en el ambiente particular (Bazzaz, 1996, Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Chazdon *et al.*, 1996). Así, un genotipo expresa plasticidad cuando desarrolla un fenotipo apropiado para el ambiente en el que se encuentra, esto es, si está creciendo a la sombra, presenta las características anatómicas y fisiológicas para adaptarse a la sombra, como hojas grandes y delgadas con mucha clorofila; mientras que cuando se desarrolla al sol, presenta hojas más pequeñas y gruesas con abundante *Rubisco* (Bazzaz, 1996).

Debido a que la plasticidad es una característica general de todas las plantas, la pregunta no es si las especies pioneras y las de la sucesión tardía son o no plásticas, sino cómo difieren en el grado de plasticidad de sus atributos. El grueso de la evidencia experimental, acumulada durante la última década, apoya la hipótesis de que las plantas de la sucesión temprana son

¹ Según Ackerly (1996), la principal característica diagnóstica de las especies pioneras es la necesidad de luz para la germinación de las semillas. También presentan latencia prolongada en las semillas (formación de bancos de semillas), altas tasas de fotosíntesis y crecimiento, producción foliar rápida y continua, madurez reproductiva precoz, producción de flores prolongada en el tiempo, y rápida aclimatación a la variación ambiental.

más flexibles que las de la sucesión tardía, debido a que ocupan ambientes más variables (Bazzaz, 1996). Las especies sucesionales tempranas generalmente exhiben una alta plasticidad fotosintética en comparación con las especies características de etapas posteriores de la sucesión forestal (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996; Chazdon *et al.*, 1996). Aquellas presentan una marcada reducción (en un factor de dos o más) en la tasa de asimilación a luz de saturación (A_{\max}) cuando crecen a baja iluminación: La comparación de las curvas de respuesta a la luz de plantas que crecieron a alta y baja iluminación revela un cambio en la forma de la curva, con una reducción concomitante en las tasas fotosintéticas y en los puntos de compensación y saturación de la luz. Las plantas sucesionales tardías por su parte, exhiben un rango de respuestas fotosintéticas comparativamente estrecho cuando crecen bajo diferentes niveles de luz, y por tanto, su plasticidad es menor. A_{\max} también tiende a disminuir a bajas radiaciones, convergiendo en el rango de 3-5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, similar al de las especies sucesionales tempranas; pero a alta radiación, raramente supera 7 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, el cual, en las pioneras, puede ser de 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ o más (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996). Bazzaz & Carlson (1982), citados por Bazzaz (1996) encontraron que las diferencias entre las curvas de fotosíntesis en función de la luz de individuos que crecieron bajo la sombra del dosel y en áreas abiertas, fueron mucho mayores en las especies de la sucesión temprana que en las de la sucesión tardía; las plantas con una posición sucesional intermedia fueron intermedias.

Chazdon *et al.* (1996) no comparten algunas de las afirmaciones del párrafo anterior y señalan que si bien muchas especies del sotobosque del bosque tropical muestran poco o ningún potencial para aumentar A_{\max} en respuesta al incremento en la disponibilidad de luz, estudios recientes muestran que las hierbas, plántulas de árboles y arbustos adaptados a la sombra pueden exhibir una plasticidad fotosintética sustancial a través de un amplio rango de niveles de luz. Un problema consistente al comparar las respuestas fotosintéticas a condiciones contrastantes de luz ha sido la aplicación de tratamientos de alta iluminación que exceden en mucho los valores de RFA medidos en grandes claros¹ dentro de los bosques tropicales. En muchos estudios de invernadero el tratamiento de alta iluminación a menudo es equivalente a la radiación de plena exposición. Sin embargo, los datos de campo muestran que aún en los

¹ Brokaw (1982), citado por Martínez-Ramos (1985), definió un claro como un hueco vertical en el dosel del bosque, por el cual el macroclima llega a una altura no mayor de 2 m del suelo, siendo sus límites los bordes de las copas de los árboles que rodean a la abertura.

grandes claros de bosque la radiación fotosintéticamente activa (RFA) diaria, raramente excede el 50% de la RFA de plena exposición (Chazdon, 1992; Brown, 1993; Whitmore, 1993, citados por Chazdon *et al.*, 1996). Las comparaciones del grado de plasticidad en las respuestas fotosintéticas claramente dependen del rango de condiciones de luz examinadas (Chazdon *et al.*, 1996).

La **aclimatación** es la capacidad de un genotipo para cambiar las características bioquímicas, fisiológicas y morfológicas de sus módulos ya establecidos en respuesta a un cambio en el ambiente. Un individuo que modifica la fisiología de sus módulos en respuesta a un cambio en el ambiente en el cual se desarrolló, se está aclimatando al nuevo ambiente; por ejemplo, en especies cuyas hojas se formaron al sol pero que pasan la mayor parte de su vida a la sombra, la aclimatación del sol a la sombra sería altamente adaptativa (Bazzaz, 1996; Chazdon *et al.*, 1996).

Chazdon *et al.* (1996) ven la aclimatación como un proceso mediante el cual se expresa la plasticidad, interpretación esta que se separa de Strauss-DeBenedetti & Bazzaz (1996), por cuanto ellos consideran que los estudios dirigidos a comparar el comportamiento bajo condiciones constantes (plasticidad) realmente pueden sobrestimar la respuesta de la planta a los cambios de radiación (aclimatación), pues no miden con precisión la presencia de efectos retardados, tales como las limitaciones bioquímicas o los patrones de asignación, los cuales pueden interferir con la expresión de aclimatación completa (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996).

La aclimatación de las plántulas tropicales a los cambios en los niveles de luz, cuando se crea un claro o cuando resultan sombreadas por las plantas que crecen con mayor rapidez, también es variable y se considera relacionada con el ambiente lumínico en el cual vienen creciendo. Para las especies adaptadas al extremo inferior del espectro de disponibilidad lumínica, la aclimatación a la luz involucra un conjunto complejo de respuestas fisiológicas, bioquímicas y estructurales que aumentan su capacidad de utilización de los mayores niveles de luz (Björkman, 1981 citado por Chazdon *et al.*, 1996). Sin embargo, para las especies adaptadas a ambientes de alta luz se aplica un concepto diferente de aclimatación. En este caso es difícil

determinar qué tanto la aclimatación es un proceso fisiológico activo o simplemente una respuesta pasiva (privación de recursos). Comparaciones entre especialistas de alta y baja luz sugieren que esos dos grupos de especies generalmente exhiben diferentes capacidades de aclimatación a la luz. Sin embargo, la mayoría de las especies de plantas ocupan ambientes lumínicos intermedios y naturalmente experimentan diversos grados de variación espacial y temporal en las condiciones de crecimiento. Para esas especies la aclimatación es de importancia ecológica crítica, presentan amplitud ecológica relativamente grande y en ellas las respuestas de aclimatación a la luz parecen ser más similares que diferentes (Chazdon *et al.*, 1996).

Cuando las plantas que crecen a la sombra se transfieren a una DFF sustancialmente mayor, las hojas maduras a menudo muestran rápida fotoinhibición, clorosis y abscisión foliar temprana. Sin embargo, las hojas recientemente desarrolladas exhiben un rango de respuestas de aclimatación que varían de muy poco o ningún cambio en las propiedades fotosintéticas a cambios fisiológicos pronunciados. En general las respuestas de aclimatación a los incrementos de luz parecen ser más restringidas que las respuestas a las disminuciones (Chazdon *et al.*, 1996).

Típicamente, las plantas tropicales encuentran altos niveles de DFF en claros; en consecuencia, a menudo las hojas posiblemente experimentarán DFF en exceso de los requerimientos de la fotosíntesis, lo cual puede conducir a una reducción en el rendimiento cuántico de la fotosíntesis y al posible daño del aparato fotosintético, particularmente del fotosistema II (fotoinhibición). Las plantas acostumbradas a ambientes soleados son capaces de enfrentar una alta DFF a través de la disipación no radiactiva de la energía absorbida sin experimentar daño permanente. Varios estudios comparativos confirman que las especies sucesionales tempranas exhiben menos fotoinhibición en claros que las especies tolerantes a la sombra (Chazdon *et al.*, 1996), o que incluso no exhiban daño foliar ni fotoinhibición, por lo cual la tasa de fotosíntesis usualmente permanece constante si las hojas son expuestas a intensidades de luz por encima de su punto de saturación (Bazzaz, 1996).

En los últimos años se han desarrollado muchísimos trabajos dirigidos a estudiar el crecimiento y la capacidad de ajuste de las plántulas de especies tropicales frente a distintos ambientes lumínicos; entre ellos Allencar & Araujo (1980) para 21 especies forestales amazónicas, Oberbauer & Strain (1986) para *Pentaclethra macroloba* en Costa Rica, Fetcher *et al.* (1987) para 6 especies en el mismo país, Pompa & Bongers (1991) para 3 especies del dosel del bosque húmedo tropical de los Tuxtlas, México; Flores (1992) para 2 especies de los bosques nublados de Venezuela, Engel & Poggiani (1992) para 4 especies en Brasil, Oberbauer *et al.* (1993) para 3 especies en Costa Rica, Thompson *et al.* (1992) para 4 especies en el norte de Queensland, Australia; Ashton (1995) para 4 especies de *Shorea* spp en Sri Lanka y Camacho & Bellefleur (1996) para 6 especies de los bosques montañosos de Costa Rica, entre otros.

1.2. RESPUESTAS FISIOLÓGICAS A LA LUZ

1.2.1 Fotosíntesis en el sotobosque

La capacidad de adaptación de las hojas o plantas a los ambientes sombreados está gobernada por diferencias tanto plásticas (dentro de un genotipo) como genéticas (entre genotipos) en el sistema fotosintético (Fitter & Hay, 1987). Las plantas poseen adaptaciones morfológicas y bioquímicas para funcionar eficientemente con las bajas intensidades de luz que existen cerca del piso del bosque. La adaptación para crecer a bajos niveles de luz parece ser una cuestión de economía en el uso de la energía radiante disponible (Boardman, 1977). La pregunta clave es entonces: ¿En qué medida pueden adaptarse las plantas (o las hojas) de sol a la sombra y viceversa?

Las hojas maduras muestran muy poca capacidad de adaptación a la sombra o al sol, pero las plantas de muchas especies logran adaptarse a cualquier condición durante su desarrollo, especialmente a la sombra. Por supuesto, existen límites genéticos a la capacidad de adaptación como se mencionó anteriormente. No obstante, algunas especies parecen ser obligadas de sombra, otras son obligadas de sol, pero la mayoría son facultativas de uno u otro ambiente (Salisbury & Ross, 1992).

Las plantas facultativas logran algún nivel de adaptación a la sombra mediante el desarrollo de características morfológicas y fotosintéticas similares a las que presentan las especies típicas de sombra (Bjorkman, 1981, citado por Salisbury & Ross, 1992). Si una planta o una hoja se desarrolla a la sombra, está enfrentada a mantener un balance positivo de carbono y, para lograrlo, existen tres mecanismos posibles (Fitter & Hay, 1987):

i) Reducir la tasa respiratoria, lo cual disminuye el punto de compensación de la luz. Sin embargo, una reducción en la tasa de respiración probablemente también reducirá la tasa de crecimiento, lo cual podría disminuir la capacidad competitiva de la planta en relación con las especies de crecimiento más rápido. Por ello esta respuesta a la baja radiación posiblemente sólo será ventajosa cuando la sombra es muy severa, en cuyo caso las tasas de crecimiento se reducen lo suficiente para minimizar las interacciones de competencia. En consecuencia, una respuesta bastante común a la disminución de la radiación es una pequeña reducción en la tasa respiratoria, pero como respuesta adaptativa principal es solo de valor para las plantas que resisten condiciones fuertemente sombreadas, en cuyo caso opera como mecanismo de sobrevivencia. Esto les permite persistir por períodos prolongados en un ambiente donde mueren las especies cuyos puntos de compensación lumínica son más altos.

ii) Incrementar el área foliar, lo cual proporciona una mayor superficie para la absorción de la radiación.

iii) Aumentar la tasa de fotosíntesis por unidad de energía radiante (eficiencia cuántica) y de área foliar.

Un posible mecanismo de resistencia a la sombra es el aumento en la respuesta del sistema fotosintético a la radiación: las curvas de respuesta son muy diferentes entre las plantas de sol y de sombra. Las últimas se caracterizan por menores puntos de compensación y de saturación de la luz, lo mismo que por una A_{max} más baja. No obstante, su eficiencia cuántica es mayor, es decir a niveles muy bajos de radiación, usualmente fotosintetizan a tasas más altas que las otras especies (Salisbury & Ross, 1992; Fitter & Hay, 1987). Una distinción fisiológica similar suele presentarse entre hojas de sol y de sombra en la misma planta, además

de que son morfológicamente distintas. Esta plasticidad también suele manifestarse generalizadamente como adaptación temporal de corto plazo a la sombra (Fitter & Hay, 1987).

Las plantas de sombra invierten una mayor proporción de su capacidad fotosintética en la construcción y mantenimiento de la maquinaria de captación de luz que las especies de sol. Esto se refleja en la estructura de los cloroplastos mediante el mejoramiento en el desarrollo de la grana y en la disminución aparente del volumen del estroma en relación con el volumen del cloroplasto (Boardman, 1977; Bunce, 1983).

Las partículas que absorben la luz, junto con sus centros de reacción, se incrementan o, por lo menos, se mantienen constantes, al tiempo que los niveles de proteínas solubles, incluyendo la *Rubisco*, y los constituyentes de la cadena de electrones disminuyen marcadamente. Niveles altos de estos compuestos serían de poco uso para las plantas en el ambiente de baja iluminación; en sí mismos no constituyen una desventaja, pero la síntesis y mantenimiento de cantidades innecesarias requeriría una mayor inversión de energía, cuyo resultado final es el incremento en las pérdidas de carbono a través de la respiración y, por tanto, en un punto de compensación de la luz más alto (Boardman, 1977).

Cerca al piso de los bosques tropicales predomina la luz difusa durante la mayor parte del día ($10\text{-}20 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y la tasa de fotosíntesis suele ser muy baja (a menudo entre 1 y $2 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ o menos), por lo cual la asimilación de carbono depende principalmente de los haces de sol que fluyen por el follaje (Chazdon & Pearcy, 1991). Para incrementar al máximo la fotosíntesis bajo la sombra se requiere aumentar grandemente la cantidad de luz absorbida y el rendimiento cuántico de la fotosíntesis, al tiempo que se disminuyen al mínimo las pérdidas respiratorias de carbono. De hecho, las plantas del sotobosque han mostrado tener un punto de compensación de la luz (PC) extremadamente bajo ($1\text{-}5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) debido principalmente a sus tasas de respiración en la oscuridad (R_d) muy bajas; a su vez las bajas pérdidas respiratorias en ambientes profundamente sombreados restringen la A_{max} a valores relativamente bajos (Chazdon, 1992, citado por Chazdon *et al.*, 1996). Las condiciones ambientales del sotobosque también pueden contribuir a mejorar el rendimiento cuántico (Q_y) en las plantas de sombra, pues las concentraciones altas de CO_2 cerca al piso del bosque

contrarrestan parcialmente la disminución del Q_y por causa de la reacción oxigenasa de la *Rubisco* en las plantas C_3 (la inmensa mayoría de las especies de los bosques tropicales). Además, en estas plantas comúnmente se presentan altos valores de conductancia estomática (g_s) con relación a la asimilación (debido principalmente a la alta humedad característica de las plantas en el sotobosque), lo cual produce altas presiones intercelulares del CO_2 , y un mejoramiento adicional de Q_y (Pfitsch & Pearcy, 1989, citado por Chazdon *et al.*, 1996)

En el sotobosque A_{max} ocurre principalmente cuando se presentan los haces de sol, durante los cuales la DFF comúnmente es menor de $500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Chazdon & Pearcy, 1991). El punto de saturación de la luz en el sotobosque normalmente se alcanza a DFF entre 200 y $500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Chazdon, 1986; Fetcher, Oberbauer & Chazdon, 1994, citados por Chazdon *et al.*, 1996). En las plantas del sotobosque A_{max} normalmente varía entre 1 y $5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Fetcher, Oberbauer & Chazdon, 1994, citados por Chazdon *et al.*, 1996), valores estos que están entre el 5 y el 50% de los típicos medidos para las plantas de hábitats abiertos o para las hojas del dosel en árboles tropicales. La baja A_{max} en las plantas de sombra es el resultado de las bajas concentraciones de las enzimas fotosintéticas; las bajas concentraciones se deben a la manera como se construyen las hojas: delgadas, con bajos volúmenes de células y bajo número de cloroplastos por unidad de área. Una ventaja clave de todo esto es el bajo costo de formación de tejidos y respiración de mantenimiento (Williams, Field & Mooney, 1989; Sims & Pearcy, 1991, citados por Chazdon *et al.*, 1996).

1.2.2. Respuestas a la alta radiación

La adaptación de las condiciones de sombra a las de sol es menos común que la situación inversa descrita en el numeral anterior. Las plantas típicas de sombra poseen baja plasticidad y de hecho no pueden exponerse a la luz solar directa, sin que se reduzca sustancialmente la respuesta fotosintética y mueran las hojas más viejas en pocos días; las especies tolerantes a la sombra presentan mayor tendencia a la fotoinhibición que las intolerantes y sufren un daño de mayor magnitud cuando esto ocurre (Kozlowski *et al.*, 1991; Salisbury & Ross, 1992). Aunque no se presentara daño, pueden transcurrir desde varios minutos hasta algunas horas.

antes de que la hoja, previamente sombreada, logre ajustar su tasa fotosintética máxima al nuevo flujo de radiación alto. Esto se conoce como inducción (Fitter & Hay, 1987).

Para estudiar el comportamiento de dos clones de *Solidago virgaurea*, uno nativo de áreas abiertas y el otro del sotobosque sombreado, se cultivaron ejemplares de ambos bajo condiciones de radiación alta y baja, y se midieron sus respuestas fotosintéticas a varias intensidades de luz. La tasa de fotosíntesis fue más baja en el clon de sombra que creció a alta radiación que en el mismo clon cultivado a baja iluminación. No obstante, los ejemplares del clon de sol fotosintetizaron a mayor velocidad cuando crecieron a alta radiación, como se esperaba. (Bjorkman & Holmgren, 1963; citado por Salisbury & Ross, 1992). Parece que evitar la fotoinhibición puede estar relacionada con la capacidad para reducir al mínimo la absorción de luz, mediante movimientos foliares paraheliotrópicos (orientación paralela de la lámina foliar a la radiación solar incidente) y el marchitamiento, así como a través de la disipación térmica del exceso de energía lumínica absorbida (Kozlowski *et al.*, 1991). Anderson & Osmond (1987), citados por el mismo autor, sugirieron que la adaptación eficaz de las plantas a la luz brillante estuvo asociada con su capacidad para mantener una tasa eficiente de fotosíntesis a intensidades de luz muy altas (es decir para mantener inalterada la pendiente de la relación lineal entre asimilación de CO₂ e intensidad de la luz). La adaptación incompleta y, por tanto, la posible presencia de fotoinhibición, ocurre cuando A_{\max} no se puede elevar suficientemente o cuando se reduce la eficiencia cuántica.

