



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS
POSTGRADO EN ECOLOGÍA TROPICAL



**Trabajo de grado para optar al título de Magister Scientiae en Ecología
Tropical.**

**EFFECTO BORDE Y RESPUESTAS FUNCIONALES EN EL ESTABLECIMIENTO
DE *Alchornea triplinervia* y *Myrcia acuminata* EN UN FRAGMENTO DE SELVA
NUBLADA ANDINA**

Estudiante:

Lic. Yrene Dávila

Tutor:

Dr. Carlos García Núñez

Cotutora:

Dra. Michele Ataroff

Mérida, marzo del 2009

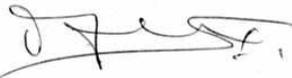
VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **Trabajo de Grado de Maestría** presentado por **Yrene Coromoto Dávila de Rivas**, realizado bajo la tutoría del Dr. **Carlos García Núñez** y la cotutoría de la Dra. **Michele Ataroff Soler** presentado como requisito parcial para optar al título de **Magíster Scientiae en Ecología Tropical**, que se titula:

“Efecto Borde y Respuestas Funcionales en el Establecimiento de *Alchornea triplinervia* y *Myrcia acuminata* en un Fragmento de Selva Nublada Andina”

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: que hoy 03 de marzo de 2009 a las 9:30 a.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo la Presidenta del Jurado la Dra. Michele Ataroff Soler. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 10:00 a.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado de Maestría presentado a requerimiento del jurado en el Salón A-08 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó a la aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente la Presidenta del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación y discusión, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el Trabajo de Grado de Maestría a nuestra consideración.


Dra. Michele Ataroff Soler
Jurado


Dr. Fermín Rada
Jurado




Dra. Aura Azócar
Jurado


Dr. Mario Fariñas
Jurado

AGRADECIMIENTOS

- A Dios Todopoderoso nuestro Señor Jesucristo. Quién a través de su palabra (La Biblia) desde el comienzo de mi existencia es mi guía, fortaleza y refugio; ha sido él mi principal ayudador, quien me otorga el gozo y la alegría de culminar la maestría, fortaleciéndole siempre con las siguientes palabras: “No temas, porque yo estoy contigo; no desmayes porque yo soy tu Dios que te esfuerzo; siempre te ayudaré, siempre te sustentaré con la diestra de mi justicia” (Isaías 41:10). Para ti sea la honra y la gloria. Gracias por tu gran amor. Te amo.
- A mis Padres. Por darme vida, apoyo, amor y esfuerzo incondicional, que lo dieron todo con el propósito de algún día ver realizados sus sueños en mí, les dedico el logro de esta meta, aunque físicamente no están conmigo, pero soy el fruto de sus esfuerzos. Gracias Padres amados. Los amaré siempre.
- A mi esposo y mis hermanos quienes con su amor, apoyo y ayuda me fortalecían para continuar. Gracias amado esposo y amados hermanos. Los amo.
- A mi tutor Dr. Carlos García y mi cotutora Dra. Michele Ataroff. Por brindarme confianza, amistad, cariño, apoyo, dedicación, orientación, conocimientos y ayuda incondicional durante el desarrollo de este hermoso trabajo. Gracias por ser tan especiales.
- A todos los profesores del ICAE por el conocimiento impartido.
- Al personal técnico, de investigación y administrativo del ICAE, en especial a Johny, Francis, Zulay, Julia, Nancy e Ydalba por su ayuda, colaboración en la realización de este trabajo y por estar siempre dispuestos a servir. Gracias por ser tan especiales.
- Al Concejo de Desarrollo Científico Humanístico y Tecnológico (CDCHT) de la Universidad de los Andes (proyecto código c-130-06-01-EM), por su financiamiento en la realización de este proyecto.
- Al jurado evaluador de este trabajo: Fermín Rada, Aura Azócar y Mario Fariñas por sus sugerencias y aportes en la realización de este trabajo.
- Al Sr. Genaro, por permitirnos trabajar en el área de estudio seleccionada para la realización de este trabajo.
- A mis compañeros y amigos por su apoyo y ayuda.
- “Dando siempre gracias por todo a Dios nuestro Señor Jesucristo” (Efesios 5:20)