Los individuos de las especies tolerantes a la sombra establecidos en el sotobosque (los cuales comúnmente carecen de capacidad de adaptación), sufrirían daño en el largo plazo a causa de los cambios en el régimen de luz, producidos por la remoción del dosel, lo cual los pone en desventaja frente a la vegetación colonizadora y otros competidores resistentes que ya existen en el sitio. Además, el follaje que se desarrolla después de la apertura, puede presentar inclinación persistente hacia la fotoinhibición, lo cual indica una capacidad inherentemente limitada para adaptarse a la luz (Osmond, 1987; citado por Kozlowski *et al.*, 1991). La causa del daño sufrido por las plantas de sombra radica en la incapacidad de los cloroplastos para disipar la energía de excitación de la radiación absorbida (Foyer & Hall, 1980; citado por Fitter & Hay, 1987). Adicionalmente, a altas DFF, las plantas C₃ no logran disminuir la

concentración interna de CO₂, debido a la capacidad oxigenasa de la *Rubisco*, lo cual produce el fenómeno conocido como fotorrespiración (Fitter & Hay, 1987).

Boardman (1977) por su parte, afirma que la capacidad limitada de los clones de algunas especies de ambientes sombreados para aumentar su tasa de fotosíntesis, cuando crecen a alta intensidad de luz, parece deberse a su incapacidad para incrementar el nivel de la *Rubisco*, normalmente más bajo en las plantas de sombra que en las de sol, lo que les impide utilizar flujos cuánticos más altos. Esto podría dar origen a que las trampas fotoquímicas de los fotosistemas estén cerradas durante la mayor parte del tiempo, incrementando así la probabilidad de fotoinactivación.

Según los datos disponibles, la capacidad fotosintética, medida como la tasa de fotosíntesis a luz de saturación y bajo condiciones óptimas de temperatura foliar y concentración de CO₂ (A_{max}), varía de 5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en las hojas del dosel de *Castanospermum australe* y 6,5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para *Pentaclethra maculoba* a 11,5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en *Argyrodendron peralatum*, 27,8 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para plántulas de la especie sucesional temprana *Ochroma lagopus*, 11,8 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en *Bursera simarouba* y 13,9 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para *Hampea appendiculata*, ambas también de la sucesión temprana. Las especies que típicamente logran regenerarse bajo el dosel, tales como *Pentaclethra maculoba* se saturan a DFF cercanas a 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, mientras que *Ochroma lagopus* lo hizo a 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Oberbauer & Strain, 1984, 1986; Pearcy, 1987; Doley, Unwin & Yates, 1988, citados por Chazdon *et al.*, 1996). No es claro si las diferencias presentadas reflejan divergencias en las especies o variaciones en la disponibilidad de luz a través de la cronosecuencia sucesional; probablemente la disminución en A_{max} durante los primeros años de la sucesión refleja los cambios en la composición de las especies así como las respuestas plásticas a la disponibilidad decreciente de recursos (varias citas en Chazdon *et al.*, 1996).

Las hojas de algunas especies del dosel exhiben depresión de la fotosíntesis a medio día; también se ha presentado aumento en A_{max} desde el sotobosque hasta el dosel, lo cual se correlacionó con el incremento en la conductancia foliar al vapor de agua, el contenido de nitrógeno foliar y la masa foliar por unidad de área. Debido a la nubosidad y al

sombreamiento, la DFF dentro del dosel y en el sotobosque, a menudo es inferior al máximo requerido para saturar la fotosíntesis; así, Oberbauer & Strain (1986) observaron que la mayoría de los valores de DFF medidos conjuntamente con la fotosíntesis en el dosel de un bosque de tierras bajas de Costa Rica fueron menores de $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. No obstante en días sin nubes la parte superior de las copas reciben DFF que exceden las radiaciones de saturación durante la mayor parte del día (Doley, Unwin & Yates, 1988, citados por Chazdon *et al.*, 1996).

Si bien está muy poco estudiado el efecto de los déficits hídricos en el suelo o la atmósfera sobre la fotosíntesis a alta iluminación, está documentado que el déficit de agua del suelo restringe la ganancia de carbono a consecuencia del cierre estomático, pero también puede producir una reducción adicional de la fotosíntesis al incrementar la susceptibilidad de las hojas al daño por causa de la alta DFF (Osmond, 1983; Demmig, Adams & Adams, 1992, citados por Chazdon *et al.*, 1996). La capacidad fotosintética a alta DFF también se ha correlacionado con el mayor contenido de nitrógeno foliar, aunque la naturaleza de la relación A_{max}/N varía considerablemente entre grupos de especies. Por último, está ampliamente documentado que las tasas de respiración en la oscuridad son mayores en ambientes de claro que en el sotobosque (Chazdon *et al.*, 1996).

1.3. TENDENCIAS FISIOLÓGICAS SEGÚN LA POSICIÓN DE LA PLANTA EN EL PROCESO SUCESIONAL

El ambiente de los hábitats sucesionales tempranos es abierto, soleado y, para muchos recursos, más variable que el de los hábitats sucesionales tardíos. Sin embargo, para una gran cantidad de especies, un nivel dado de variabilidad puede no tener consecuencias si esta se enmarca dentro del rango de amplitud de la respuesta de esas especies, pero para otras el mismo nivel de divergencia puede estar fuera de su rango de tolerancia y resultar entonces detrimental para su crecimiento y ajuste. A menos que el hábitat sea muy irregular y los genotipos de una población sean altamente especializados, debe existir algún grado de similitud en la respuesta para la co-ocurrencia en la comunidad de plantas. Así mismo, las especies de diferentes hábitats difieren en su respuesta al ambiente, pero aún dentro de la

misma comunidad y en un micro-hábitat determinado, niveles similares de variación de un factor ambiental pueden dar lugar a diferentes respuestas de las especies coexistentes (Bazzaz, 1996).

Debido a la similitud ambiental de los hábitats donde usualmente crecen, las plantas de la sucesión temprana comparten muchos de los comportamientos de las especies adaptadas al sol, y las de la sucesión tardía, muchos de los comportamientos de las especies tolerantes a la sombra, al menos durante algunas fases de su vida. Sin embargo, muchas plantas de la sucesión tardía se ven expuestas a las condiciones de luz brillante cuando alcanzan el dosel, pero mientras se encuentran en estado de plántulas o juveniles pasan mucho tiempo en la sombra, por lo cual las tasas fotosintéticas y otros atributos relacionados con el crecimiento presentan grandes diferencias entre las plántulas sombreadas y sus padres (Bazzaz, 1996).

Las especies de la sucesión temprana exhiben altas tasas fotosintéticas a niveles altos de luz, aunque lo inverso, es decir, que las especies con altas tasas fotosintéticas son de la sucesión temprana, no es necesariamente cierto. Existe menor comprensión sobre su incapacidad de persistir en el sotobosque, aunque se asume que ello se debe principalmente a características no fotosintéticas (protección contra la herbivoría, patógenos, etc.), pero también se considera que las tasas de respiración inherentemente altas, en tales especies, constituyen un costo alto en ambientes con baja iluminación. De otra parte, las plantas sucesionales tardías son incapaces de mostrar grandes aumentos en la fotosíntesis cuando crecen a alta radiación, pero no se conoce en qué magnitud esto se debe a fotoinhibición experimentalmente inducida. En condiciones de luz limitadas, esas especies son capaces de responder a los haces de luz rápidamente fluctuantes mientras mantienen las pérdidas respiratorias en un mínimo (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996).

En general, las plantas de la sucesión temprana tienen puntos de compensación lumínica altos, así como tasas máximas de fotosíntesis altas, y bajas eficiencias cuánticas; presentan alta conductancia estomática, alto contenido foliar de *Rubisco*, baja resistencia al transporte de agua a través del sistema vascular y altas tasas de transpiración con relación a las plantas sucesionales intermedias y tardías. En contraste, las hojas de la parte inferior de la copa, las

plántulas del sotobosque y las especies de la sucesión tardía, presentan puntos de compensación y saturación bajos y altas eficiencias cuánticas; su capacidad fotosintética es menor, su crecimiento más lento y su madera más dura y pesada. Las altas tasas de regeneración y crecimiento de las especies pioneras tienden a coincidir con altas capacidades fotosintéticas. Además, las tasas de fotosíntesis y respiración por unidad de área foliar, así como la relación fotosíntesis/respiración, generalmente disminuyen a medida que avanza la sucesión (Bazzaz & Pickett, 1988; Ceulemans & Saugier, 1991; Bazzaz, 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996).

Cuando el dosel se abre, creando un hábitat más similar al de la sucesión temprana, las plantas más pioneras responden vigorosamente, mientras que las de la sucesión tardía muestran un aumento limitado de la fotosíntesis en respuesta a los mayores niveles de luz; las plantas intermedias en la sucesión presentan atributos intermedios entre estos dos extremos. No obstante, se reconoce que los individuos de casi todas las especies en el sotobosque o el subdosel, independientemente de su lugar en la sucesión, finalmente pueden resultar beneficiados del incremento en la luz y que los pequeños claros son necesarios para que esas especies alcancen el dosel. Algunas plantas de la sucesión tardía pueden permanecer suprimidas en el sotobosque por un período de tiempo muy largo; estas especies usualmente presentan bajas tasas fotosintéticas aún cuando alcanzan el dosel, donde muchas de sus hojas están expuestas a total exposición. Aparentemente las restricciones para la larga persistencia en el sotobosque durante la fase juvenil, pueden imposibilitar la adaptación a los altos niveles de luz en la madurez; la investigación ha mostrado que existe un compromiso entre la persistencia en la sombra y las adaptaciones para tomar ventaja en el ambiente de alta luz, pues las especies usualmente se desempeñan bien en un ambiente pero no en ambos (Bazzaz, 1996).

2. MATERIALES Y METODOS

2.1 LOCALIZACIÓN

El ensayo se estableció en la Estación Experimental Piedras Blancas de la Universidad Nacional, la cual se localiza dentro de la cuenca del mismo nombre, a unos 22 kms al oriente de la ciudad de Medellín. Según el sistema de coordenadas de Gauss, le corresponden los valores de 1'177.610 de latitud Norte y 841.280 de longitud Oeste (plancha IGAC 147-III-B) Su altitud es de 2.400 msnm, la temperatura media anual es de 14,7°C, con una mínima promedio de 5°C y máxima de 22°C; la precipitación promedio anual es de 1.815 mm, con dos estaciones lluviosas, una en abril - mayo y otra en septiembre - octubre; los demás meses son moderadamente lluviosos, con pequeñas disminuciones de la precipitación en julio - agosto y en enero – febrero (Empresas Públicas de Medellín, 1989). Estas condiciones bioclimáticas corresponden a la zona de vida bosque húmedo Montano Bajo (bh-MB), según el sistema de clasificación ecológico de Zona de Vida (Holdridge, 1978).

Las coberturas vegetales en la cuenca de Piedras Blancas están dominadas por rastrojos altos y bajos, así como por plantaciones de coníferas; existen algunos fragmentos dispersos de robledales de distintos tamaños y pequeñas áreas de cultivos agrícolas y potreros. La vegetación natural de la región ha sufrido un fuerte proceso de intervención humana; los bosques remanentes se caracterizan por la dominancia del roble (*Quercus humboldtii*), asociado con varias otras especies típicas de los bosques altoandinos. En una parcela de 0,5 ha levantada en un fragmento de 28 ha en esta cuenca, se encontraron 37 especies leñosas pertenecientes a 22 familias, con diámetro normal (DAP) mayor o igual a 10 cm; el 49% de los individuos fueron robles, otras especies comunes fueron arrayán (*Myrcia popayanensis*) y alfaroa (*Alfaroa colombiana*). Las familias mejor representadas son Myrtaceae, Rubiaceae y Lauraceae (Convenio CORANTIOQUIA - Universidad Nacional, 1997).

Los suelos de la región se desarrollaron a partir de cenizas volcánicas sobre rocas metamórficas, esquistos y neiss; son desaturados, con pH ácido, presentan alto contenido de materia orgánica, bajo contenido de bases y bajo de fósforo disponible; en general tienen buenas propiedades físicas: baja densidad aparente, texturas medias y alta capacidad de retención de humedad (IGAC, 1979; Moreno, 1987).

2.2. METODOLOGIA

2.2.1. Establecimiento y conducción del ensayo

Para evaluar el comportamiento de algunas especies de los bosques altoandinos sometidas a distintas condiciones de iluminación, se estableció un experimento en el cual se ensayaron 5 niveles de iluminación ambiental en once especies de árboles, presumiblemente todas ellas pertenecientes al grupo de plantas C₃. Son ellas:

Nombre técnico	Familia	Nombre común
<i>Alnus acuminata</i> H.B. K.	<i>Betulaceae</i>	aliso
<i>Cedrela montana</i> Turczaninov	<i>Meliaceae</i>	cedro
<i>Cytharexylum montanum</i>	<i>Verbenaceae</i>	quimulá
<i>Daphnopsis bogotensis</i>	<i>Thymeleaceae</i>	daphnosis
<i>Decussocarpus raspigliossi</i> (Pilger) de Laub.	<i>Podocarpaceae</i>	chaquiro
<i>Meriania nobilis</i> Triana	<i>Melastomataceae</i>	amarrabollo
<i>Myrcia popayanensis</i> Hieron	<i>Myrtaceae</i>	arrayán
<i>Myrica Pubescens</i> Willd.	<i>Myricaceae</i>	olivo de cera
<i>Myrsine coriacea</i>	<i>Myrsinaceae</i>	espadero
<i>Quercus humboldtii</i> Bonpland	<i>Fagaceae</i>	roble
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	<i>Ulmaceae</i>	surrumbo

Los cinco tratamientos evaluados de iluminación relativa (IR) con respecto a las condiciones de campo abierto fueron: 100% (plena exposición), 52%, 33%, 10% y 3%. Con estos tratamientos se buscó cubrir un amplio rango de condiciones de luminosidad, similar al que experimenta la regeneración en los bosques naturales, desde valores tan bajos como 1-3% para el sotobosque de los bosques tropicales densos (Longman & Jenik, 1974), hasta la insolación total para las plántulas que se regeneran en claros muy grandes. En un bosque húmedo tropical de Costa Rica se encontró que la proporción de la DFF a 70 cm sobre el piso fue de 1-2% en el sotobosque del bosque maduro, 9% en un claro de 200 m² y de 20 a 35% en un claro de 400m² (Chazdon & Fetcher, 1984).

Los tratamientos de luz se lograron mediante la construcción de casetas de madera (umbráculos), excepto para el tratamiento de plena exposición. Las dimensiones aproximadas de cada caseta fueron 3 m de longitud, 2,20 m de ancho y 1,50 m de altura; cada una se cubrió, tanto en el techo como en los costados, con tela de sombra del calibre apropiado, así como con combinaciones de tela de distintos calibres según el tratamiento de IR que correspondiera. En el piso de cada una de ellas se colocó un tendido de plástico negro para evitar el crecimiento de maleza dentro de las mismas, así como el crecimiento de las raíces de las plantas evaluadas desde la parte inferior y hacia afuera de la matera.

El material vegetal utilizado en los ensayos se produjo a partir de semillas sexuales en los viveros de CORANTIOQUIA y de La Universidad en la misma estación de Piedras Blancas, o fue recolectado directamente de la regeneración natural en los bosques de la cuenca. Aunque no se conoce con exactitud la edad de las plantas al momento de iniciar el experimento, se estima que los arbolitos tenían entre 6 y 12 meses de edad. Antes de instalar el ensayo, las plantas se seleccionaron de manera que la altura inicial dentro de cada especie fuera lo más homogénea posible. Posteriormente cada arbolito se plantó en un matero plástico de 14 cm de diámetro y se ubicó en el tratamiento lumínico que le correspondiera según un diseño completamente al azar; entre los materos se dejó un espacio de 20 a 30 cm para evitar que las plantas se sombrearan entre sí. En cada tratamiento de luz se usaron 10 plántulas por especie, esto es, 50 plantas en total para cada una de las 11 especies evaluadas y 550 para todo el ensayo. Las plantas recibieron abundante riego diariamente durante las horas de la mañana,

excepto en los fines de semana; además, los materos se rotaron cada dos semanas dentro de los umbráculos, con el fin de reducir al mínimo los efectos de cualquier variación lumínica producida por la posición de las casetas con respecto al sol o por otras irregularidades microambientales dentro de las mismas. Los umbráculos se orientaron de modo tal que el lado más largo seguía la dirección norte-sur

El ensayo se estableció el 25 de abril de 1997 y se extendió por un espacio de 23 semanas (5,5 meses) hasta el 1 de octubre del mismo año. Cuatro días después de iniciado el ensayo (abril 29) se hizo la primera medición de altura total a todas las plantas; estas mediciones se repitieron cada mes aproximadamente hasta el final del experimento. En este momento también se cosecharon al azar cuatro plantas completas (incluyendo el mayor volumen posible de raíces) por especie en cada tratamiento de IR, se secaron en estufa (48 horas a 85°C) y se pesaron en balanza digital de precisión ($\pm 0,01$ g).

Con el objeto de tipificar la curva de respuesta fotosintética (intercambio de CO_2 en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en función de la luz (RFA, en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en los distintos tratamientos, se hicieron mediciones de fotosíntesis con un sistema portátil de fotosíntesis (IRGA) marca Licor (referencia Li-6200, Lincoln, Nebraska, EUA) en 8 de las especies evaluadas. Dificultades de orden logístico relacionadas con la morfología y tamaño foliar impidieron que cedro (*Cedrela montana*), chaquiro (*Decussocarpus rospigliossi*) y daphnosis (*Daphnosis bogotensis*) se incluyeran en el estudio de fotosíntesis. Para cumplir con el propósito establecido, las mediciones de intercambio de gases se hicieron en hojas sanas y adultas, desarrolladas bajo el ambiente lumínico considerado (producidas después de iniciado el experimento). Se utilizaron dos plántulas por especie y tratamiento de IR y para controlar el flujo de RFA incidente sobre las plantas antes y durante las mediciones se utilizó luz artificial suministrada con un par de lámparas halógenas y regulada con un interruptor graduable. El calentamiento producido por las lámparas se amortiguó con un ventilador, a pesar del efecto que este produce sobre la transpiración, pues actúa como un viento fuerte. Con el objeto de evaluar un amplio rango de flujos de radiación, también se hicieron mediciones de intercambio de gases a pleno sol (RFA por encima de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), así como bajo las condiciones de

luz difusa predominantes en días nublados, y bajo condiciones de muy baja iluminación (menos de $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) bajo techo.

2.2.2. Procesamiento de la información

Para tipificar la curva de respuesta fotosintética a la RFA se construyeron curvas de asimilación del CO_2 (tasa de fotosíntesis neta en μmol de CO_2 por m^2s) en función del flujo de RFA. Se ajustó por el método de regresión no lineal (procedimiento NLIN, SAS Institute Inc., 1989) el modelo propuesto por Moreno (1996):

$$\frac{dF}{dT} = a + \frac{b dR}{dT} + \frac{c dR^2}{dT} \quad \text{para } \frac{dR}{dT} \leq X_0 \quad (1)$$

$$\frac{dF}{dT} = A_{max} = a - \frac{b^2}{4c} \quad \text{para } \frac{dR}{dT} > X_0 \quad (2)$$

donde

$\frac{dF}{dT}$: tasa de fotosíntesis neta ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$),

$\frac{dR}{dT}$: flujo de radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$),

$X_0 = -b / 2c$ (flujo de radiación al cual se maximiza la parábola de la ecuación 1; esto es, el punto de saturación lumínica),

A_{max} : tasa máxima de fotosíntesis,

a, b, c : coeficientes de regresión.

El ajuste de este modelo implica que la primera porción de la curva es una parábola y la segunda es una línea recta (fotosíntesis constante) a partir del punto de maximización de la porción parabólica. Una ecuación de esta naturaleza describe apropiadamente el fenómeno

biológico, en el cual a partir del punto de saturación luminica, la curva forma un *plateau* (Long & Hallgren, 1981).