A todos, GRACIAS Dios les bendiga en gran manera

INDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. HIPÓTESIS	9
3. OBJETIVOS	10
3.1 Objetivos generales	10
3.2 Objetivos específicos	10
4. MATERIALES Y MÉTODOS	11
4.1 Área de estudio	11
4.2 Descripción de las especies	14
4.3 Mediciones en el campo	15
4.3.1 Efecto borde	15
4.3.2 Supervivencia en el fragmento de selva	15
4.3.3 Supervivencia en el pastizal	16
4.3.4 Intercambio de gases	17
4.3.5 Determinación de la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV)	17
4.3.6 Respuesta fotosintética a la luz	18
4.3.7 Potencial hídrico	19
4.4 Mediciones en el laboratorio	19
4.4.1 Contenido hídrico del suelo	19
4.4.2 Curvas presión – volumen	20
4.4.3 Contenido de nitrógeno y clorofila foliar	21
4.4.4 Área foliar específica	22
5. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	22
6. RESULTADOS	23
6.1 Efecto borde	23
6.2 Supervivencia en el fragmento de selva	29
6.3 Supervivencia en el pastizal	32
6.4 Variables microclimáticas e intercambio de gases	32

6.5	Respuesta fotosintética a la luz44
6.6	Contenido de nitrógeno y clorofila foliar45
6.7	Área foliar específica45
6.8	Contenido hídrico del suelo48
6.9	Potencial hídrico y sus componentes obtenidos de la curva presión – volumen.49
7.	DISCUSIÓN51
7.1	Efecto borde51
7.2	Supervivencia53
7.3	Variables microclimáticas e intercambio de gases57
7.4	Respuesta fotosintética a la luz61
7.5	Potencial hídrico y sus componentes obtenidos de la curva presión – volumen64
8.	CONCLUSIONES67
9.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS69
10.	ANEXO78

Lista de Figuras

Figura	Página
1	Mapa de ubicación del área de estudio.....12
2	Climadiagrama del área de estudio.....13
3	Datos pluviométricos para la selva nublada montana alta de la cuenca del río Capaz en los meses de estudio.....13
4	Foto de <i>Myrcia acuminata</i> en su estadio de plántula.....16
5	Foto de <i>Alchornea triplinervia</i> en su estadio de plántula.....16
6	Curso diario promedio de la temperatura del aire en el pastizal y en el fragmento (0, 10, 30 y 70 m) durante tres meses del año 2006: a) mes de marzo, b) mes de abril y c) mes de mayo.....25
7	Temperatura del aire promedio mensual en el pastizal y en el fragmento a diferentes distancias desde el límite hacia el interior del fragmento (0, 10, 30 y 70 m) registrada durante los meses marzo, abril y mayo del año 2006.....26
8	Diferencia de la temperatura del aire máxima y mínima en el pastizal y en el fragmento a diferentes distancias desde el límite hacia el interior del fragmento (0, 10, 30, y 70m) durante los meses marzo, abril y mayo del año 2006.....26
9	Curso diario de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) para: a) pastizal, b) 10 m y c) 70 m hacia el interior del fragmento durante los meses de marzo, abril y mayo del año 2006.....27
10	Curso diario de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) a los 10 y 70 m hacia el interior del fragmento durante los meses de: a) marzo, b) abril y c) mayo del año 2006.....28
11	Curvas de supervivencia de plántulas de <i>Myrcia acuminata</i> y <i>Alchornea triplinervia</i> desde febrero 2006 a mayo 2007 en el borde e interior del fragmento de la selva nublada en la cuenca alta del río Capaz, Mérida - Venezuela.....30
12	Porcentaje de plántulas que permanecen con cotiledones de <i>Myrcia acuminata</i> y <i>Alchornea triplinervia</i> desde febrero 2006 a mayo 2007 en el borde e interior del fragmento de la selva nublada en la cuenca alta del río Capaz, Mérida - Venezuela.....31

13.	Curvas de supervivencia de individuos juveniles de <i>Myrcia acuminata</i> y <i>Alchornea triplinervia</i> en la matriz de pastizal que rodea la selva nublada en la cuenca alta del río Capaz, Mérida – Venezuela.....	32
14	Curso diario de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), temperatura del aire (Ta), temperatura foliar (Tf) y diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) en <i>A. triplinervia</i> y <i>M. acuminata</i> en el borde e interior del fragmento durante el período húmedo.....	36
15	Curso diario de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), temperatura del aire (Ta), temperatura foliar (Tf) y diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) en <i>A. triplinervia</i> y <i>M. acuminata</i> en el borde e interior del fragmento durante el período seco.....	37
16	Curso diario de transpiración (E), conductancia estomática (Gs), asimilación neta (A) y eficiencia en el uso de agua (EUA) en <i>A. triplinervia</i> y <i>M. acuminata</i> en el borde e interior del fragmento para el período húmedo.....	38
17	Curso diario de transpiración (E), conductancia estomática (Gs), asimilación neta (A) y eficiencia en el uso de agua (EUA) en <i>A. triplinervia</i> y <i>M. acuminata</i> en el borde e interior del fragmento para el período seco.....	39
18	Relación entre la transpiración (E) y conductancia estomática (Gs) para <i>Alchornea triplinervia</i> en los diferentes períodos y ambientes: a) Período Húmedo Borde, b) Período Húmedo Interior, c) Período seco Borde y d) Período Seco Interior.....	40
19	Relación entre la transpiración (E) y conductancia estomática (Gs) para <i>Myrcia acuminata</i> en los diferentes períodos y ambientes: a) Período Húmedo Borde, b) Período Húmedo Interior, c) Período Seco Borde y d) Período Seco Interior.....	41
20	Relación entre la conductancia estomática (Gs) y la diferencia de presión de vapor (DPV) para <i>Alchornea triplinervia</i> en los diferentes períodos y ambientes: a) Período Húmedo Borde, b) Período Húmedo Interior, c) Período Seco Borde y d) Período Seco Interior.....	42
21	Relación entre la conductancia estomática (Gs) y la diferencia de presión de vapor hoja - aire (DPV) para <i>Myrcia acuminata</i> en los diferentes períodos y ambientes: a) Período Húmedo Borde, b) Período Húmedo Interior, c) Período Seco Borde y d) Período Seco Interior.....	43
22	Curvas de respuesta de la tasa de asimilación de CO ₂ (A) a la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) de <i>Alchornea triplinervia</i> en ambientes de: a) Borde, b) Interior, y de <i>Myrcia acuminata</i> : c) Borde, d) Interior.....	47

23	Marcha estacional del contenido relativo de agua del suelo (CRA %) medido a una profundidad de 10 cm en el pastizal, en el borde e interior del fragmento desde febrero del 2006 a mayo 2007.....	48
----	---	----

Lista de tablas

Tabla	Página
1	Mortalidad de plántulas de <i>Myrcia acuminata</i> y <i>Alchornea triplinervia</i> desde febrero del 2006 a mayo 2007 en el borde e interior de un fragmento de la selva nublada en la cuenca alta del río Capaz, Mérida – Venezuela.....30
2	Valores promedios de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (Gs), tasa de asimilación (A), eficiencia en el uso de agua (EUA), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta) y humedad relativa del aire (HR); para todas las mediciones realizadas durante el período húmedo (n=3) y período seco (n=3) con su respectivo error estándar (\pm) y el valor máximo absoluto entre paréntesis.....35
3	Características fotosintéticas de hojas expandidas en individuos juveniles de <i>A. triplinervia</i> y <i>M. acuminata</i> (n=3) crecidas en el borde e interior del fragmento de estudio. Se presenta la media con su respectivo error estándar (\pm).....46
4	Variación entre períodos del potencial hídrico máximo (Ψ_{\max}) y potencial hídrico mínimo (Ψ_{\min}). Valores promedios y su respectivo error estándar (E.E).....50
5	Variación entre períodos de los parámetros obtenidos de las curvas de presión - volumen en las dos especies estudiadas (n=3). Potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) y el módulo de elasticidad (ϵ). Valores promedios y su respectivo error estándar (\pm).....50

ANEXO

Tabla	Página
1	Variables ecofisiológicas y microclimáticas de las dos especies estudiadas en el período húmedo (n=3). Se presenta el promedio de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (Gs), tasa de asimilación (A), eficiencia en el uso de agua (EUA), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta) y humedad relativa del aire (HR); con su respectivo error estándar (\pm) y el valor máximo absoluto entre paréntesis.....79
2	Variables ecofisiológicas y microclimáticas de las dos especies estudiadas en el período seco (n=3). Se presenta el promedio de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (Gs), tasa de asimilación (A), eficiencia en el uso de agua (EUA), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta) y humedad relativa del aire (HR); con su respectivo error estándar (\pm) y el valor máximo absoluto entre paréntesis.....80