Los cálculos de crecimiento en altura se hicieron con base en la tasa de crecimiento relativo (TCR), la tasa de aumento por unidad preexistente y por unidad de tiempo. La TCR representa la eficiencia de una planta como productora de nueva sustancia (Fogg, 1967). Para encontrar TCR se partió de la siguiente expresión (Fogg, 1967; Lambers & Poorter, 1992):

$$TCR = \frac{1}{W} \cdot \frac{dw}{dt} \quad (3)$$

donde

W : Peso seco (o cualquier otra variable) de la planta en cualquier tiempo dado,

dw : Aumento en peso seco (o en la variable de interés) en el intervalo de tiempo dt

integrando la ecuación anterior, se llega a la siguiente ecuación, la cual se utilizó para los cálculos (Fogg, 1967; Kozlowski *et al.*, 1991)

$$TCR = \frac{\ln W_1 - \ln W_0}{T} \quad (4)$$

donde

\ln : Logaritmo natural,

W_1 y W_0 : Altura final e inicial respectivamente,

T : Tiempo transcurrido entre las dos mediciones de altura, en semanas.

Esta ecuación es normalmente más útil porque permite hallar TCR a partir de dos mediciones de biomasa (o de la variable de interés) únicamente, sin necesidad de conocer la ecuación de tasa de crecimiento (dw/dt).

Los análisis de varianza y las pruebas múltiples de promedios se hicieron con la ayuda del paquete estadístico IRRISTAT; también se utilizaron los programas de computador EXCEL, STATGRAPHICS PLUS y SAS.

La sobrevivencia se calculó a partir del conteo simple de los individuos vivos por especie en cada tratamiento al final del ensayo, dividido por el número total de individuos establecido al inicio del mismo.

3. RESULTADOS Y DISCUSION

3.1. CURVAS DE FOTOSÍNTESIS EN FUNCIÓN DE LA RFA

3.1.1. Resultados

La Figura 1 muestra las trayectorias de asimilación neta de CO₂ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en función de la RFA ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) en los distintos ambientes lumínicos (3%, 10%, 33%, 52% y 100%) para las 8 especies incluídas en el estudio de fotosíntesis: aliso, olivo de cera, surrumbo, espadero, amarrabollo, quimulá, arrayán y roble. La Tabla 1 presenta las constantes de la ecuación 1 para cada especie, con las cuales se obtuvieron las trayectorias de la Figura 1. También aparecen allí los valores correspondientes de las siguientes variables descriptoras del comportamiento fotosintético: tasa de respiración en la oscuridad (R_d , columna encabezada por la constante a , Tabla 1), eficiencia cuántica (constante b , Tabla 1), punto de compensación lumínica (PC), punto de saturación lumínica (X_o en la Tabla 1) y tasa máxima de fotosíntesis (A_{max}).

Aliso es la especie que muestra la mayor diferenciación en la tasa máxima de fotosíntesis (A_{max}) entre las plantas de sol y las de sombra (14,9 y 2,8 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, para las plantas de plena exposición y las del 3% de iluminación relativa respectivamente). También fue el aliso de plena exposición el que presentó el mayor valor para R_d , así como el PC más alto (-3,7 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y 127 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivamente en el tratamiento de plena exposición) entre todas las combinaciones de especies- ambientes lumínicos estudiados (Tabla 1). Surrumbo es otra especie que presenta, en general, altas tasas de respiración en la oscuridad y altos puntos de compensación lumínica (R_d de -2,9 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y PC a una RFA de 59 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en el tratamiento de plena exposición), así como diferencias marcadas en A_{max} entre las plantas de ambientes iluminados y sombreados, pero con valores de A_{max} inferiores a los de aliso.

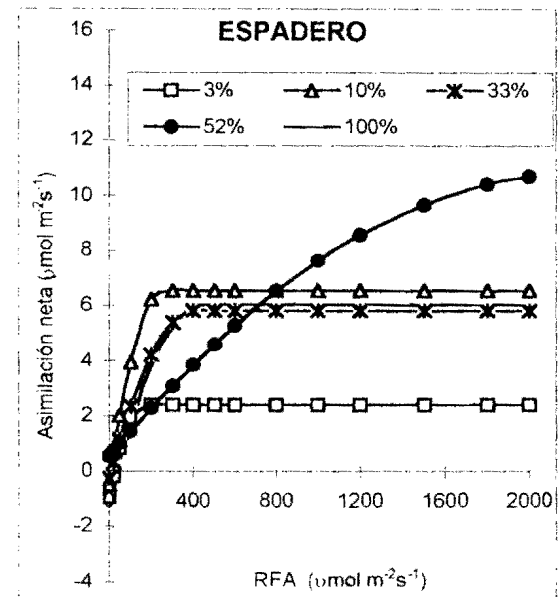
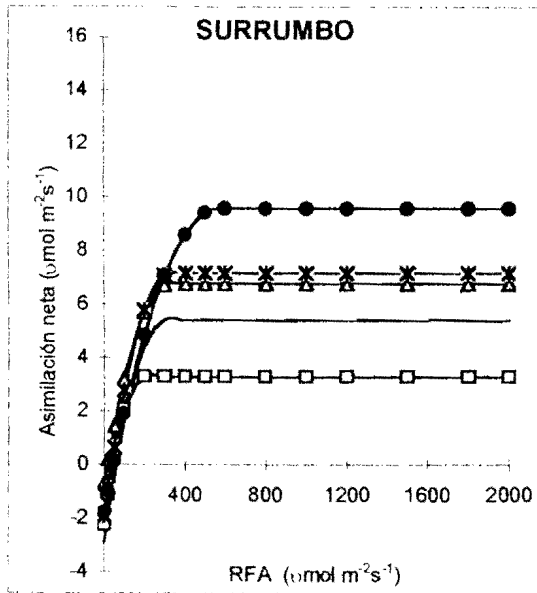
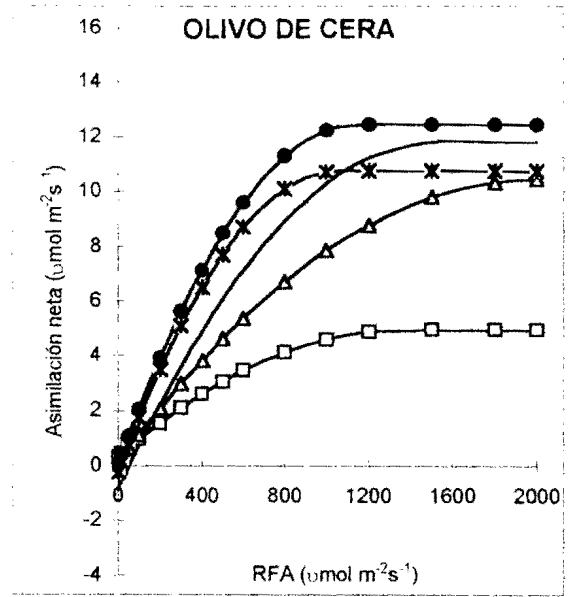
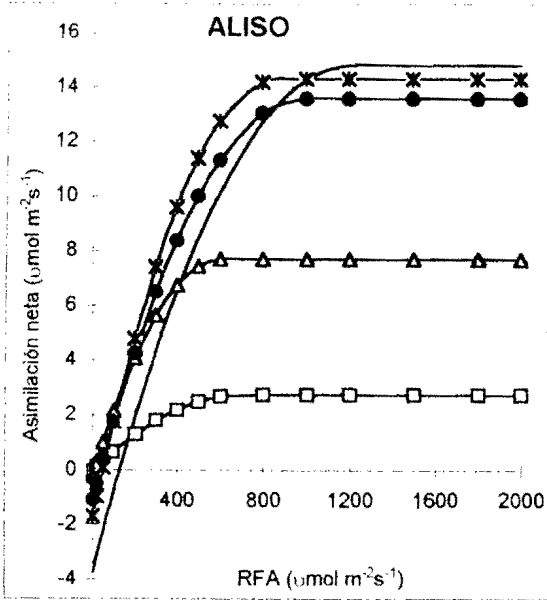


FIGURA 1. Curvas de fotosíntesis en las 8 especies forestales estudiadas en función de la radiación fotosintéticamente activa (RFA), en los 5 ambientes lumínicos

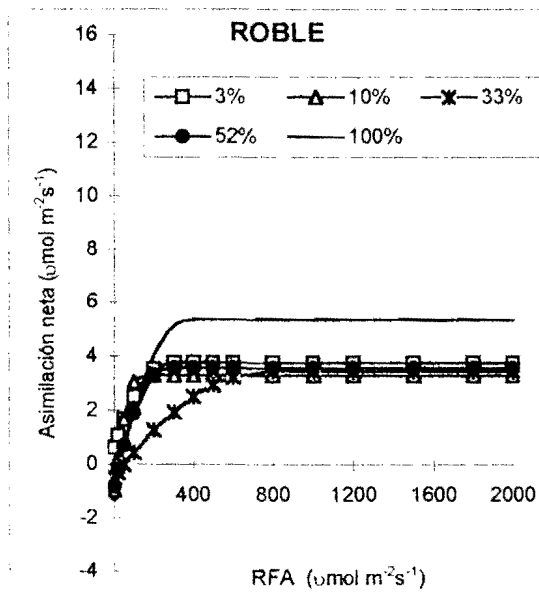
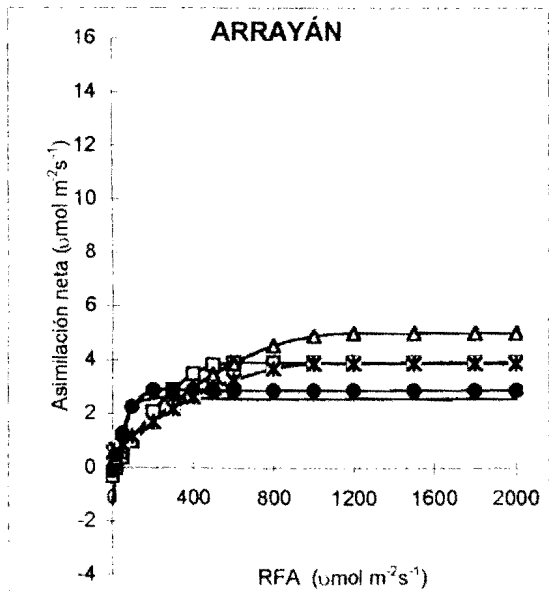
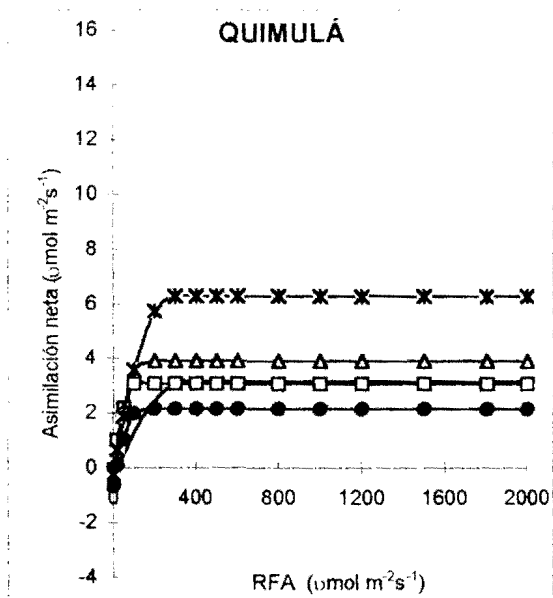
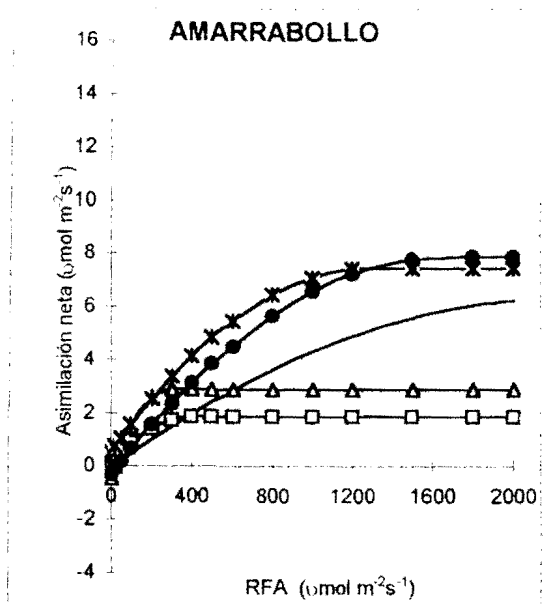


FIGURA 1. Continuación

TABLA 1. Valores descriptivos de las ecuaciones de fotosíntesis en función de la RFA para ocho especies arbóreas de los bosques altoandinos

Especie	DF	R ²	n	a	b	c	X ₀	A _{max}	SC
Alerce	73	0,86	31	-0,0603857	0,00731	-0,0000004	721,149141	2,76132621	0,09
	103	0,86	36	-0,032657	0,0019	-0,00000107	614,40734	7,70569233	0,05
	333	0,99	32	-1,68613	0,036682	-2,0978E-05	874,296882	14,3430801	47,24
	503	0,99	32	-1,090773	0,0297414	-1,5047E-05	988,283573	13,6156926	37,02
	1003	0,93	40	-3,7237198	0,0309389	-0,0000128	1004,64403	14,8512363	127,43
Olivia leucocarpa	73	0,87	14	7,21981	0,0067396	-0,00000017	1376,23412	4,07274502	-----
	103	0,89	12	7,1318177	0,019326	-0,00000007	2079,77117	10,4432035	-----
	333	0,99	12	-0,259547	0,0002955	-0,00000009	1259,31917	10,7872531	12,45
	503	0,94	12	-0,0071557	0,021064	-0,0000004	1172,34743	12,4742958	0,33
	1003	0,91	12	-0,35880	0,0166	-0,00000543	1529,74512	11,8731048	52,64
Surrumbe	73	0,84	16	-2,133521	0,0570866	-0,00015226	189,760306	3,28935556	42,78
	103	0,98	20	-0,699318	0,0462089	-0,00007152	323,948738	6,76454670	15,51
	333	0,94	20	-1,0112746	0,055326	-0,00008414	329,654603	7,1769117	36,60
	503	0,90	20	-1,764370	0,04006	-0,0000353	567,422036	9,60988559	45,91
	1003	0,92	20	-2,8862695	0,05423	-0,0000883	306,782524	5,40723751	59,11
Espadero	73	0,98	14	-0,074653	0,0423939	-0,000133	153,33737	2,40292929	24,95
	103	0,99	8	-0,450554	0,0548494	-0,0001072	279,62425	6,55632009	8,52
	333	0,95	12	-0,3491069	0,02944	-0,00003566	472,787477	5,82812417	8,52
	503	0,95	12	0,5420687	0,00906188	-0,00000199	2276,85427	10,8593588	-----
	1003	0,92	16	-1,14723	0,03197249	-0,0000335	452,367042	6,05789132	37,43
Amarrabollo	73	0,98	14	0,191621	0,007964	-0,396E-06	423,797361	1,87019209	-----
	103	0,96	14	-0,461215	0,024133	-4,3797E-05	279,200739	2,06322325	19,32
	333	0,97	14	0,52811	0,0107313	-0,00000416	1289,69103	7,44262595	-----
	503	0,94	20	-0,08680	0,002446	-2,007E-06	1679,30459	7,6826112	20,69
	1003	0,90	14	-0,0809	0,01053	-1,2358E-06	2077,37667	8,30042985	14,59
Quimulí	73	0,99	33	-0,0536707	0,082684	-0,0002743	106,737127	3,07334531	0,32
	103	0,96	32	-0,3072555	0,0614585	-0,0001919	149,239169	3,91169512	6,82
	333	0,99	34	-0,324497	0,04933	-0,00008266	389,744375	5,26736394	4,89
	503	0,84	36	-0,68173	0,0424	-0,00015748	134,621370	2,17225595	17,17
	1003	0,95	32	-0,473309	0,002449	-0,0000296	357,482517	3,18189226	23,95
Arrayán	73	0,93	18	-0,30517	0,0142	-0,00001127	921,143741	3,906120174	21,23
	103	0,91	18	0,1283947	0,003306	-0,0000036	1159,61121	4,97934154	-----
	333	0,91	18	0,564913	0,002079	-0,07E-06	1224,88105	3,87563899	-----
	503	0,98	18	-0,15742988	0,0332407	-0,0000312	122,394103	2,07557899	4,79
	1003	0,93	22	-1,3912082	0,001707	-0,00013293	141,75404	0,59288422	26,72
Roble	73	0,79	24	2,6383534	0,022708	-0,000041	279,731361	3,75073845	-----
	103	0,99	32	-0,0762138	0,07826	-0,0000189	127,838787	3,27812049	19,30
	333	0,93	24	-0,581942	0,009398	-0,00000631	239,481074	3,43463254	31,31
	503	0,97	24	-0,32963	0,012079	-0,000063	294,101012	3,56545473	25,29
	1003	0,96	22	-1,078372	0,0351	-4,784E-06	249,209423	3,26712759	21,82

IR: Iluminación relativa

a: número de hojas por la superficie de una hoja por unidad

b: máxima asimilación cuántica aparente o eficiencia cuántica

c: cuántica

SC: punto de saturación luminosa

IR: coeficiente de iluminación

a: tasa bruta de respiración en la oscuridad

b: punto de saturación luminosa

A_{max}: tasa máxima de fotosíntesis

c: coeficiente de asimilación

excepto bajo sombra fuerte ($9,6 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en el tratamiento de 52% de IR en comparación a $3,3 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en el de 3% de IR, Tabla 1). Este comportamiento fotosintético frente a la luz sugiere que estas dos especies son quizás las más heliófitas entre las ocho estudiadas.

Olivo de cera y espadero presentaron un comportamiento similar a las dos especies anteriores: Los valores extremos de A_{max} fueron $12,5$ y $10,9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivamente para el tratamiento de 52% de IR, y 5 y $2,4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para el de 3% (Figura 1). En general los valores de R_d y los puntos de compensación lumínica son menores: los valores más altos de ambas variables se presentaron a plena exposición y fueron $-0,86$ y $-1,14 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivamente para R_d ; los puntos de compensación correspondientes fueron 53 y $37 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Estas tendencias también indican el carácter heliófito de olivo y espadero.

Quimulá, arrayán y roble presentan un comportamiento marcadamente distinto al de las especies anteriores; su carácter de esciófitas o tolerantes a la sombra se revela al evaluar varias características de las curvas de fotosíntesis: Las diferencias en las repuestas fotosintéticas entre las plantas de sol y las de sombra son pequeñas y los valores de A_{max} son más bajos (Figura 1 y Tabla 1). En quimulá y arrayán, A_{max} es mayor en las hojas desarrolladas en ambientes lumínicos de intermedios a bajos ($6,3$ en IR del 33% en quimulá y $5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en IR del 10% en arrayán); en condiciones de plena exposición o sombra fuerte las tasas de fotosíntesis suelen ser menores, con excepción del roble, en el cual la A_{max} mayor se presenta a plena exposición ($5,4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, Figura 1, Tabla 1). Entre estas tres especies, los valores más bajos de A_{max} fueron así: En el tratamiento de 52% de IR en quimulá ($2,2 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), en el de 100% en arrayán ($2,6 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y en el de 10% de IR en roble ($3,3 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), aunque en esta última especie se destaca que los valores de A_{max} en los tratamientos de 3, 10, 33 y 52% fueron casi idénticos.

Amarrabollo presentó un comportamiento intermedio entre los dos grupos anteriores (carácter mesófito): Los valores más altos de A_{max} fueron menores que en el primer grupo y se presentaron a niveles intermedios de iluminación ($7,9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ bajo 52% de IR), pero las diferencias entre los valores extremos de A_{max} son menores que en este grupo, pero superiores

que en el segundo (el menor valor de A_{max} en esta especie fue de $1.9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en el tratamiento de 3% de IR).

En algunos tratamientos no fue posible calcular el punto de compensación de la luz porque el valor estimado de la tasa de respiración en la oscuridad (coeficiente a , Tabla 1), es positivo (por ejemplo en amarrabollo sometido a 3 y 33% de iluminación relativa o en los arrayanes de 10 y 33%). Sin duda, estas incongruencias en los valores estimados se deben a errores experimentales y a la variabilidad en la base de datos. Por esta razón, las curvas de fotosíntesis que se presentan en este trabajo se consideran preliminares; su utilidad radica no tanto en los valores puntuales de cada parámetro, sino en que revelan las tendencias del comportamiento de cada especie y de su capacidad de ajuste a los diferentes regímenes de iluminación.

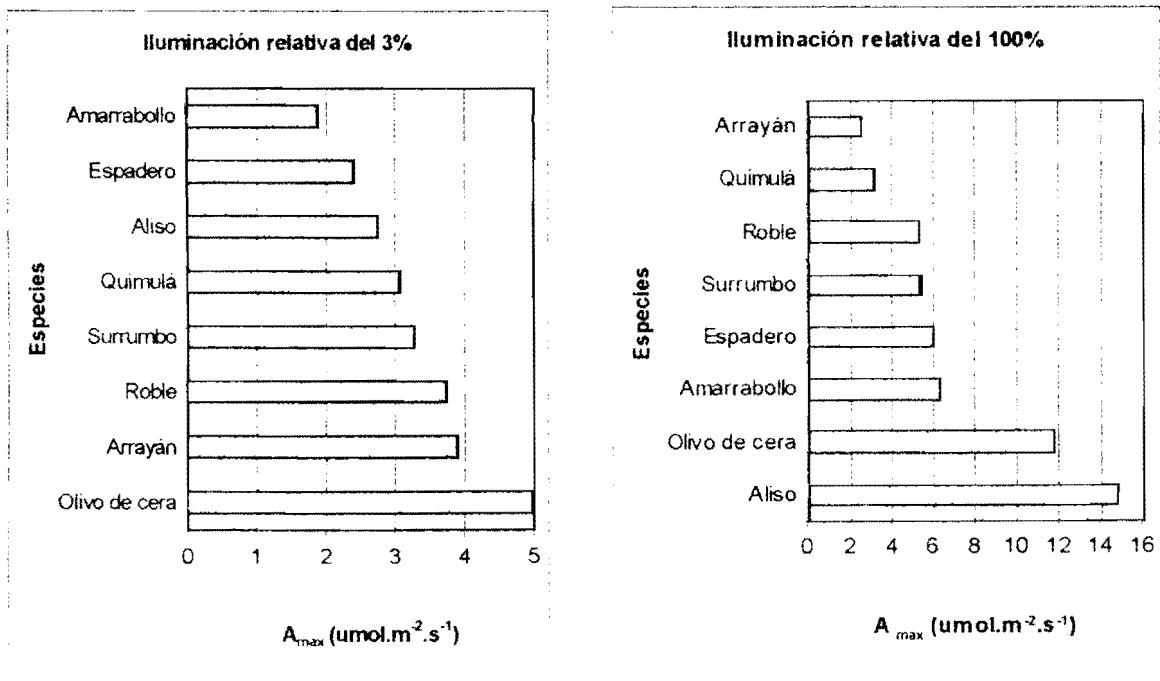


FIGURA 2. Tasa máxima de fotosíntesis bajo los tratamientos de plena exposición lumínica (100% de IR) y sombra intensa (3% de IR)

Según el valor de A_{\max} en condiciones de plena exposición ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), el orden ascendente de aparición de las especies es (Tabla 1, Figura 2): arrayán (2,6), quimulá (3,1), roble (5,3), surrumbo (5,4), espadero (6,1), amarrabollo (6,3), olivo (11,8) y aliso (14,9). Este comportamiento refleja el grado de heliofitismo y se corresponde con la clasificación en tres categorías según las características de las trayectorias fotosintéticas, presentada en párrafos anteriores. Una clasificación similar, pero basada en el valor de A_{\max} en el ambiente más sombreado (Figura 2), revela que aliso es la especie con el tercer valor más bajo (2,8), después de amarrabollo (1,9) y espadero (2,4), lo cual sugiere la incapacidad de esta especie para aclimatarse a los ambientes bajos en luz, situación que deberá reflejarse en un bajo crecimiento en tales condiciones. En el otro extremo (3% de IR), arrayán ocupa el segundo lugar más alto (3,9), superado sólo por el olivo (5,9); se resalta que esta es la única especie en la cual el valor de A_{\max} en las plantas de plena exposición es menor que en cualquiera de las de ambientes más sombreados. Por su parte olivo, si bien presenta menores valores de A_{\max} en las plantas de sombra que en las de sol (de manera similar a la mayoría de las plantas), siempre se mantiene entre las especies con mayor A_{\max} entre todas las estudiadas, lo cual sugiere su alta capacidad para adaptar su aparato fotosintético a ambientes de baja iluminación, y por tanto su alta plasticidad.

3.1.2. Discusión

Los valores de capacidad fotosintética que aquí se reportan van desde $1,9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para amarrabollo a 3% de IR, hasta $14,9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para aliso a plena exposición. Estos resultados están dentro del rango de valores reportados en la literatura para especies tropicales del grupo C_3 . Así, en la recopilación de Moreno (1996), la mayoría de valores de A_{\max} estuvieron entre $2,5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para *Lecythis ampla*, una especie tolerante a la sombra, y $16,4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para *Cecropia peltata*, una especie pionera. El único valor más alto reportado fue de $27,7 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para *Ochroma lagopus*, una especie heliófita, muy invasora (Bazzaz, 1991). Por su parte, Prado (1994) encontró que el 85% de los valores de capacidad fotosintética en 20 especies de la formación *cerrado* en Brasil, se encontraron entre 6 y $13,9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Las especies con los mayores valores de A_{max} son aliso ($14,9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a 100% de IR) y olivo ($12,5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a 52% de IR); los menores valores de esta variable en las mismas especies son 2,8 a 3% de IR para aliso y 5 a 3% de IR para olivo. Estos datos muestran que ambas especies tienen una capacidad fotosintética inherentemente alta cuando crecen en el ambiente apropiado de alta iluminación, la cual disminuye muchas veces en ambientes de sombra; la incapacidad de desarrollar altas tasas de fotosíntesis en tales ambientes puede ser el resultado de respuestas adaptativas, esto es, plasticidad fotosintética: La capacidad de modificar el comportamiento fotosintético cuando cambian las condiciones de luz (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1996; Chazdon *et al.*, 1996). En el otro extremo, especies con una capacidad fotosintética inherentemente más limitada como arrayán, roble y quimulá (los mayores valores de A_{max} son $5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a 10% de IR, 5,4 a 100% y 6,3 a 33% respectivamente) muestran menor plasticidad fotosintética; sus valores mínimos de A_{max} son 2,6 a 100% de IR, 3,3 a 10% y 2,2 a 52% respectivamente.

En cuatro de las ocho especies incluidas en el estudio de fotosíntesis (olivo de cera, surrumbo, espadero y amarrabollo), los mayores valores de A_{max} se presentaron a 52% de IR (Figura 1 y Tabla 1), en dos más (aliso y roble) a 100%, en una a 33% de IR (quimulá) y en otra a 10% (arrayán). La situación opuesta, esto es, los menores valores de A_{max} , se presentaron en el tratamiento de 3% de IR en cinco especies (olivo, surrumbo, espadero, amarrabollo y aliso), en una especie (roble) en el de 10%, en otra (quimulá) en el de 52%, y en otra (arrayán) a plena exposición.

Los resultados anteriores muestran que en general, en condiciones de alta iluminación (52% y 100% de IR), se presentan altos valores de fotosíntesis de saturación, mientras que en iluminación escasa (3% o 10% de IR), las tasas máximas de fotosíntesis son muy bajas (Figura 2). Es llamativo el hecho de que las tasas máximas de fotosíntesis no necesariamente se presentan en los tratamientos de plena exposición, aún cuando algunas de las especies consideradas son heliófitas, lo cual parece indicar que las altas radiaciones imperantes bajo esta condición pueden producir efectos de fotorrespiración o fotoinhibición (Chazdon *et al.*, 1996).

Si bien estos resultados concuerdan con la mayoría de las evidencias reportadas en la literatura (Salisbury & Ross, 1992; Fitter & Hay, 1987; Boardman, 1977), llama la atención el comportamiento atípico de quimulá y arrayán, especies en las cuales aparentemente tiene lugar una situación más o menos inversa: En condiciones de alta iluminación se presentan menores valores de A_{max} , y a una iluminación relativa moderadamente baja, esta variable se incrementa al máximo. Una situación de este tipo también es descrita por Salisbury & Ross (1992) cuando compara dos clones de *Solidago virgaurea*, uno de sol y otro de sombra. El comportamiento fotosintético de quimulá y arrayán aparentemente es similar al de las especies típicas de sombra, mientras que el de las demás especies, con las de sol. Incluso, se hubiera esperado que especies consideradas esciófitas como roble y amarrabollo, se comportaran de modo similar a este grupo; no obstante, nótese que en ambas especies las diferencias entre los valores extremos de A_{max} son numéricamente menores que en el grupo compuesto por aliso, olivo, surrumbo y espadero, lo cual es sin duda un indicador del carácter esciófito de las primeras, pues exhiben menor plasticidad fotosintética.

A pesar de que la mayoría de los autores concuerdan con la tipificación ya descrita del comportamiento fotosintético de las especies de sol y de sombra, los resultados de Dias-Filho (1995) sobre la fotosíntesis en una especie típicamente pionera como *Vismia guianensis* sometida a dos condiciones contrastantes de iluminación, no se ajustan a tales tendencias: Tanto las trayectorias de las curvas de respuesta fotosintética a la radiación, como los valores de A_{max} fueron similares entre los dos tratamientos de luz. Las diferencias se presentaron en la tasa de respiración en la oscuridad (R_d), mayor en las plantas de sol y en la eficiencia cuántica aparente (Q_y), mayor en las plantas de sombra. Los valores tan similares de A_{max} encontrados aquí (Tabla 1) en los tratamientos de 10% y 100% de IR para especies consideradas pioneras como olivo de cera (11,8 y 10,5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) o surrumbo (5,4 y 6,8 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) concuerdan con la tendencia descrita en *V. Guianensis*. Parece entonces que algunas especies, aún dentro del mismo grupo ecológico, mantienen un comportamiento fotosintético similar en un amplio rango de condiciones lumínicas, y sólo desarrollan diferencias entre ambientes realmente extremos. De aquí que la tipificación del comportamiento fotosintético de las plantas en diferentes ambientes lumínicos, según su grado de tolerancia a la sombra o su estatus sucesional, no es tan fácilmente enmarcable dentro de categorías fijas; la variedad de

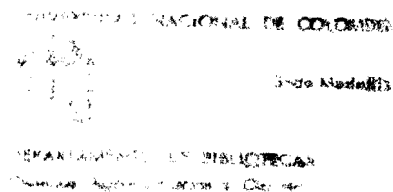
respuestas puede ser muy amplia, aún entre especies que pertenecen a una misma categoría ecológica.

3.2. CRECIMIENTO EN BIOMASA

3.2.1. Resultados

La Tabla 2 y la Figura 3 muestran los promedios de biomasa total (raíz, tallo y hojas) por planta, en los distintos ambientes lumínicos, al terminar el ensayo (5,5 meses) para las 11 especies incluidas en el estudio de crecimiento, esto es, las 8 consideradas en el estudio de fotosíntesis y daphnopsis (*Daphnopsis bogotensis*), cedro (*Cedrela montana*) y chaquiro (*Decussocarpus rospigliosii*). En el Anexo 1 se presentan los resultados del análisis de varianza (ANAVA) y de la prueba de rangos múltiples de Duncan (Steel & Torrie, 1986); allí se observa que tanto los factores evaluados (especies e iluminación relativa) como las interacciones, presentaron diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) en el comportamiento de la esta variable. Si bien no es posible estimar la ganancia neta de biomasa en cada especie debido a que no se tomaron datos de esta variable al inicio del ensayo, son notorios los altos valores de biomasa de aliso y olivo de cera en algunos tratamientos, especialmente al considerar que las plantas de aliso estaban entre las más pequeñas al establecer el ensayo (Figura 4); en promedio, estas dos especies fueron las de mayor biomasa al final del experimento (6,9 y 7,4 g por planta, Anexo 1), de lo cual se concluye que presentan alta capacidad de crecimiento.

Las diferencias de biomasa encontradas entre los distintos ambientes lumínicos para una misma especie tienen especial significación, toda vez que el material experimental al inicio del experimento fue muy homogéneo y las plantas se asignaron al azar a los tratamientos. Sólo aliso, surrumbo y arrayán presentaron un valor promedio de crecimiento en biomasa mayor bajo el tratamiento de plena exposición; aunque en los tres casos las diferencias no fueron significativas ($p < 0,05$, Anexo 1) con respecto al promedio en el siguiente nivel de iluminación; no obstante, en aliso y surrumbo la biomasa promedio por planta decreció consistentemente a medida que disminuyó el nivel de iluminación; en arrayán el patrón fue



similar pero no tan contundente. Chaquiro presentó valores muy similares en los dos tratamientos más iluminados. Las demás especies presentaron los promedios más altos a niveles intermedios de IR ((33 y 52%).

TABLA 2. Biomasa promedio por planta al terminar el ensayo (5,5 meses) para cada especie y en las diversas iluminaciones relativas estudiadas

Especie	IR (%)	Biomasa (g)	Proporción ¹	Especie	IR (%)	Biomasa (g)	Proporción ¹
Aliso	3	0,68 b	1,0	quimulá	3	1,26 b	1,0
	10	0,90 b	1,3		10	4,09 a	3,3
	33	9,30 a	13,6		33	4,27 a	3,4
	52	10,76 a	15,8		52	7,40 a	5,9
	100	13,09 a	19,2		100	5,09 a	4,1
Promedio		6,95		Promedio		4,42	
Surrumbo	3	0,33 b	1,0	olivo de cera	3	2,01 c	1,0
	10	1,45 a	4,5		10	5,15bc	2,6
	33	2,32 a	7,1		33	10,55 a	5,2
	52	2,35 a	7,2		52	13,45 a	6,7
	100	2,72 a	8,4		100	5,83 ab	2,9
Promedio		1,83		Promedio		7,40	
Arrayán	3	0,92 c	1,0	cedro	3	0,35 b	1,0
	10	3,53 ab	3,9		10	0,71 ab	2,1
	33	1,81 bc	2,0		33	0,65 ab	1,9
	52	4,18 a	4,6		52	1,69 a	4,9
	100	6,32 a	6,9		100	0,53 b	1,5
Promedio		3,35		Promedio		0,79	
chaquiro	3	0,30 b	1,0	daphnopsis	3	0,36 b	1,0
	10	1,12 a	3,7		10	1,00 ab	2,8
	33	0,97 a	3,2		33	0,76 ab	2,1
	52	1,63 a	5,4		52	1,88 a	5,2
	100	1,55 a	5,2		100	0,94 ab	2,6
Promedio		1,11		Promedio		0,99	
espadero	3	0,90 b	1,0	roble	3	5,35 a	1,0
	10	1,06 b	1,2		10	7,90 a	1,5
	33	5,67 a	6,3		33	8,36 a	1,6
	52	4,58 a	5,1		52	4,71 a	0,9
	100	4,57 a	5,1		100	6,32 a	1,2
Promedio		3,36		Promedio		6,53	
amarabollo	3	0,18 b	1,0				
	10	2,40 a	13,7				
	33	2,59 a	14,8				
	52	3,00 a	17,2				
	100	1,85 a	10,6				
Promedio		2,00					

¹Proporción de biomasa respecto al tratamiento de menor iluminación (3% de IR) en cada especie. Para cada especie, las medias seguidas por la misma letra no son significativamente diferentes al nivel del 5% con la prueba de rangos múltiples de Duncan.

El roble no presentó diferencias estadísticas significativas ($p < 0,05$) en la acumulación de biomasa entre ninguna de las IR estudiadas (Anexo 1); en todas las demás especies la biomasa del tratamiento de menor iluminación relativa (3% de IR) fue significativamente inferior a la de por lo menos uno de los ambientes lumínicos más iluminados.. El surrumbo, quimulá, chaquiro y amarrabollo presentaron baja acumulación de fitomasa en la IR más baja (3%), con diferencias estadísticas significativas. Por su parte, en aliso y espadero a IR de 100%, 52% y 33%, y en arrayán a 100% y 52%, se presentó una alta acumulación de biomasa, con diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$)

Es importante destacar que roble a baja iluminación fue la especie de más alta biomasa, esto es, presentó una biomasa significativamente superior ($p < 0,05$) a la de las demás especies en los dos tratamientos de menor iluminación (3 y 10 % de IR). Olivo a iluminación intermedia (33 y 52% de IR) presentó la mayor acumulación de biomasa, lo mismo que aliso y arrayán a plena exposición solar, con diferencias estadísticas respecto a algunas de las especies estudiadas.

Llama la atención el comportamiento del olivo de cera, la especie que más creció en términos absolutos seguida por aliso, pero en la cual se presentó una diferencia muy marcada de biomasa entre los dos tratamientos más iluminados (13,4 g por planta a 52% de IR y 5,8 g a plena exposición). Las especies con menor crecimiento en biomasa fueron cedro, daphnopsis y chaquiro, principalmente en las intensidades lumínicas bajas e intermedias (3%, 10% y 33%), con diferencias significativas frente a las otras especies.

Una mirada al crecimiento en biomasa en términos relativos dentro de cada especie, esto es, al calcular la proporción de biomasa en cada tratamiento lumínico con respecto al tratamiento de menor IR (3%), las mayores diferencias, en orden descendente se presentaron en aliso, amarrabollo, surrumbo, arrayán y olivo. Así, con respecto al tratamiento de menor iluminación, el aliso de plena exposición creció 19,2 veces durante el experimento, el amarrabollo del 52% de IR creció 17,2 veces, surrumbo del 100% creció 8,4 veces, arrayán de plena exposición creció 6,9 veces y olivo del 52% creció 6,7 veces.