RESUMEN

La intervención de la selva nublada andina por actividades agropecuarias ha generado su fragmentación, originando remanentes de bosque (fragmentos) inmersos en una matriz de pastizal. A través de la zona de contacto entre ambos tipos de vegetación se crea un gradiente ambiental desde el borde hacia el interior del fragmento. Este gradiente ambiental influye de manera selectiva en las especies que persisten en estos ambientes perturbados.

En este trabajo se estudió el efecto borde, la supervivencia y algunas respuestas funcionales en plántulas de *Myrcia acuminata* y *Alchornea triplinervia* en un fragmento de la selva nublada montana alta de la cuenca del río Capaz, ubicado en el Municipio Andrés Bello del Estado Mérida, entre los 2228 y 2336 m.s.n.m. El efecto borde se determinó realizando mediciones de la temperatura del aire utilizando registradores automáticos de datos colocados en el pastizal y desde el borde hacia el interior del fragmento (0, 10, 30 y 70 m). La supervivencia se determinó durante un ciclo anual, en plántulas de ambas especies marcadas en el campo tanto en el borde como en el interior del fragmento. La supervivencia de *M. acuminata* y *A. triplinervia* en el pastizal se determinó durante seis meses; para ello, se realizaron trasplantes al pastizal registrándose mensualmente la supervivencia. La comparación de las respuestas funcionales de ambas especies entre los dos ambientes se determinó a través de mediciones ecofisiológicas (intercambio de gases, potencial hídrico y respuesta fotosintética a la luz), morfológicas (área foliar específica) y bioquímicas (contenido de nitrógeno y clorofila foliar).

Los resultados sugieren que existe un efecto borde que penetró hasta el interior del fragmento, ya que la diferencia entre la temperatura del aire máxima y mínima registrada desde el borde hacia el interior del fragmento no se estabiliza.

La supervivencia de *M. acuminata* fue mayor en ambos ambientes. *A. triplinervia* mostró una mortalidad significativamente mayor en el interior (51 % y 73 %, para borde e interior respectivamente), mientras que para *M. acuminata* la diferencia no fue significativa entre ambientes (20 % y 31 % para borde e interior respectivamente). La supervivencia de *A. triplinervia* fue marcadamente afectada por el segundo período de sequía, lo cual no ocurrió con *M. acuminata*. Los individuos trasplantados a la matriz mostraron una escasa supervivencia al cabo de seis meses (4 % y 25 % para *M. acuminata* y *A. triplinervia* respectivamente).

Ambas especies presentan características diferenciales en su respuesta fotosintética a las condiciones de borde e interior del fragmento, siendo favorecidos en término de la ganancia de carbono los individuos localizados en los bordes. *A. triplinervia* presentó mayores tasas de asimilación de CO₂ en ambos ambientes que *M. acuminata*.

A pesar de que *A. triplinervia* presenta características funcionales asociadas con las especies heliófilas-pioneras, como alto contenido foliar de N, consideramos que no es una especie estrictamente pionera, ya que presentó bajo punto de compensación de luz y baja respiración en la oscuridad. Por su parte, *M. acuminata* presentó semejanza con las especies tolerantes a la sombra, como bajo contenido foliar de N, sin embargo consideramos que no es una especie estrictamente tolerante a la sombra porque no presentó diferencias en la relación clorofila a y b ni en la relación clorofila / N.

Los resultados sugieren que ambas especies tienen la capacidad de responder a cambios del ambiente lumínico e hídrico en el gradiente borde – interior del fragmento, manteniendo un balance de carbono favorable durante el día, aunque con tasas de asimilación de CO₂ muy bajas.

1. INTRODUCCIÓN

Las selvas nubladas son ecosistemas que se encuentran en la zona de condensación de nubes orográficas. Esto determina sus características climáticas particulares tales como alta precipitación, elevada humedad, baja radiación y presencia frecuente de nubes, que además de la lluvia, aportan una cantidad importante de agua mediante intercepción, influyendo en el régimen hídrico, balance de radiación y demás parámetros edáficos y ecológicos (Huber 1986, Stadtmüller 1987, Ataroff 2001).