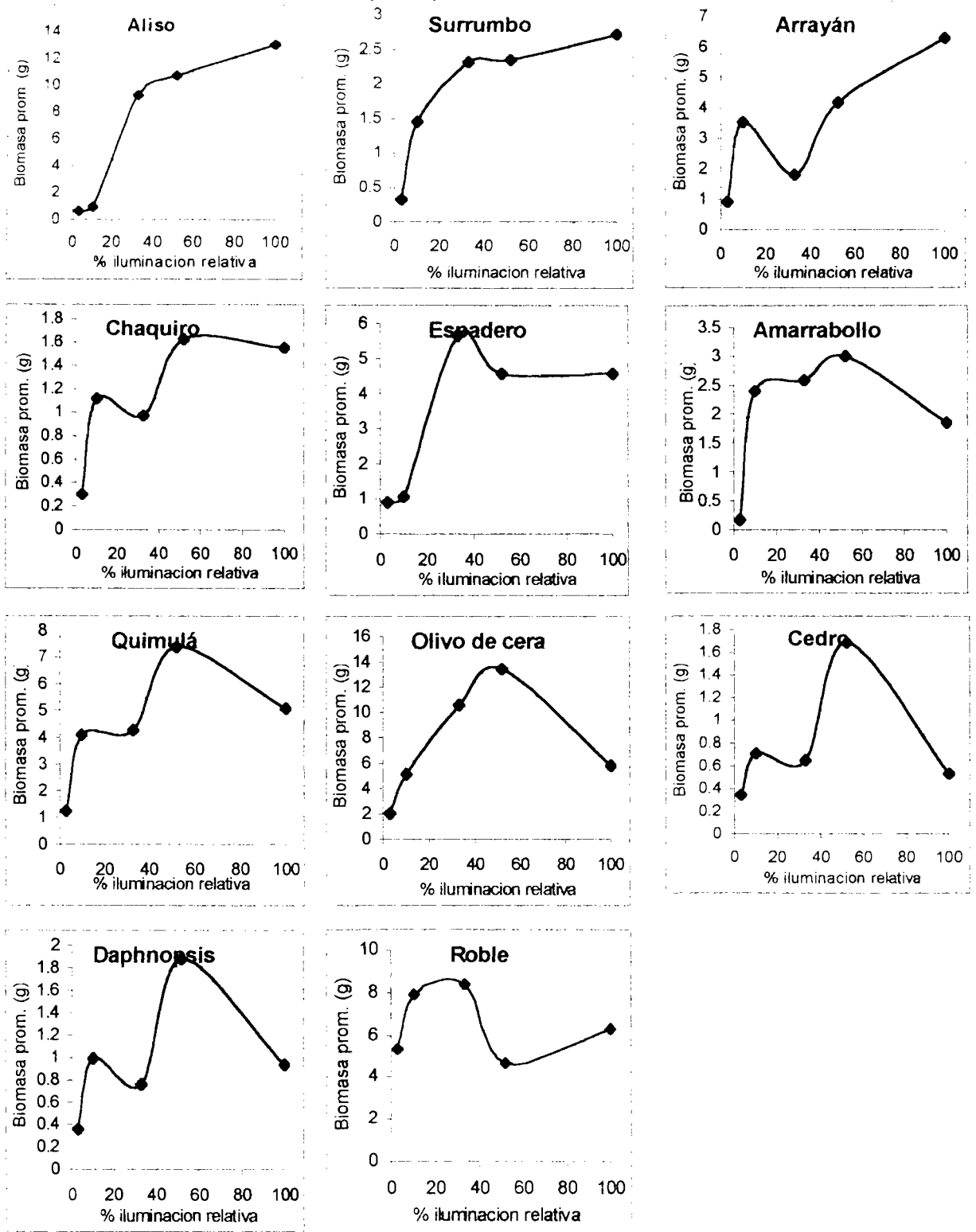


FIGURA 3. Biomasa promedio por planta en cada tratamiento de IR al terminar el Ensayo. (los tratamientos de IR fueron 3%, 10%, 33%, 52% y 100%)

Roble fue la especie que mostró la menor variación de biomasa entre los distintos ambientes lumínicos (Tabla 2); así la mayor biomasa por planta (8,36 g) se presentó en el tratamiento de 33% de IR, valor este equivalente a 1,6 veces el del tratamiento del 3% de IR. Es notorio que roble fue la única especie en la cual el menor crecimiento en biomasa se presentó bajo unas condiciones lumínicas distintas a las del 3% de IR. Las otras especies que presentaron baja diferenciación en el crecimiento en biomasa entre los distintos tratamientos de IR fueron cedro (el valor más alto de biomasa, a 52% de IR, equivale a 4,9 veces el de 3%), daphnopsis (a 52% de IR, 5,2 veces), chaquiro (a 52% de IR, 5,4 veces), quimulá (a 52% de IR, 5,9 veces) y espadero (a 33% de IR, 6,3 veces).

3.2.2. Discusión

En 9 de las 11 especies evaluadas, los mayores valores de crecimiento en biomasa se presentaron bajo condiciones de alta IR (52% o 100%). Sólo en 3 de esas 9 especies (aliso, surrumbo y arrayán) este mayor valor se presentó en el tratamiento de plena exposición. Espadero y roble tuvieron un valor más alto de biomasa a 33% de IR, aunque en el último las diferencias entre los distintos niveles de IR no fueron significativas (Anexo 1). De estos resultados se desprenden varios puntos importantes que vale la pena discutir, al menos con el carácter de hipótesis preliminares:

La ganancia en biomasa, aún en las especies más heliófitas, no aumenta en proporción lineal con la mayor iluminación en el sitio de crecimiento. La forma de los gráficos de biomasa (Figura 3) sugiere claramente efectos cuadráticos prácticamente en todas las especies, y en algunas de ellas, efectos cúbicos y de orden superior. Para cada especie se hizo el ejercicio de ajustar ecuaciones polinómicas de segundo o tercer grado para relacionar la biomasa promedio por planta (variable dependiente) en función de la IR en el ambiente de crecimiento (los cinco tratamientos examinados, variable independiente) y se halló el punto de maximización de la curva resultante (resultados no mostrados). En todos los casos, con excepción del roble, las curvas se maximizaron entre 40% y 85% de IR (el máximo en roble se presentó a una IR

cercana al 25%, pero este dato se considera de muy poco valor en virtud de que esta especie no presentó diferencias significativas de crecimiento entre los tratamientos de luz, Anexo 1).

La implicación más directa de este resultado es que en la mayoría de los casos, pueden obtenerse crecimientos más altos a niveles de iluminación inferiores a los de plena exposición (excepto en aliso, surrumbo y arrayán) y superiores al 40% de IR, aún en especies que se consideran esciófitas. Esto quiere decir que las plantas tolerantes a la sombra no necesariamente optimizan su crecimiento bajo condiciones de penumbra, sino que comparativamente con las heliófitas, toleran mejor tales condiciones, pero también se benefician de aumentos moderados en los niveles de luz. En efecto, de acuerdo a lo informado por Fetcher *et al.* (1996), la fotoinhibición producida por la sobreexposición a DFF de saturación, puede ser la responsable de la reducción en la capacidad fotosintética de muchos árboles tropicales. En consecuencia, el crecimiento óptimo no se presenta a plena exposición, en virtud de que estos suelen saturar su aparato fotosintético a valores de radiación muy inferiores a los de plena exposición (aproximadamente entre 200 y 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para las especies esciófitas y de 500 a 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para las heliófitas (Chazdon *et al.*, 1996).

El valor máximo de radiación bajo cielo despejado y cerca del medio día puede alcanzar valores de 2000 a 2300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y la DFF diaria entre 30 y 60 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ con base en el promedio mensual en verano a latitudes medias (Salisbury & Ross, 1992). Chazdon & Fetcher (1984) presentan un valor diario promedio de radiación en un claro de 0,5 ha, de 33,9 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ durante la estación seca y de 27,3 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ durante la estación lluviosa en la estación biológica La Selva, Costa Rica (4000 mm de precipitación anual); Fetcher *et al.* (1996) muestran valores de 22,9 y 27,8 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ en áreas aclareadas de la misma estación; Thompson *et al.* (1992) menciona un promedio de 23 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ al día en el norte de Queensland, Australia, durante un período en el cual cerca de 2/3 de los días presentan cielo cubierto; Moreno (1996) encontró un promedio de 27,04 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ al día durante un período de 4 meses en la zona de guandales del delta del río Patía, en Bocas de Satinga, Nariño. Con base en estos valores y debido a que en la mayor parte de las zonas altoandinas colombianas imperan condiciones de nubosidad moderadamente alta, principalmente durante los dos períodos lluviosos del año, una estimación de la radiación total diaria incidente a plena exposición puede ser del orden de 25 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$. Según los resultados aquí obtenidos, los estados juveniles de la mayoría de las

especies estudiadas optimizarían su crecimiento bajo niveles de IR entre 40 y 85%, lo cual equivaldría a una radiación diaria promedio aproximada entre 10 y 21 mol.m⁻².

En el otro extremo, todas las especies excepto nuevamente roble, presentaron el menor crecimiento en biomasa bajo el tratamiento de 3% de IR, el más sombreado. En roble el menor crecimiento en biomasa se presentó en el tratamiento de 52% de IR, aunque los resultados en esta especie se consideran no concluyentes, según se dijo antes, en virtud de las bajísimas diferencias de biomasa entre los distintos tratamientos de IR. En la mayoría de las especies, el siguiente valor más bajo de biomasa se presentó en el tratamiento de 10% de IR, lo cual tipifica claramente la tendencia de bajo crecimiento en los ambientes sombreados (menores de 10% de IR).

Las tendencias del crecimiento en biomasa en función del ambiente lumínico descritas atrás, recuerdan el comportamiento general de la respuesta del crecimiento de las plantas a los nutrientes suministrados en función de la concentración de esos mismos nutrientes en el tejido (Landsberg & Gower, 1997): En la primera fase el crecimiento se ve limitado por la nutrición no adecuada (baja concentración de nutrientes), tal que la adición de los nutrientes limitantes aumentará el crecimiento; en la segunda fase, la de consumo de lujo, se presenta poca o ninguna respuesta en el crecimiento a concentraciones crecientes de nutrientes; y en la tercera fase, de toxicidad, el crecimiento probablemente disminuye en respuesta a concentraciones crecientes de los nutrientes.

Siendo la luz un factor de crecimiento, los resultados que aquí se han presentado sugieren un comportamiento similar del crecimiento frente a esta variable, es decir (bajo condiciones normales de crecimiento, en ausencia de estrés de humedad), a valores de IR por debajo del 10% se presenta fuerte limitación del crecimiento, entre 10 y 40% de IR la luz sigue siendo un factor limitante, pero de menor magnitud, entre 40 y 90% de IR se presenta suministro adecuado; en las especies más heliófitas el óptimo puede estar más cercano al límite superior de este intervalo (90%) y en las más tolerantes al inferior (40%). Por encima del 90% de IR hay luz en exceso, lo cual puede disminuir el crecimiento de la planta, en la mayoría de los casos (efecto detrimental).

3.3. CRECIMIENTO EN ALTURA

3.3.1. Resultados

La Tabla 3 y la Figura 4 muestran los valores promedio de altura (cm) al inicio, el crecimiento en altura durante las 23 semanas del ensayo, así como la altura final para cada una de las combinaciones especie – ambiente lumínico evaluadas. El Anexo 2 presenta la información correspondiente al análisis estadístico. En promedio, las especies que más crecieron son aliso y olivo (crecimiento promedio en altura de 25,6 y 16,7 cm respectivamente, Anexo 2), seguidas de lejos por surrumbo y espadero (9,7 y 8,7 cm respectivamente); las que menos crecieron son roble, chaquiro y daphnopsis (1,5, 2,3 y 2,9 cm respectivamente). Las demás especies (cedro, amarraboyo, quimulá y arrayán) tuvieron un crecimiento en altura moderadamente bajo.

Si bien al momento de iniciar el ensayo existían grandes diferencias en el tamaño de las plantas entre las distintas especies ($p < 0,01$, Anexo 2), dentro de cada especie el material fue relativamente homogéneo (ANAVA no significativo, Anexo 2). Se destaca que las plantas más pequeñas fueron las de aliso, especie esta que presentó el mayor crecimiento; así mismo, el menor crecimiento se presentó en roble, la especie de mayor tamaño en altura al inicio del ensayo. Estos resultados sugieren que puede existir una interacción negativa entre tamaño de las plantas y crecimiento en altura, pero esta hipótesis no puede comprobarse con los datos disponibles; nótese que las siguientes dos especies de mayor crecimiento en altura (olivo de cera y espadero) fueron las siguientes de mayor tamaño al inicio del ensayo después de roble, lo cual, en principio, no se corresponde con la hipótesis anterior. Alternativamente, existe la posibilidad de que el roble, por algún factor genético, fisiológico o ambiental tenga un crecimiento muy lento en esta fase de su desarrollo, a causa, por ejemplo, del agotamiento de las reservas maternas contenidas en la semilla; sin embargo, esta hipótesis solo podrá ser comprobada mediante un ensayo específico para este fin.

Se presentaron diferencias altamente significativas de crecimiento en altura ($p < 0,01$) tanto entre especies como entre los ambientes lumínicos; la interacción entre ambos factores

también fue altamente significativa. De manera similar a lo que aconteció con la biomasa, el mayor crecimiento en altura se presentó generalmente bajo condiciones moderadas de IR (10%, 33% o 52%).

A plena iluminación (100% de IR) o sombra fuerte (3% de IR) los crecimientos son menores, excepto en arrayán. Quimulá es la única especie que presentó mayor crecimiento en altura bajo el tratamiento más sombreado (en esta especie el menor promedio de crecimiento se presentó a plena exposición). *Daphnopsis* fue la única especie cuyo mayor promedio de crecimiento en altura se presentó a 52% de IR (3,60 cm), pero las diferencias no fueron significativas con respecto a los tratamientos de 33% y 100% de IR. Tres especies (aliso, surrumbo y chaquiro) presentaron mayor crecimiento promedio a 33%, mientras que en seis especies el mayor valor de crecimiento en altura se presentó bajo condiciones de 10% de IR, son ellas olivo, espadero, cedro, amarrabollo, arrayán y roble.

Roble, *daphnopsis* y chaquiro, además de haber tenido el menor crecimiento promedio en altura, no presentaron diferencias significativas de crecimiento ($p > 0,01$) entre los distintos ambientes lumínicos dentro de cada especie. De manera opuesta, las especies de mayor crecimiento promedio presentaron la mayor diferenciación del crecimiento en altura entre los distintos tratamientos de luz; en aliso y olivo por ejemplo se presentaron diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) entre todos los tratamientos, excepto entre 33 y 52% de IR.

Puesto que se presentaron diferencias, aunque pequeñas, en las alturas iniciales, el análisis del crecimiento en altura con base en los valores absolutos puede llevar a conclusiones equivocadas. Por esta razón se calculó la tasa de crecimiento relativo (TCR) en altura ($\text{mm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{semana}^{-1}$), la cual ofrece una base estándar de comparación, máxime teniendo en cuenta que se presentaron grandes diferencias de tamaño entre las plantas de distintas especies (Figura 5, Tabla 3 Anexo 2). Tanto los dos factores evaluados como las interacciones tuvieron efectos altamente significativos en el ANAVA de la TCR.

TABLA 3. Crecimiento promedio en altura por planta, todas las especies y ambientes lumínicos

Especie	% ilu- minac.	Altura inicial (cm)	Altura final (cm)	Crecim. Altura (cm)	TCR (mm/cm semana)	Especie	% ilu- minac.	Altura inicial (cm)	Altura final (cm)	Crecim Altura (cm)	TCR (mm/cm semana)
Aliso	3%	2,9	7,40	4,50	0,421 c	Quimulá	3%	11,6	19,23	7,63	0,223 a
	10%	2,54	18,3	15,76	0,800 b		10%	12,28	17,11	4,83	0,146 ab
	33%	2,88	41,35	38,47	1,157 a		33%	14,29	16,26	1,97	0,064 b
	52%	3,22	38,53	35,31	1,080 a		52%	16,23	17,78	1,55	0,044 b
	100%	3,79	29,35	25,56	0,841 b		100%	12,98	13,96	0,98	0,041 b
Promedio		3,08	28,69	25,61	0,898	Promedio		13,48	16,87	3,39	0,103
Olivo	3%	13,75	23,42	9,67	0,217 c	Arrayán	3%	13,57	17,63	4,07	0,100 ab
	10%	13,39	40,67	27,28	0,488 a		10%	14,16	20,88	6,72	0,176 a
	33%	15,16	32,51	17,36	0,359 b		33%	11,77	16,45	4,68	0,137 ab
	52%	15,8	35,12	19,32	0,364 b		52%	14,44	16,23	1,79	0,074 b
	100%	16,33	24,74	8,41	0,188 c		100%	14,13	17,22	3,09	0,084 b
Promedio		14,99	31,70	16,71	0,321	Promedio		13,27	17,33	4,06	0,114
Espadero	3%	18,94	21,93	2,99	0,140 b	Daphnopsis	3%	11,85	13,40	1,55	0,062 a
	10%	15,36	32,11	16,75	0,321 a		10%	13,62	16,71	3,09	0,086 a
	33%	19,34	28,44	9,10	0,186 b		33%	13	16,46	3,46	0,111 a
	52%	19,45	26,84	7,39	0,141 b		52%	12,06	15,66	3,60	0,124 a
	100%	18,31	23,66	5,35	0,125 b		100%	12,96	15,13	2,17	0,079 a
Promedio		18,22	26,93	8,70	0,179	Promedio		12,72	15,59	2,87	0,095
Surrumbo	3%	6,69	9,41	2,72	0,165 c	Chaquiro	3%	10,54	11,98	1,44	0,057 a
	10%	7,08	18,2	11,12	0,396 b		10%	11,16	13,46	2,30	0,080 a
	33%	5,84	19,48	13,63	0,507 a		33%	10,26	13,49	3,23	0,122 a
	52%	6,95	18,7	11,75	0,447 ab		52%	10,35	12,16	1,81	0,107 a
	100%	6,47	15,84	9,37	0,403 b		100%	11,99	13,57	1,58	0,055 a
Promedio		6,60	16,10	9,71	0,388	Promedio		10,86	13,13	2,27	0,084
Cedro	3%	5,96	10,54	4,58	0,248 b	Roble	3%	22,29	23,36	1,07	0,034 a
	10%	5,03	15,47	10,44	0,497 a		10%	21,04	23,22	2,18	0,045 a
	33%	6,17	11,03	4,86	0,261 b		33%	21,53	22,644	1,11	0,020 a
	52%	5,56	10,77	5,21	0,286 b		52%	25,40	26,83	1,43	0,023 a
	100%	6	5,86	-0,14	-0,016 c		100%	23,13	25,1	1,97	0,038 a
Promedio		5,72	11,16	5,44	0,279	Promedio		22,22	23,76	1,54	0,032
Amarabollo	3%	4	10,82	6,82	0,442 a						
	10%	4,9	13,58	8,68	0,449 a						
	33%	4,46	8,89	4,43	0,320 b						
	52%	4,41	7,88	3,47	0,261 b						
	100%	4,11	5,96	1,85	0,157 c						
Promedio		4,38	9,43	5,05	0,326						

Para cada especie, las medias seguidas por la misma letra no son significativamente diferentes al nivel del 5% con la prueba de rangos múltiples de Duncan.

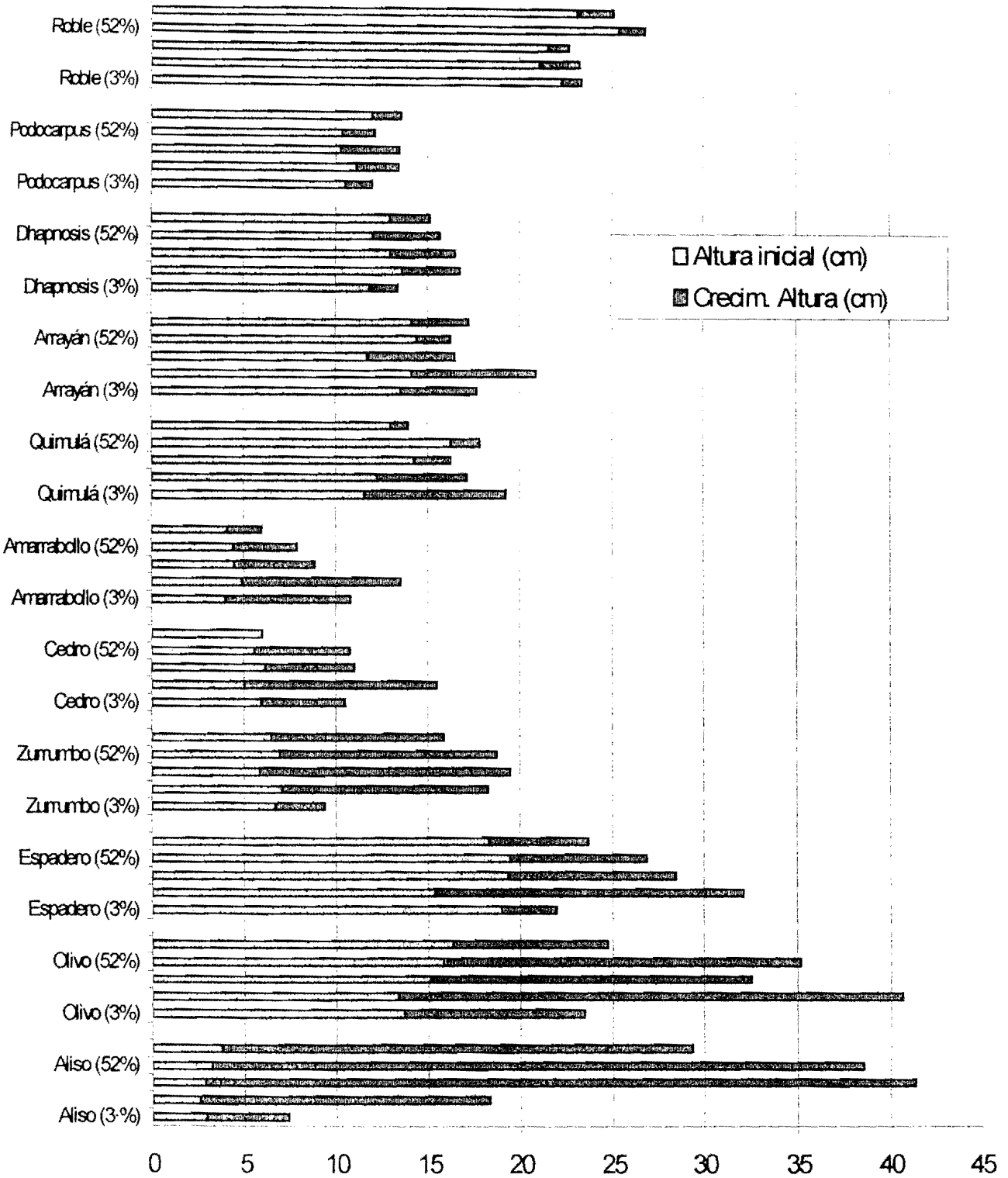


FIGURA 4. Altura inicial y crecimiento en altura de cada una de las especies durante el período del ensayo, bajo las distintos tratamientos de iluminación relativa

Con base en la TCR la especie de más rápido crecimiento en altura es aliso ($0,90 \text{ mm.cm}^{-1} \cdot \text{semana}^{-1}$), seguida de lejos por surrumbo, amarrabollo y olivo de cera ($0,39$, $0,33$ y $0,32 \text{ mm.cm}^{-1} \cdot \text{semana}^{-1}$ respectivamente), seguidas a su vez y en orden decreciente por cedro y espadero ($0,28$ y $0,18 \text{ mm.cm}^{-1} \cdot \text{semana}^{-1}$). Las especies de menor TCR en altura fueron arrayán ($0,11$), quimulá ($0,10$), daphnopsis ($0,09$), chaquiro ($0,08$) y roble ($0,03$), este último el de crecimiento más lento entre las 11 especies evaluadas (Figura 5).

Entre las especies que evidenciaron un comportamiento típicamente esciófito, quimulá mostró de modo evidente un crecimiento en altura progresivamente menor en ambientes más iluminados, de manera similar al amarrabollo, aunque en este último la tendencia no es tan clara. En el grupo de las especies consideradas heliófitas (aliso, surrumbo y olivo de cera), la mayor TCR no se presentó a plena exposición como se esperaba, sino a niveles intermedios de IR (33% de IR para aliso y surrumbo y 10% de IR para olivo de cera), aunque los valores de TCR a plena exposición también fueron relativamente altos para las dos primeras (Tabla 3 y Figura 5).

Arrayán, espadero y cedro presentaron el mayor promedio de TCR a 10% de IR, el cual decreció de manera consistente en los ambientes más iluminados; no obstante, en arrayán no se presentaron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre los distintos tratamientos de luz; nótese también que para las tres especies la TCR en altura disminuyó en el tratamiento del 3% de IR. Tampoco se presentaron diferencias significativas en la TCR entre los distintos niveles de iluminación en roble, daphnopsis y chaquiro, las cuales están entre las especies de crecimiento más lento. En daphnopsis y chaquiro, aunque se presentaron valores de TCR muy bajos, estos fueron mayores en sitios de mayor IR, entre 33% y 52%. Por último, roble presentó un comportamiento aparentemente errático, esto es, resulta difícil identificar un patrón claro, lo cual puede sugerir que algún otro factor no identificado y por tanto no controlado en el experimento, puede estar afectando su comportamiento (Figura 5). Alternativamente puede pensarse que las bajas tasas de crecimiento en esta especie aumentan el efecto del error experimental.

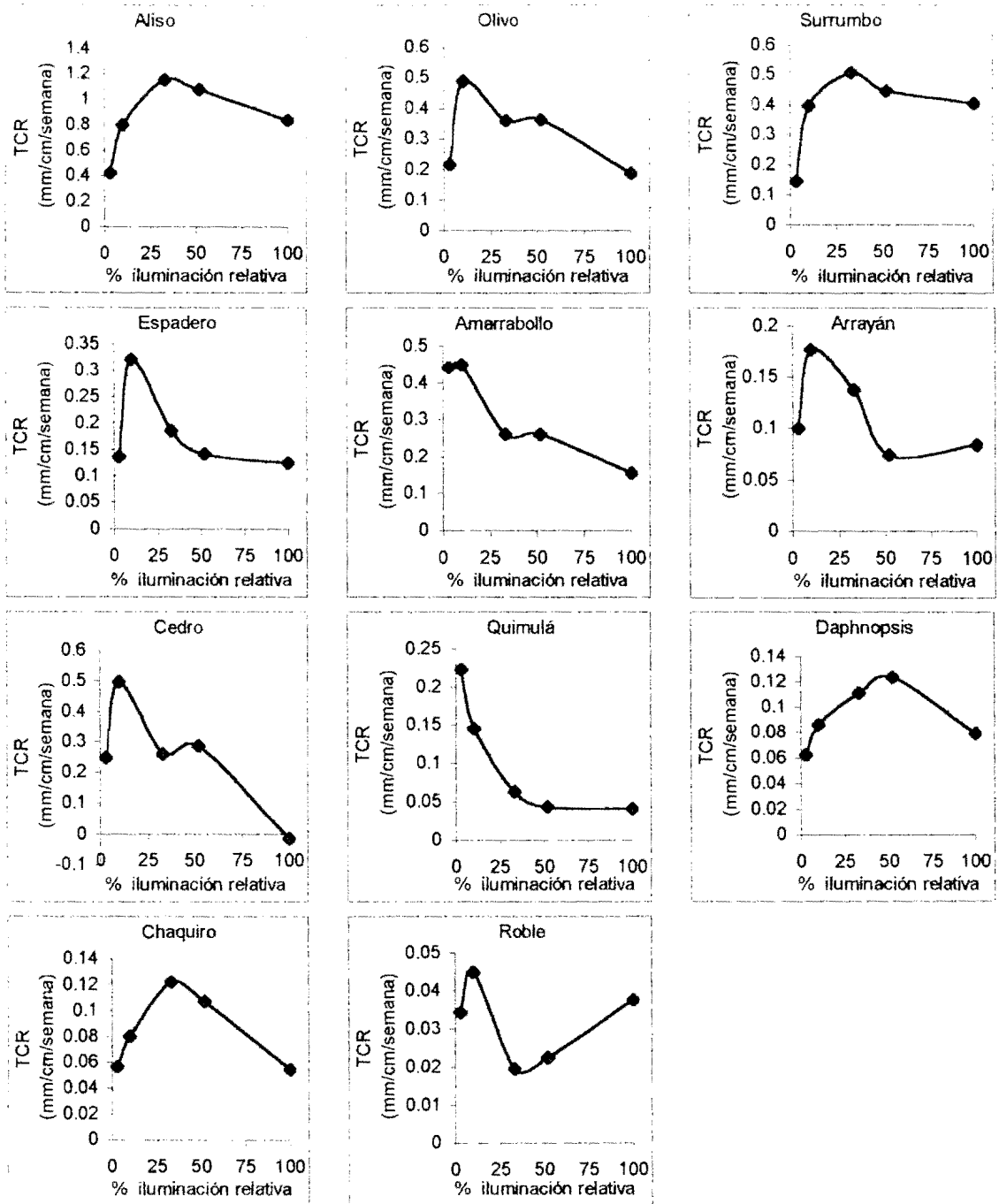


FIGURA 5. Tasa de crecimiento relativo en altura, todas las especies y ambientes lumínicos

3.3.2. Discusión

En seis de las once especies examinadas, la mayor tasa de crecimiento relativo (TCR) en altura se presentó en el tratamiento de 10% de IR (Figura 5); en otras tres especies (aliso, surrumbo y chaquiro) la mayor TCR tuvo lugar a 33%, pero en chaquiro los valores de TCR fueron muy bajos y no se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos. En una especie el mayor promedio se registró a 52% de IR (daphnopsis), pero las diferencias entre los distintos tratamientos no fueron significativas, pues las TCR fueron muy bajas; y en una más (quimulá) en el tratamiento de 3%. Ninguna especie presentó máxima TCR en altura a plena exposición, ni siquiera aquellas que mostraron mayor crecimiento en biomasa (Figura 3) en esta iluminación (aliso, surrumbo y arrayán). En el otro extremo los menores valores para esta variable (Figura 5) en cada especie tuvieron la siguiente distribución: Siete especies a 100% de IR, una a 52% (arrayán), una a 33% (roble, pero en esta especie las diferencias fueron muy bajas, no significativas), y tres especies más a 3% de IR (surrumbo, daphnopsis y aliso). Estos resultados revelan también algunas tendencias interesantes que se discuten en los párrafos que siguen.

En primer lugar, resulta muy significativo que ninguna especie haya logrado su máximo crecimiento en altura en ambientes de alta iluminación (plena exposición o 52% de IR), y que por el contrario en la mayoría de ellas los mejores crecimientos en altura se hayan presentado bajo condiciones moderadamente sombreadas (10% de IR). Estos resultados son bastante diferentes de los encontrados para el crecimiento en biomasa, para la cual los mayores valores se presentaron en los ambientes más iluminados. Parece entonces que el mayor crecimiento en biomasa no necesariamente va al mismo ritmo que el crecimiento en altura, toda vez que las plantas presentan patrones diferenciados de asignación de los productos de la fotosíntesis según el ambiente lumínico en el cual crezcan. Así, se ha encontrado que en las plántulas que crecen en condiciones de alta iluminación, la proporción de biomasa asignada a las raíces es mayor y la asignada a la parte aérea menor, que cuando la plántula crece en la sombra (Lambers & Poorter, 1992; Dias – Filho, 1995; Moreno, 1996).

Moreno (1996) encontró tendencias similares de crecimiento en altura en plantas cultivadas bajo diferentes condiciones de iluminación: Las plantas de sajo (*Camposperma panamensis*) presentaron mayor crecimiento en altura bajo 10% de IR y las de cuángare (*Otoba gracilipes*) a 32% de IR. Este comportamiento puede ser una respuesta adaptativa que les permite obtener ventajas en ambientes de baja iluminación; al privilegiar el crecimiento en altura bajo tales condiciones, la planta mejora su posición relativa en el perfil vertical del bosque, lo cual aumenta sus posibilidades de sobrevivir y alcanzar el dosel, o por lo menos de ascender a sitios con mejor iluminación (Dias –Filho, 1995).

Nótese que quimulá fue la única especie cuyo mayor valor de TCR en altura se presentó bajo 3% de IR; probablemente bajo este ambiente lumínico las condiciones son tan limitantes para las otras especies (en este tratamiento se presentaron los menores valores de biomasa), que la baja producción de materia seca, hace físicamente imposible elongar significativamente el tallo. Infortunadamente no se dispone de datos de biomasa del tallo, pero si se tuvieran, la relación de longitud/biomasa del tallo, seguramente arrojaría un valor muy superior en esta condición lumínica que en cualquiera de los demás tratamientos, lo cual evidenciaría que el fenómeno de etiolación es más marcado a medida que las condiciones lumínicas se hacen más restrictivas. Los datos de Moreno (1996) concuerdan con la descripción anterior en la relación longitud/biomasa del tallo en plantas de *Camposperma panamensis* y *Otoba gracilipes*.

También llama la atención el comportamiento de aliso y surrumbo, dos especies consideradas pioneras, de rápido crecimiento (ver Anexo 1), que alcanzan su máximo crecimiento en biomasa a plena exposición (Tabla 2), las cuales además presentaron un comportamiento consistentemente distinto de las demás especies en la TCR en altura: los mayores valores se presentaron a 33% y los más bajos a 3% de IR. Será entonces que los patrones de crecimiento en altura en función del ambiente lumínico son diferentes en las especies pioneras o muy heliófitas? Probablemente el patrón no es diferente, pues en todos los casos las condiciones de muy baja iluminación son restrictivas para el crecimiento; lo sucedido con estas dos especies, así como con las demás del estudio se interpreta como una consecuencia lógica de la capacidad de adaptación a la sombra según el grado de heliofilicidad: las más heliófitas tienen menor capacidad de adaptarse a los ambientes tan poco iluminados como aquellos a los

que sólo llega el 3% de IR, y de ahí su baja TCR en altura bajo este tratamiento; en las demás especies el tratamiento de menor IR que se evaluó (3%) no alcanzó a restringir severamente la TCR en altura, de tal suerte que el menor valor para esta variable se presentó bajo otra condición lumínica (100%, 52% o 33%)

La hipótesis anterior estaría en consonancia con el fracaso generalizado de las especies pioneras en ambientes de baja iluminación, esto es, con su incapacidad de adaptarse a condiciones pobres en luz. En efecto, Augspurger (1984) encontró que las plántulas de *Cavanillesia platanifolia*, *Ochroma pyramidale* y *Cochlospermum vitifolium*, las tres consideradas muy heliófitas, evidenciaron su excesiva intolerancia a la sombra, aún por cortos períodos, por sus altísimas tasas de mortalidad en tal ambiente. Tanto en estas especies como en otras nueve de hábitos ecológicos más variados, el crecimiento en altura fue siempre menor a la sombra que en los ambiente más iluminados. Aunque los datos de mortalidad presentados atrás no tienen un significado estadístico estricto, nótese que la mayor mortalidad del ensayo se presentó en el tratamiento de 3% de IR: En aliso murió el 40% , en daphnopsis el 20%, y en espadero y surrumbo el 10%. A alta iluminación fueron otras las especies que presentaron mortalidad: En roble el 30% de mortalidad bajo el tratamiento de 52% de IR; a 100% de IR las de mayor mortalidad fueron daphnopsis con el 20% y cedro con el 30%.

3.4 SOBREVIVENCIA

La Tabla 4 muestra los resultados de sobrevivencia después de cinco meses de establecido el ensayo. En la mayoría de los casos la sobrevivencia fue del 100%, excepto en aliso al 3% de IR, cedro y daphnopsis a plena exposición (60, 70% y 80% respectivamente), roble a 52% de IR (sobrevivencia del 70%), y algunos otros casos más. No se hizo análisis estadístico de sobrevivencia por cuanto para cada tratamiento sólo se dispuso de 10 plantas por especie; este es un número muy limitado de plantas para realizar tal análisis.

TABLA 4. Resultados de sobrevivencia por especie y ambiente lumínico

Especies	Iluminación relativa				
	3%	10%	33%	52%	100%
	Sobrevivencia (%)				
Aliso	60	100	100	100	100
Olivo de Cera	100	100	100	100	100
Surrumbo	90	100	90	100	100
Espadero	90	80	90	100	100
Amarrabollo	100	100	100	100	100
Arrayán	100	100	100	100	100
Cedro	100	100	100	100	70
Quimulá	100	100	100	100	100
Dapnosis	80	100	100	100	80
Chaquiuro	100	100	100	100	100
Roble	100	100	100	70	100

De estos resultados vale la pena destacar la alta sobrevivencia en todo el ensayo. Los valores más altos de mortalidad se presentaron en aliso a 3% de IR (40%), cedro a plena exposición (30%), y roble a 52% de IR (30%). Cinco especies tuvieron una mortalidad de cero (olivo, amarrabollo, arrayán, quimulá y chaquiuro).

4. INTEGRACION DE RESULTADOS POR ESPECIE

Aliso: Presentó las mayores tasas de fotosíntesis de saturación a plena exposición ($14,9 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) y las menores a 3% de IR ($2,8 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); la primera equivale a 5,4 veces la segunda, valor este que denota la alta plasticidad fotosintética de la especie (la mayor entre todas las especies incluidas en el estudio de fotosíntesis); esta especie también mostró tener la mayor capacidad fotosintética de las 8 estudiadas. Su crecimiento en biomasa fue máximo a plena exposición y bajo esta condición alcanzó una biomasa equivalente a 19,2 veces la del tratamiento de 3% de IR (esta relación también fue la mayor registrada en el ensayo), lo cual a su vez también habla de la alta plasticidad de la especie. También exhibió una TCR en altura superior, matemática o estadísticamente, a las demás especies; a 33% de IR alcanzó el valor máximo ($1,16 \text{ mm.cm}^{-1}.\text{semana}^{-1}$) y a 3% el mínimo ($0,42 \text{ mm.cm}^{-1}.\text{semana}^{-1}$). Estas características: su alta capacidad y plasticidad fotosintética, su rápido crecimiento tanto en biomasa como en altura, y su excelente comportamiento bajo condiciones predominantemente iluminadas, son típicas de las especies heliófitas o de las fases iniciales de la sucesión secundaria. Según estos resultados, en las etapas juveniles deberá manejarse bajo una condición cercana a la plena exposición.

Espadero: Después de aliso y olivo, ocupó el tercer lugar en capacidad fotosintética entre las ocho especies incluidas en el estudio de fotosíntesis (El mayor valor de A_{max} fue $10,9 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ y se presentó en el tratamiento de 52% de IR) y el segundo lugar en plasticidad fotosintética (la menor A_{max} fue $2,4 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ bajo 3% de IR y la relación entre estos dos valores de A_{max} fue 4,5). Sin embargo, el crecimiento en biomasa mostró una plasticidad más moderada, pues el mayor valor se presentó a 33% de IR y fue equivalente a sólo 6,3 veces el del tratamiento más sombreado. La máxima TCR en altura también fue moderada ($0,32 \text{ mm.cm}^{-1}.\text{semana}^{-1}$ en el tratamiento de 10% de IR), mientras que la mínima se presentó a plena exposición ($0,13 \text{ mm.cm}^{-1}.\text{semana}^{-1}$). Si bien esta especie presenta una capacidad

fotosintética moderadamente alta, su crecimiento en biomasa y altura parece todavía más modesto aún, bajo condiciones lumínicas óptimas. Con base en los datos que se han presentado, las plantas jóvenes de espadero crecen mejor bajo condiciones moderadas de iluminación (probablemente a IR entre 20 y 50%). Según estos resultados, espadero no es típicamente una especie pionera, conclusión esta a la que podría llegarse con base en la observación de la vigorosa regeneración de esta especie en los rastrojos jóvenes y en las áreas recientemente abandonadas por la agricultura y ganadería en los pisos Premontano y Montano Bajo de las cordilleras andinas. Kageyama *et al.* (1992) usan el término **secundaria/pionera antrópica** para referirse a las especies que presentan este comportamiento: especies secundarias en el bosque natural que se comportan como pioneras en las áreas degradadas de influencia antrópica, en virtud de que la degradación existente impide el establecimiento de las especies típicamente pioneras.