Las selvas nubladas en la Cordillera de Mérida se localizan entre 1700 y 3000 m.s.n.m (Sarmiento et al. 1971). Este ecosistema incluye dos unidades ecológicas: la selva nublada montana baja y la selva nublada montana alta. La selva nublada montana baja (localizada entre 1700 hasta 2200 m.s.n.m) presenta el rango de temperatura y precipitaciones media anual de 14 a 17 °C y 1200 a 2250 mm respectivamente. La selva nublada montana alta (ubicada por encima de los 2200 hasta 3000 m.s.n.m) presenta el rango de temperatura y precipitaciones media anual entre 9 a 14 °C y 1000 a 3000 mm respectivamente (Ataroff y Rada 2000, Ataroff 2001).

Las selvas nubladas son ambientes de montaña que tienen gran importancia por ser los principales colectores y reguladores de flujos de agua de las vertientes albergando una alta biodiversidad (Ataroff 2002). A pesar de su gran importancia, estas unidades están siendo sometidas a una destrucción sistemática por deforestación que cambia su dinámica hídrica y funcionamiento ecológico (Ataroff y Rada 2000). La deforestación trae como consecuencia la fragmentación del paisaje, que consiste en la disrupción de su continuidad en remanentes o fragmentos de diferentes tamaños y formas, los cuales quedan inmersos en una matriz de hábitats transformados (pastizales, cultivos, plantaciones y carreteras) (Kattan 2002).

Los estudios relacionados con la fragmentación de las selvas en los Andes Venezolanos realizados en las cuencas de los ríos Capaz, Torondoy y Chirurí, por Rodríguez (2005) y Suárez (2005), documentan que el proceso de fragmentación ha generado la reducción de la selva original y su degradación a medida que se incrementa el número de fragmentos.

La selva nublada montana alta de la cuenca alta del río Capaz es una de las unidades ecológicas que ha sufrido un fuerte proceso de fragmentación desde hace más de 50 años, esto debido principalmente al establecimiento de pastizales para el desarrollo de la ganadería de altura. Para el año 1952 el número de fragmentos era de 21, aumentando significativamente hasta el año 1998 cuando se contabilizaron 74 fragmentos. El área total de pastizales se incrementó el 38,5% (11169,3 ha), reduciendo así la superficie de la selva (Rodríguez 2005). Actualmente, estos fragmentos se encuentran aislados entre sí, rodeados de una gran matriz de pastizal y en menor proporción de cultivos de papa y maíz.

La fragmentación origina bordes que representan franjas de vegetación que, como consecuencia de la pérdida de la selva, colindan con un ambiente diferente al original que recibe el nombre de matriz (por ejemplo, un pastizal) (Murcia 1995). Los bordes generan cambios en las condiciones físicas y biológicas, tanto adentro como afuera del fragmento, permitiendo además el flujo de materia y energía a través de ellos. Estos cambios y flujos se denominan efecto borde (Kattan 2002). El efecto borde es el resultado de la interacción entre dos sistemas adyacentes (selva y pastizal, por ejemplo), que al estar separados por una transición abrupta (borde), implica variaciones ambientales como producto de la proximidad a una matriz estructuralmente diferente (Murcia 1995). Éste efecto se ha convertido en un componente importante de la dinámica del paisaje en selvas fragmentadas y es un tema clave para la biología de la conservación. Por lo tanto, comprender el efecto borde en diferentes remanentes de vegetación natural es relevante para el manejo de muchos paisajes fragmentados (Williams-Linera et al. 1998).