Amarrabollo: Su capacidad fotosintética máxima es cercana a la mitad de la de aliso ($7,9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a 52% de IR) y ocupa el quinto lugar entre las especies estudiadas con base en esta variable. Ocupó el tercer lugar en términos de plasticidad fotosintética, después de aliso y espadero, pues el menor valor de A_{max} fue $1,9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y se presentó a 3% de IR; la A_{max} a 52% de IR equivale a 4,2 veces la que se presenta a 3%. También a 52% presentó el mayor crecimiento en biomasa, equivalente a 17,2 veces el que se presentó bajo el tratamiento más sombreado; este es el segundo valor más alto después del de aliso. Se observó la máxima TCR en altura a 10% de IR ($0,45 \text{ mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$, menos de la mitad del máximo de aliso) y como en el caso de A_{max} , también ocupa el quinto lugar con base en esta variable, mientras que la menor TCR en altura se presentó a plena exposición ($0,16 \text{ mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$). El comportamiento fotosintético y el crecimiento en biomasa permiten pensar que esta es una especie relativamente heliófita, con alta capacidad de adaptación a ambientes contrastantes y que obtiene ventajas comparativas bajo iluminación moderadamente alta, pero el comportamiento opuesto del crecimiento en altura, conduce a considerar que si bien esta especie se beneficia de condiciones de relativa penumbra, no es una especie típica de sombra, razón por la cual puede tratarse de una especie facultativa de sol o en el lenguaje de Budowski (1965) de una especie secundaria tardía; esto es, que tolera bien la sombra, pero que se beneficia también de las condiciones de mayor iluminación.

Olivo de Cera: Ocupó el segundo lugar en capacidad fotosintética (el mayor valor de A_{\max} fue $12,5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en el tratamiento de 52% de IR); bajo condiciones de sombra fuerte superó en A_{\max} a todas las especies estudiadas ($5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a 3% de IR). Tal vez debido a la capacidad de esta especie para conservar una alta capacidad fotosintética, aún bajo sombra fuerte, el índice que se ha venido utilizando de plasticidad fotosintética es relativamente bajo (2,5). No obstante, nótese que las trayectorias de las curvas de fotosíntesis en los tratamientos de mayor iluminación para esta especie son muy similares (Figura 1) y se diferencian marcadamente del tratamiento de 3% de IR, lo cual muestra el carácter heliòfito de esta especie. En promedio, esta fue la especie con la mayor biomasa final, aunque sus plántulas no eran las más grandes al inicio del ensayo (Anexo 1). El máximo crecimiento promedio en biomasa se presentó a 52% de IR (equivalente a 6,7 veces la biomasa en el tratamiento del 3% de IR). La mayor TCR en altura ($0,49 \text{ mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$) se presentó a 10% de IR, mientras que la menor ($0,19 \text{ mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$), a plena exposición. El comportamiento descrito hace pensar que si bien esta es una especie heliòfita, con alta capacidad fotosintética y de crecimiento, su óptimo ecológico probablemente se encuentre bajo condiciones intermedias de iluminación. Las tendencias de la producción de biomasa y el crecimiento en altura de esta especie (Figuras 3 y 5) se asemejan a las de espadero; su principal diferencia radica en que olivo muestra mayor potencial de crecimiento y quizás es un poco más heliòfita (condiciones óptimas de iluminación posiblemente entre 40 y 60% de IR).

Surrumbo: Presentó una mayor capacidad fotosintética en el tratamiento de 52% de IR ($9,6 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), la menor A_{\max} fue de $3,3 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ bajo 3% de IR, lo que denota una plasticidad fotosintética moderada (2,9 el valor de la relación entre estos valores de A_{\max}). Tuvo un máximo crecimiento en biomasa bajo el tratamiento de plena exposición, con una biomasa promedio por planta equivalente a 8,4 veces la que se presentó en el ambiente menos iluminado. Su mayor TCR ($0,51 \text{ mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$) se presentó a 33% de IR, y la menor ($0,17 \text{ mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$) en el tratamiento de 3%. Estos resultados sugieren el carácter claramente heliòfito de esta especie, con una plasticidad moderadamente alta frente a los distintos ambientes lumínicos. Las tendencias son similares a las de aliso, pero en surrumbo las tasas de crecimiento son mucho más bajas.

Quimulá: Tanto su capacidad como su plasticidad fotosintética son moderadas (los valores extremos de A_{max} fueron $6,3 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a 33% y $2,2 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a 52% de IR, para una relación de 2,9 entre estos dos valores). Las tendencias de la Figura 1 para esta especie sugieren que su capacidad fotosintética es muy sensible a condiciones extremas de iluminación: A_{max} disminuye sustancialmente en los tratamientos de poca luz (3 y 10% de IR) y en los de alta luz (52 y 100% de IR). Alcanzó el mayor promedio de biomasa bajo 52% de IR (equivalente a 5,9 veces la biomasa del tratamiento de 3% de IR) y la mayor TCR en altura ($0,22 \text{ mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$) en el tratamiento más sombreado. Quimulá fue la única especie en la cual la TCR en altura disminuyó consistentemente desde este tratamiento hasta el de plena exposición ($0,041 \text{ mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$), de modo tal que evidenció una plasticidad del crecimiento en altura sustancialmente superior a la de las demás especies. Este conjunto de resultados permiten concluir que esta es una especie moderadamente tolerante a la sombra y predecir que probablemente las condiciones óptimas para el desarrollo de los individuos jóvenes de esta especie se encuentran en ambientes lumínicos moderadamente bajos, entre 10 y 40% de IR.

Arrayán: Es la especie con la menor capacidad y de las de menor plasticidad fotosintética entre las ocho estudiadas (el valor más alto de A_{max} fue $5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en el tratamiento de 10% de IR y el más bajo fue $2,6 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en el tratamiento de 100%). No obstante el crecimiento en biomasa no fue tan bajo como cabría esperarse de estas tasas fotosintéticas; las plantas alcanzaron el mayor promedio a plena exposición (equivalente a 6,9 veces el valor a 3% de IR). El crecimiento en altura fue, en general, bajo para esta especie; el mayor valor de TCR en altura se presentó a 10% de IR ($0,18 \text{ mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$) y el menor a 52% ($0,07 \text{ mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$). Estos resultados son inesperados y resultan un poco difíciles de explicar, pues según el comportamiento fotosintético, se trata de una especie esciófita, pero el crecimiento en biomasa se corresponde con el de una heliófita. Tanto las tasas de fotosíntesis como las de crecimiento en altura son bajas y en ambas el mejor comportamiento se presentó bajo 10% de IR. Aunque deberá estudiarse en mayor detalle, en principio se puede afirmar que la respuesta de arrayán frente a los distintos ambientes lumínicos no es la de las especies típicamente pioneras: posiblemente se trata de una secundaria, facultativa de sol y de sombra.

Roble: Presentó baja capacidad fotosintética y la más baja plasticidad (el mayor valor de A_{\max} fue $5,4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a plena exposición y el menor fue $3,3 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a 10% de IR). También fue roble la especie con el crecimiento en biomasa más bajo entre todas las especies estudiadas (el mayor promedio de biomasa se presentó a 33% de IR y fue sólo 1,6 veces el que se presentó a 3%, pero las diferencias fueron no significativas estadísticamente). También presentó la menor TCR en altura entre las 11 especies evaluadas, con diferencias no significativas entre los distintos tratamientos de luz (los valores extremos fueron $0,045 \text{mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$ a 10% de IR y $0,020 \text{mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$ a 33% de IR). Estos resultados sólo permiten afirmar que es una especie de muy lento crecimiento, con muy baja plasticidad fenotípica y tolerante a la sombra.

Cedro: Esta especie no se incluyó en el estudio de fotosíntesis. Los resultados del crecimiento en biomasa muestran valores en general muy bajos; el mayor valor se presentó a 52% de IR y resultó equivalente a 4,9 veces la biomasa promedio a 3%. La mayor TCR en altura se presentó a 10% de IR ($0,50 \text{mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$), el tercer valor más alto después del de aliso y surrumbo. Vale la pena mencionar que a plena exposición esta fue la única especie que mostró un decrecimiento neto de altura, aunque muy bajo. Obsérvese que la biomasa a plena exposición también disminuyó sustancialmente con respecto a la del tratamiento del 52% de IR. Estos resultados sugieren el carácter restringidamente heliófito de cedro, el cual parece crecer mejor bajo condiciones intermedias de iluminación, aproximadamente entre el 40 y 60% de IR.

Daphnopsis y chaquiro: Estas dos especies cuyo comportamiento fue muy similar tampoco se incluyeron en el estudio de fotosíntesis. Ambas presentaron bajos valores de crecimiento en biomasa, el cual se incrementó al máximo a 52% de IR (5,2 y 5,4 veces respectivamente el valor obtenido en el tratamiento más sombreado). También tuvieron las TCR en altura más bajas después de roble, con diferencias no significativas entre los distintos ambientes lumínicos (el mayor valor fue $0,12 \text{mm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$ para ambas especies). Según estos resultados ambas especies crecen muy lentamente, son tolerantes a la sombra, por lo cual podrían crecer bien en condiciones moderadamente bajas de iluminación (30 a 50% de IR).

5. CONCLUSIONES

1. Las especies con capacidad fotosintética (A_{max}) alta, como aliso, olivo, espadero y surrumbo, presentaron mayor diferenciación en el comportamiento fotosintético (plasticidad) entre las plantas de ambientes soleados y sombreados, en comparación con las especies cuya capacidad fotosintética es más limitada como arrayán, roble y quimulá.
2. Bajo condiciones de muy baja iluminación (3% de IR en la presente investigación), la capacidad fotosintética tiende a reducirse, principalmente y de modo sustancial, en las especies más heliófotas, como aliso, olivo, espadero y surrumbo. No obstante, el comportamiento fotosintético fue relativamente similar entre las plantas de un amplio rango de ambientes más iluminados (10%, 33%, 52% y 100% de IR).
3. En 9 de las 11 especies evaluadas, los mayores valores de crecimiento en biomasa se presentaron en los ambientes más iluminados (52% y 100% de IR) y en 2 especies más, los mayores valores se presentaron bajo condiciones moderadamente iluminadas (33% de IR). Excepto el roble (especie que mostró diferencias de biomasa entre tratamientos lumínicos no significativas), en todas las especies el menor crecimiento en biomasa se presentó bajo el tratamiento de menor iluminación (3% de IR). Se sigue entonces que aún las especies muy esciófitas, como quimulá, se benefician de los incrementos moderados o altos en los niveles de iluminación ambiental.
4. A diferencia de la biomasa, en la mayoría de las especies los menores valores de TCR en altura se presentaron bajo IR alta y moderadamente alta (52% y 100% de IR), excepto en especies muy heliófitas como surrumbo y aliso, las cuales presentaron la menor TCR en altura bajo condiciones de muy baja iluminación (3% de IR). De otro lado, los mayores valores para esta variable se presentaron generalmetne en ambientes con iluminación

moderada o baja (10% o 33% de IR); sólo una especie (quimulá) incrementó al máximo su TCR en altura a 3% de IR.

5. Por las tendencias del comportamiento fotosintético, así como por su crecimiento en biomasa y altura, aliso y surrumbo son las especies más heliófitas de las once estudiadas, pero aliso presenta mayor capacidad fotosintética y tasas de crecimiento más altas. En el otro extremo, roble y quimulá presentaron características de especies tolerantes a la sombra; roble mostró baja capacidad fotosintética y la más baja plasticidad de todas las especies estudiadas, pues presentó las tasas de crecimiento más bajas, tanto en biomasa como en altura, con diferencias no significativas entre los distintos ambientes lumínicos y por tanto muy baja capacidad de respuesta frente a cambios en el régimen de iluminación. Quimulá mostró mayor plasticidad que roble, principalmente en el crecimiento en altura, mediante la cual mejora su capacidad de adaptación a los ambientes de menor iluminación. Las demás especies se consideran intermedias entre estos dos grupos, aunque difieren en el grado de heliofitismo; así en el subgrupo de las más heliófitas están olivo de cera, espadero, amarrabollo y arrayán. En el subgrupo de las menos heliófitas están cedro, daphnopsis y chaquiro.

BIBLIOGRAFIA

- ACKERLY, D. 1996. Canopy structure and dynamics: Integration of growth processes in tropical pioneer trees. *En: Mulkey, S.; Chazdon, R. & Smith, A. (eds.). Tropical forest plant ecophysiology. New York, Chapman & Hall. Pp.619-658.*
- ALLEN CAR, J. & ARAUJO, V. 1980. Comportamento de Espécies Florestais Amazônicas Quanto à Luminosidade. *En: Acta Amazônica. Vol. 10, No. 3. Pp. 435-444.*
- ASHTON, M. S. 1995. Seedling growth of co-occurring *Shorea* species in simulated light environments of a rain forest. *En: Forest Ecology and Management. Vol. 72, No. 1. Pp. 1-12.*
- AUGSPURGER, C. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: A comparative study of growth and survival. *En: Journal of Ecology. No. 72. Pp. 777-795.*
- BAZZAZ, F. & PICKET, S. 1988. Ecofisiología de la Sucesión Tropical: Una Revisión Comparativa. *En: Crónica Forestal y del Medio Ambiente. Nº 6. Pp. 1-27.*
- BAZZAZ, F. A. 1991. Regeneration of tropical forests: Physiological responses of Pioneer and Secondary species. *En: GOMEZ-POMPA, A.; WHITMORE, T. C. and HADLEY, M. (eds.). Rain forest regeneration and management. London: UNESCO. Pp. 91-117 (Man and Biosphere Series 6).*
- BAZZAZ, F. A. 1996. Plants in changing environments. Cambridge, Cambridge University Press. 320 p.
- BOARDMAN, N. K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *En: Annual Review of Plant Physiology. Vol. 28. Pp. 355-377.*
- BUDOWSKI, G. 1965. Distribution of tropical american rain forest in the light of successional process. *En: Turrialba. Vol. 15 No. 1, Pp. 40-42*
- BUNCE, J. A. 1983. Photosynthetic characteristics of leaves developed at different irradiances and temperatures: an extension of current hypothesis. *En: Photosynthesis Research. Vol. 4. Pp. 87-97.*
- CAMACHO, M. & BELLEFLEUR, P. 1996. Aclimatación morfológica a la luz en seis especies arbóreas de los bosques montanos de Costa Rica. *En: Rev. Biol. Trop. Vol.44, No. 1. Pp. 71-79.*

- CHAZDON, R. & FETCHER, N. 1984. Photosynthetic light Environments in a Lowland Tropical Rain Forest in Costa Rica. *En: Journal of Ecology*. Vol. 72 Pp. 553-564.
- CHAZDON, R. & PEARCY, W. 1991. The Importance of Sunflecks for Forest Understory Plants. *En: Bioscience*. Vol 41, No. 11. Pp. 760-765.
- CHAZDON, R.; PEARCY, R.; LEE, D. & FETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical plants to contrasting light environments. *En: Mulkey, S.; Chazdon, R. & Smith, A. (eds.). Tropical forest plant ecophysiology*. New York, Chapman & Hall. Pp.5-55.
- CEULEMANS, R. & SAUGIER, B. 1991. Photosynthesis. *En: Raghavendra, A.S. (ed.). Physiology of trees*. New York: John Wiley and Sons. Pp. 21-50
- CONVENIO CORANTIOQUIA – UNIVERSIDAD NACIONAL. 1997. Modelos de recomposición de ecosistemas – habitat para diferentes especies de aves. Universidad Nacional Sede Medellín. Medellín. 225p.
- DIAS – FILHO, B. 1995. Physiological responses of *Vismia guianensis* to contrasting light environments. *En: Rev. Bras. Fisiol. Veg.* Vol.7, No. 1. Pp. 35-40.
- EMPRESAS PUBLICAS DE MEDELLIN. 1989. Reconocimiento de suelos con fines recreacionales y agropecuarios en la cuenca de la quebrada Piedras Blancas. Medellín, EPM. 67p.
- ENGEL, V. & POGGIANI, F. 1992. Influence of Shading on the Growth of Tropical Trees Seedlings and its Ecological and Silvicultural Implications. *En: IPEF International*. Nº 2. Pp. 10-19.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, F.; ROJAS, G. & STRAIN, B. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *En: Revista de Biología Tropical*. Vol 35, suplemento I. Pp. 97-110.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, S. F. & CHAZDON, R. 1996. Physiological ecology of plants. *En: McDade, L.; Bawa, K.; Hespeneide, H & Harstorn, G. (eds.). La Selva. Ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Los Angeles, Universidad de California. Pp. 128- 141.
- FITTER, A. H.; HAY, R. K. M. 1987. *Environmental Physiology of Plants*. London: Academic Press. 420p.
- FLORES, S. 1992. Growth and seasonality of seedlings and juveniles of primary species of a cloud forest in northern Venezuela. *En: Jour. Trop. Ecol.* Vol.8.
- FOGG, G. E. 1967. *El crecimiento de las plantas*. Buenos Aires: EUDEBA. 327p.

- GOMEZ, H. 1991. Estadística Experimental con aplicaciones a las Ciencias Agrícolas. Medellín: Universidad Nacional de Colombia. 615 p.
- IGAC, 1979. Suelos del Departamento de Antioquia. Tomos I y II. Ministerio de Hacienda y Crédito Público. Bogotá, D. E.
- KAGEYAMA, P. Y. *et al.* 1992. Recomposicao da vegetacao com especies arboreas nativas em reservatorios de usinas hidroeléctricas da CESP. Serie Técnica - IPEF, Vol. 8, No. 25. Pp. 1-43.
- KAGEYAMA, P.Y. & GANDARA, F.V. 1997. Revegetacao de areas ciliares. En: Rodrigues, R. R. & Leitao Filho, H. F. (eds.). Matas ciliares: Estado Atual do Conhecimento. En prensa.
- KOZLOWSKI, T. T.; KRAMER, P. J.; PALLARDY, S. G. 1991. The Physiological Ecology of woody plants. San Diego, California: Academic Press. 657p.
- LAMBERS, H.; POORTER, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants : a search for physiological causes and ecological consequences. *En: Advances in Ecological Research*. Vol 23. Pp. 187-261.
- LANDSBERG, J. J. & SOWER, S. T. 1997. Applications of physiological ecology to forest management. San Diego CA, Academic Press. 354 p.
- LONG, S. P.; HALLGREN, J. E. 1981. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. *En: Coombs, J. et al (eds.). Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. Oxford: Pergamon Press. Pp. 62-94
- MARTINEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. *En: Gómez-Pompa, A. & Del Amo, S. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. México, Compañía Editorial Continental. Pp. 79-92.
- MORENO, F. 1987. Comparación de algunas propiedades de suelos volcánicos bajo bosques naturales, potreros y plantaciones forestales. Medellín, Universidad Nacional de Colombia. Tesis (Ing. Forestal) 154 p.
- MORENO, F. 1996. Fotosíntesis y crecimiento en plántulas de sajo (*Camposperma panamensis*) y cuángare (*Otoba gracilipes*) bajo diferentes ambientes lumínicos. Medellín, Universidad Nacional de Colombia. Tesis (Magister en Silvicultura y Manejo de Bosques). 144 p.
- MORENO, F. 1997. Fotosíntesis en plántulas de sajo (*Camposperma panamensis*) y cuángare (*Otoba gracilipes*) bajo diferentes ambientes lumínicos. *En: Crónica Forestal y del Medio Ambiente*. Vol. 12. Pp. 47-61.