Los cambios en las condiciones físicas entre el borde de los fragmentos y la matriz comprenden variaciones microclimáticas contrastantes, donde la influencia de la matriz sobre el fragmento genera un gradiente ambiental desde el borde hacia el interior del fragmento. En general, la luminosidad, evapotranspiración, temperatura y velocidad del viento disminuyen, mientras que la humedad del suelo aumenta, al penetrar hacia el interior del fragmento (Bustamante y Grez 1995). El impacto del efecto borde se mide por: 1) su intensidad en una determinada variable microclimática (por ejemplo: luz, temperatura del aire, humedad relativa del aire, humedad del suelo) y 2) su penetración, definida como la distancia máxima a la que

se detecta el efecto, medida del borde hacia el centro del fragmento. Este impacto varía en función del tipo de selva, proceso ecológico, características de los remanentes tales como tamaño, forma, exposición y topografía, siendo más acentuado cuanto más pequeño sea el fragmento (Kapos 1989, Murcia 1995, Kattan 2002). Por ejemplo, en fragmentos pequeños, el efecto borde puede penetrar varios metros hacia el interior del fragmento pudiendo llegar a abarcar la totalidad del fragmento; en este caso las variables microclimáticas no llegan a estabilizarse, mientras que en fragmentos grandes el efecto borde puede penetrar hasta cierta distancia y luego se estabilizan las variables microclimáticas, permaneciendo constantes a partir de esa distancia hacia el interior del fragmento (Murcia 1995).

Algunos estudios relacionados con el efecto borde realizados en una selva húmeda premontana en Panamá documentan que las mayores variaciones en los cambios de temperatura del aire y humedad relativa del aire ocurren entre 2,5 y 15 m del borde, mientras que entre 15 y 25 m estos parámetros no varían estabilizándose a partir de esta distancia en dirección hacia el interior de la selva (Williams-Linera 1990). Kapos (1989) encontró que, en una selva tropical húmeda (Manaos-Brasil), el efecto borde afectó la temperatura del aire, humedad relativa del aire y la radiación fotosintéticamente activa hasta 40 m hacia el interior del fragmento, mientras el efecto sobre la humedad del suelo fue hasta los 20 m. Varela et al. (2002) reportan en una selva nublada en Los Andes de Colombia que solamente en el fragmento de menor tamaño, de los estudiados, la humedad, la temperatura y la relación C:N de la hojarasca fueron diferentes entre el borde e interior del mismo. Sin embargo, no se registraron diferencias entre fragmentos y selva continua, ni entre borde e interior para el porcentaje de descomposición de la hojarasca.

Además de los cambios en las condiciones ambientales cerca del borde, ocurren cambios en la abundancia y distribución de algunas especies. Por ejemplo, algunas investigaciones encuentran que en fragmentos pequeños (5 y 10 ha) se presenta la mayor proporción de especies pioneras, mientras los fragmentos grandes (370 y 7900 ha) presentan mayor proporción de especies tolerantes a la sombra (Tabarelli et al. 1999). Por lo tanto, las especies que dominan en los fragmentos pequeños (\leq 10 ha) quizás son especies pioneras, que deben tener características funcionales

que les permiten ser muy plásticas y con una alta capacidad de aclimatación a cambios drásticos y repentinos en el ambiente lumínico e hídrico.

Ecofisiológicamente las plantas se han clasificado de acuerdo a sus requerimientos lumínicos, en plantas adaptadas a la luz y plantas adaptadas a la sombra. Las plantas pioneras por lo general son plantas heliófilas, demandantes de luz, que germinan y persisten en claros y espacios iluminados, mientras que, las plantas tolerantes a la sombra, persisten en el sotobosque sombreado (Bazzaz 1984).

Las plantas presentan características particulares de acuerdo al ambiente lumínico donde se encuentran, por ejemplo, las especies pioneras presentan características tales como, mayor: tasa de crecimiento, tasa de respiración, tasa fotosintética, conductancia estomática y menor eficiencia cuántica que las especies tolerantes a la sombra (Ackerly 1996). Por ejemplo, estudios realizados sobre las respuestas fotosintéticas a los cambios en el régimen de luz documentan que las mayores tasas fotosintéticas fueron encontradas en las especies pioneras, que crecieron en condiciones de insolación total. La saturación lumínica de la fotosíntesis se presentó entre los 500 y 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que las menores tasas se presentaron en las especies tolerantes a la sombra, para las cuales, la saturación fotosintética por la luz se registró entre 100 y 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fetcher et al. 1987).