- OBERBAUER, S. *et al.* 1993. Light environment, gas exchange and annual growth of saplings of three species of rain forest trees in Costa Rica. *En: Journal of Tropical Ecology*. Vol. 9. Pp. 511-523.
- OBERBAUER, S.; STRAIN, B. 1986. Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology and morphology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae). *En: American Journal of Botany*. Vol. 73, No. 3. Pp. 409-416.
- POMPA, J. & BONGERS, F. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *En: Jour. Trop. Ecol.* Vol. 7. Pp. 85-97.
- PRADO, C. H. 1994. Capacidade fotossintética de algumas espécies lenhosas do cerrado sob condicoes de campo. Sao Carlos, SP, Universidade Federal do Sao Carlos, Programa de Pos- Graduacao em Ecologia e Recursos Naturais. Tese (Doutorado). 131 p.
- SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. 1992. *Plant Physiology*. Belmont, California, Wadsworth Publishing Company. 682p.
- SAS INSTITUTE INC. 1989. SAS/STAT user's guide, version 6. 4 ed., Cary, NC : SAS Institute Inc. 1700p.
- STEEL, R. G.; TORRIE, J. H. 1986. *Bioestadística: Principios y procedimientos*. Bogotá: McGraw-Hill Inc. 450p.
- STRAUSS- DEBENEDETTI, S. & BAZZAZ, F. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. *En: Mulkey, S.; Chazdon, R. & Smith, A. (eds.). Tropical forest plant ecophysiology*. New York, Chapman & Hall. Pp.162-186.
- THOMPSON, W. A.; KRIEDEMANN, P. E.; CRAIG, I. E. 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun tolerant and shade tolerant rainforests trees. I. Growth, leaf anatomy and nutrient content. *En: Australian Journal of Plant Physiology*. Vol 19. Pp. 1-18.

Anexo 1. Pruebas estadísticas para los resultados del crecimiento en biomasa al finalizar el ensayo

ANALYSIS OF VARIANCE FOR Biomasa por planta (g)
BASED ON VALUES TRANSFORMED TO $\ln(X+0,1)$

SV	DF	SS	MS	F
TREATMENT	54	209,82339	3,88562	3,56 **
ESPECIE (E)	10	96,17244	9,61724	21,20 **
ILUM. RELATIVA (%) (I)	4	72,78295	18,19571	40,11 **
ExI	40	40,86810	1,02170	2,25 **
ERROR	165	74,85947	0,45369	
TOTAL	219	284,68286		

** = significant at 1% level

ExI TABLE OF MEANS FOR Biomasa por planta (g)
BASED ON ORIGINAL SCALE
(AVE. OVER 4 REPS)

ESPECIE (E)	ILUM, RELATIVA (%) (I)					E-MEAN
	3	10	33	52	100	
Aliso	0,683 bcd	0,895 d	9,303 ab	10,755 ab	13,093 a	6,946
Amarrabollo	0,175 d	2,398 abc	2,590 cd	3,003 cd	1,848 bcd	2,003
Arrayan	0,915 bcd	3,530 ab	1,813 cde	4,180 bcd	6,323 a	3,352
Cedro	0,348 cd	0,712 d	0,650 e	1,688 d	0,533 e	0,786
Chaquiro	0,300 cd	1,118 cd	0,970 de	1,625 d	1,553 cd	1,113
Daphnopsis	0,360 cd	0,998 d	0,763 e	1,883 d	0,940 de	0,988
Espadero	0,898 bc	1,060 d	5,672 bcd	4,580 bcd	4,570 ab	3,356
Olivo	2,010 b	5,153 ab	10,550 a	13,448 a	5,830 ab	7,398
Quimula	1,255 b	4,092 ab	4,270 abc	7,403 abc	5,090 ab	4,422
Roble	5,350 a	7,895 a	8,360 ab	4,713 bcd	6,315 ab	6,526
Surrumbo	0,325 cd	1,453 bcd	2,320 cd	2,350 cd	2,718 abc	1,833
I-MEAN	1,147	2,664	4,296	5,057	4,437	3,520

In a column, means followed by a common letter are not significantly different at the 5% level by DMRT.

ExI TABLE OF MEANS FOR Biomasa por planta (g)
BASED ON ORIGINAL SCALE
(AVE. OVER 4 REPS)

ILUM, RELAT (I)	ESPECIE (E)						
	Aliso	Amarrabol	Arrayan	Cedro	Chaquiro	Daphnopsi	Espadero
3	0,683 b	0,175 b	0,915 c	0,348 b	0,300 b	0,360 b	0,898 b
10	0,895 b	2,398 a	3,530 ab	0,712 ab	1,118 a	0,998 ab	1,060 b
33	9,303 a	2,590 a	1,813 bc	0,650 ab	0,970 a	0,763 ab	5,672 a
52	10,755 a	3,003 a	4,180 a	1,688 a	1,625 a	1,883 a	4,580 a
100	13,093 a	1,848 a	6,323 a	0,533 b	1,553 a	0,940 ab	4,570 a
E-MEAN	6,946	2,003	3,352	0,786	1,113	0,988	3,356

In a column, means followed by a common letter are not significantly different at the 5% level by DMRT.

continuation,,,

ExI TABLE OF MEANS FOR Biomasa por planta (g)
BASED ON ORIGINAL SCALE
(AVE. OVER 4 REPS)

ILUM, RELAT (I)	ESPECIE (E)				I-MEAN
	Olivo	Quimulá	Roble	Surrumbo	
3	2,010 c	1,255 b	5,350 a	0,325 b	1,147
10	5,153 bc	4,092 a	7,895 a	1,453 a	2,664
33	10,550 a	4,270 a	8,360 a	2,320 a	4,296
52	13,448 a	7,403 a	4,713 a	2,350 a	5,057
100	5,830 ab	5,090 a	6,315 a	2,718 a	4,437
E-MEAN	7,398	4,422	6,526	1,833	3,520

In a column, means followed by a common letter are not significantly different at the 5% level by DMRT.

Anexo 2. Pruebas estadísticas para las variables involucradas en el estudio del crecimiento en altura

ANALYSIS OF VARIANCE FOR Altura Inicial (cm)

SV	DF	SS	MS	F
TREATMENT	54	10085,456	186,768	13,59 **
ILUMIN. RELATIVA (I)	4	81,816	20,454	1,38 ns
ESPECIE (E)	10	9401,993	940,199	63,37 **
IxE	40	601,647	15,041	1,01 ns
ERROR	220	3263,884	14,836	
TOTAL	274	13349,340		

cv = 33,4%

** = significant at 1% level; ns = not significant

ExI TABLE OF MEANS FOR Altura Inicial (cm)¹

ESPECIE (E)	ILUMIN. RELATIVA (%) (I)										E-MEAN
	N	3	N	10	N	33	N	52	N	100	
Aliso	6	2,90 d	10	2,54 e	10	2,88 f	10	3,22 g	10	3,79 e	3,08
Amarrabollo	10	4,00 d	10	4,90 de	10	4,46 f	10	4,41 fg	10	4,11 e	4,38
Arrayan	9	12,33 c	9	14,16 bc	10	11,77 de	9	14,04 cd	10	14,13 cd	13,27
Cedro	10	5,96 d	10	5,03 de	10	6,17 f	10	5,56 fg	6	6,00 e	5,72
Chaquiroy	10	10,54 c	10	11,16 c	10	10,26 e	10	10,35 de	10	11,99 d	10,86
Daphnopsis	8	11,85 c	10	13,62 bc	10	13,00 cde	10	12,06 d	7	12,96 cd	12,72
Espadero	7	13,16 b	8	15,36 b	9	19,34 ab	10	19,45 ab	10	18,31 b	18,22
Ollivo	10	13,75 c	10	13,39 bc	7	16,00 bc	10	15,80 c	10	16,33 bc	14,99
Quimula	10	11,60 c	10	12,28 bc	10	14,29 cd	10	16,23 bc	10	12,98 cd	13,48
Roble	10	22,29 a	9	21,67 a	10	21,53 a	5	23,36 a	6	23,13 a	22,22
Surrumbo	9	6,69 d	9	7,08 d	8	5,70 f	10	6,25 ef	10	6,47 e	6,60
I-MEAN		11,03		10,84		11,30		11,39		11,58	11,22

In a column, means followed by a common letter are not significantly different at the 5% level by EMRT.

Comparison	S.E.D.	LSD(5%) ¹	LSD(1%) ¹
2-E*I means (6,10)	2,01	3,96	5,21
2-E*I means (10,10)	1,74	3,43	4,51
2-E*I means (9,9)	1,84	3,61	4,75
2-E*I means (9,10)	1,79	3,52	4,63
2-E*I means (8,10)	1,85	3,64	4,78
2-E*I means (8,7)	2,02	3,97	5,22
2-E*I means (10,7)	1,92	3,78	4,97
2-E*I means (7,9)	1,97	3,86	5,08
2-E*I means (8,9)	1,90	3,72	4,90
2-E*I means (10,5)	2,14	4,20	5,52
2-E*I means (9,5)	2,18	4,27	5,63
2-E*I means (9,6)	2,06	4,04	5,32
2-E*I means (5,6)	2,36	4,64	6,11

ANALYSIS OF VARIANCE FOR Altura Final (cm)

SV	DF	SS	MS	F
TREATMENT	54	20419,398	378,137	13,12 **
ILUMIN. RELATIVA (I)	4	1543,924	385,991	13,39 **
ESPECIE (E)	10	13144,670	1314,467	45,61 **
IxE	40	5730,804	143,270	4,97 **
ERROR	220	6340,496	28,820	
TOTAL	274	26759,894		

cv = 28,1%

** = significant at 1% level

¹ Para comparaciones horizontales (entre niveles de iluminación para cada especie), deben utilizarse las diferencias mínimas significativas del 5% o el 1% (LSD (5%) o LSD (1%)) que se muestran, según el número de repeticiones que tengan los tratamientos a comparar.

EXI TABLE OF MEANS FOR Altura Final (cm)¹

ESPECIE (E)	ILUMIN. RELATIVA (%) (I)										E-MEAN
	N	3	N	10	N	33	N	52	N	100	
Aliso	6	7,40 d	10	13,30 de	10	41,35 a	10	38,53 a	10	29,35 a	28,60
Amarrabollo	10	10,92 cd	10	13,58 e	10	8,89 g	10	7,88 f	10	5,96 d	9,43
Arrayan	9	15,52 bc	9	20,88 cd	10	16,45 ef	9	16,70 d	10	17,22 c	17,33
Cedro	10	10,34 cd	10	15,47 de	10	11,03 fg	10	10,77 ef	6	5,87 d	11,16
Chaquiro	10	11,98 cd	10	13,46 e	10	13,49 efg	10	13,16 def	10	13,57 c	13,13
Daphnopsis	8	13,40 cd	10	16,71 de	10	16,46 ef	10	15,66 de	7	15,13 c	15,59
Espadero	7	23,83 a	8	32,11 b	9	28,44 c	10	26,84 b	10	23,66 b	26,93
Oliivo	10	23,42 a	10	40,67 a	7	35,90 b	10	35,12 a	10	24,74 ab	31,70
Quimula	10	19,23 ab	10	17,11 de	10	16,26 ef	10	17,78 d	10	13,96 c	16,87
Roble	10	23,36 a	9	24,11 c	10	22,64 d	5	24,54 bc	6	25,10 ab	23,76
Surrumbo	9	9,41 d	9	18,20 de	8	18,35 de	10	18,70 cd	10	15,84 c	16,10
I-MEAN		15,52		20,75		20,38		20,36		17,52	18,96

In a column, means followed by a common letter are not significantly different at the 5% level by DMRT.

Comparison	S.E.D.	LSD(5%) ¹	LSD(1%) ¹
2-E*I means (6,10)	2,96	5,82	7,66
2-E*I means (10,10)	2,57	5,04	6,64
2-E*I means (9,9)	2,70	5,32	6,99
2-E*I means (9,10)	2,64	5,18	6,82
2-E*I means (8,10)	2,72	5,35	7,04
2-E*I means (8,7)	2,97	5,84	7,68
2-E*I means (10,7)	2,83	5,56	7,31
2-E*I means (7,9)	2,89	5,68	7,48
2-E*I means (8,9)	2,79	5,48	7,21
2-E*I means (10,5)	3,14	6,18	8,13
2-E*I means (9,5)	3,20	6,29	8,28
2-E*I means (9,6)	3,02	5,94	7,82
2-E*I means (5,6)	3,47	6,83	8,98

ANALYSIS OF VARIANCE FOR Crecimiento Altura (cm)

SV	DF	SS	MS	F
TREATMENT	54	19120,998	354,093	26,37 **
ILUMIN. RELATIVA (I)	4	1767,951	441,988	32,92 **
ESPECIE (E)	10	11516,108	1151,611	85,78 **
IxE	40	5836,939	145,923	10,87 **
ERROR	210	2953,644	13,426	
TOTAL	274	22074,642		

cv = 48,2%

** = significant at 1% level

EXI TABLE OF MEANS FOR Crecimiento en Altura (cm)¹

ESPECIE (E)	ILUMIN. RELATIVA (%) (I)										E-MEAN
	N	3	N	10	N	33	N	52	N	100	
Aliso	6	4,50 bcd	10	15,76 b	10	38,47 a	10	35,31 a	10	25,56 a	25,61
Amarrabollo	10	6,32 abc	10	8,68 cde	10	4,42 d	10	3,47 de	10	1,85 de	5,05
Arrayan	9	3,19 cd	9	6,72 def	10	4,88 d	9	2,66 e	10	3,09 de	4,06
Cedro	10	4,58 bcd	10	10,44 cd	10	4,86 d	10	5,21 de	6	-0,13 e	5,44
Chaquiro	10	1,44 d	10	2,30 g	10	3,23 d	10	2,81 e	10	1,58 de	2,27
Daphnopsis	8	1,55 d	10	3,09 fg	10	3,46 d	10	3,60 de	7	2,17 de	2,87
Espadero	7	3,67 a-d	8	16,75 b	9	9,12 c	10	7,39 d	10	5,35 cd	8,70
Oliivo	10	9,67 a	10	27,28 a	7	19,80 b	10	19,32 b	10	8,41 bc	16,71
Quimula	10	7,63 ab	10	4,83 efg	10	1,97 d	10	1,35 e	10	0,88 e	3,39
Roble	10	1,07 d	9	2,44 g	10	1,11 d	5	1,18 e	6	1,97 de	1,84
Surrumbo	8	5,96 cd	9	11,12 c	8	12,63 c	10	11,75 c	10	9,37 b	9,71
I-MEAN		4,53		9,91		9,09		8,98		5,94	7,75

In a column, means followed by a common letter are not significantly different at the 5% level by DMRT.

¹ Para comparaciones horizontales (entre niveles de iluminación para cada especie), deben utilizarse las diferencias mínimas significativas del 5% o el 1% (LSD (5%) o LSD (1%)) que se muestran, según el número de repeticiones que tengan los tratamientos a comparar.

Comparison	S.E.D.	LSD(5%) ¹	LSD(1%) ¹
2-E*I means (6,10)	0,14	0,14	0,14
2-E*I means (10,1)	0,17	0,17	0,17
2-E*I means (9,9)	0,17	0,17	0,17
2-E*I means (9,10)	0,19	0,19	0,19
2-E*I means (9,10)	0,19	0,19	0,19
2-E*I means (8,7)	0,16	0,16	0,16
2-E*I means (10,7)	0,06	0,06	0,06
2-E*I means (7,9)	0,11	0,11	0,11
2-E*I means (8,9)	0,03	0,03	0,03
2-E*I means (10,5)	0,29	0,29	0,29
2-E*I means (9,5)	0,33	0,33	0,33
2-E*I means (9,6)	0,20	0,20	0,20
2-E*I means (5,6)	0,53	0,53	0,53
2-E*I means (8,8)	0,09	0,09	0,09

ANALYSIS OF VARIANCE FOR TCR Altura (mm/cm.sem.)

SV	DF	SS	MS	F
TREATMENT	54	18,224084	0,337483	37,90 **
ILUMIN, RELATIVA (I)	4	1,190369	0,297592	32,63 **
ESPECIE (E)	10	13,996360	1,399636	153,46 **
IxE	40	3,037356	0,075934	8,33 **
ERROR	220	2,006510	0,009121	
TOTAL	274	20,230595		

cv = 37,7%

** = significant at 1% level

ExI TABLE OF MEANS FOR TCR en Altura (mm/cm.sem.)¹

ESPECIE (E)	ILUMIN, RELATIVA (%) (I)										E-MEAN
	N	3	N	10	N	33	N	52	N	100	
Aliso	6	0,421 a	10	0,800 a	10	1,157 a	10	1,080 a	10	0,841 a	0,898
Amarrabollo	10	0,442 a	10	0,449 b	10	0,320 c	10	0,261 d	10	0,157 cd	0,326
Arrayan	9	0,100 cd	9	0,176 d	10	0,137 ef	9	0,074 e	10	0,084 cde	0,114
Cedro	10	0,248 b	10	0,497 b	10	0,261 cd	10	0,296 cd	6	-0,016 e	0,279
Chaquiro	10	0,057 cd	10	0,080 de	10	0,122 ef	10	0,107 e	10	0,055 de	0,084
Daphnopsis	8	0,062 cd	10	0,086 de	10	0,111 efg	10	0,124 e	7	0,079 cde	0,095
Espadero	7	0,140 bcd	8	0,321 c	9	0,186 de	10	0,141 e	10	0,125 cd	0,179
Olive	10	0,217 b	10	0,488 b	7	0,359 c	10	0,364 bc	10	0,198 c	0,321
Quimula	10	0,223 b	10	0,146 de	10	0,064 fg	10	0,044 e	10	0,041 de	0,103
Roble	10	0,034 d	9	0,045 e	10	0,020 g	5	0,023 e	6	0,036 de	0,032
Surrumbo	8	0,165 bc	9	0,396 bc	8	0,507 b	10	0,447 b	10	0,403 b	0,388
I-MEAN		0,188		0,320		0,290		0,282		0,198	0,257

In a column, means followed by a common letter are not significantly different at the 5% level by DMRT.

Comparison	S.E.D.	LSD(5%) ¹	LSD(1%) ¹
2-E*I means (6,10)	0,054	0,106	0,140
2-E*I means (10,10)	0,047	0,092	0,121
2-E*I means (9,9)	0,049	0,097	0,127
2-E*I means (9,10)	0,048	0,094	0,124
2-E*I means (8,10)	0,050	0,097	0,128
2-E*I means (8,7)	0,054	0,106	0,140
2-E*I means (10,7)	0,052	0,101	0,133
2-E*I means (7,9)	0,053	0,104	0,136
2-E*I means (8,9)	0,051	0,100	0,131
2-E*I means (10,5)	0,057	0,113	0,148
2-E*I means (9,5)	0,058	0,115	0,151
2-E*I means (9,6)	0,055	0,108	0,142
2-E*I means (5,6)	0,063	0,124	0,164
2-E*I means (8,8)	0,052	0,103	0,135

¹ Para comparaciones horizontales (entre niveles de iluminación para cada especie), deben utilizarse las diferencias mínimas significativas del 5% o el 1% (LSD (5%) o LSD (1%)) que se muestran, según el número de repeticiones que tengan los tratamientos a comparar.