Además de los cambios que se generan en las tasas fotosintéticas, como respuesta adaptativa al ambiente de luz donde se desarrollan las plantas, existen otras características morfológicas y anatómicas de las hojas que permiten diferenciar las plantas que se desarrollan en ambientes sombreados, de las que se desarrollan en ambientes de sol. En este aspecto, un incremento en los niveles de luz produce aumento en el peso foliar específico y densidad de estomas, mayor desarrollo de la epidermis, del mesófilo esponjoso, del sistema vascular y del parénquima (Azcón-Bieto y Talón 2003). En las hojas típicas de sol de plantas C_3 , el mesófilo está caracterizado por la presencia de un parénquima en empalizada bien desarrollado con una alta proporción de células alargadas columnares. En las hojas de sombra, las células del mesófilo tienden a ser redondeadas o de forma muy irregular (García-Núñez 1992). Otras características estructurales y bioquímicas que varían de acuerdo al ambiente de luz donde se desarrolla la planta es el contenido de clorofila y la cantidad de enzimas involucradas en la fijación y reducción del CO_2 (Rubisco

principalmente). Por ejemplo, las plantas que se desarrollan a la sombra presentan mayores cantidades de clorofila por unidad de nitrógeno, que las plantas que crecen a plena luz, por lo que se puede utilizar la relación clorofila/nitrógeno foliar para caracterizar las primeras. La mayor cantidad de clorofila que tienen las plantas de sombra, esta relacionada con la mayor eficiencia para el aprovechamiento de las bajas intensidades de luz que reciben éstas en el piso del bosque (Medina 1986).

Las diferencias entre las especies adaptadas al sol o a la sombra no son claras en las selvas tropicales, ya que, una planta puede germinar en un ambiente sombreado y desarrollarse en un claro, o en una serie de ambientes alternantes y contrastantes antes de alcanzar el dosel, existiendo cambios en las propiedades morfológicas, fisiológicas y bioquímicas durante el desarrollo del árbol. Por lo que se esperaría que los árboles fuesen capaces de aclimatarse a diferentes regímenes lumínicos en una forma tal que aumentaría al máximo su tasa de crecimiento (Fetcher et al. 1987, Clark y Clark 1987).

El ambiente lumínico al que se encuentran expuestas las plantas afecta su crecimiento, desarrollo y determina su morfología foliar y fisiología, logrando sobrevivir las plantas cuya fotosíntesis está adaptada a las condiciones lumínicas dadas, por lo tanto, los cambios en el ambiente lumínico influyen en el establecimiento y permanencia de las formaciones vegetales (Chazdon y Pearcy 1996, Azcón-Bieto y Talón 2003).

Las plántulas perciben y son influenciadas en sus respuestas funcionales de manera diferente que los individuos adultos. En las fases iniciales de desarrollo después de la germinación pueden depender de las reservas cotiledonares por un tiempo variable. La plántula una vez emergida y agotadas las reservas de la semilla, requiere una cantidad mínima de luz para mantener un balance positivo de carbono (Nicotra et al. 1999). La luz es un factor que limita la supervivencia y crecimiento de las plántulas en muchas especies de árboles tropicales, ya que, a pesar de que un incremento en la absorción de la radiación fotosintéticamente activa puede incrementar el crecimiento y la supervivencia, la alta intensidad de luz puede ser una fuente de estrés para las plantas, provocando una limitación en su crecimiento y efectos negativos de fotoinhibición por exceso de luz, causando una disminución en la supervivencia. Las especies que son capaces de resistir la fotoinhibición, exhiben

mecanismos de fotoprotección que permiten disipar el exceso de energía lumínica a través del ciclo de las xantófilas. Entre las plantas tropicales, las especies pioneras son más resistentes a la fotoinhibición que las especies tolerantes a la sombra (Castro et al. 1995).

Se ha comprobado experimentalmente la importancia de la luz como el factor físico que determina el éxito de la regeneración de las especies. En casos de selvas maduras con sombra densa, es frecuente encontrar bancos de plántulas de diversas especies que persisten apenas sin crecer, hasta que cambian las condiciones lumínicas logrando completar su desarrollo y crecimiento. El ambiente lumínico en el suelo del bosque, tal como lo perciben las semillas y plántulas es muy heterogéneo en el espacio y extraordinariamente dinámico en el tiempo; esta gran heterogeneidad afecta al nicho de regeneración tanto de plantas como de animales (Nicotra et al. 1999; Acevedo et al. 2001, 2003). El piso del bosque bajo dosel cerrado típicamente recibe de 1 a 2% de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) (Chazdon 1992). La DFFF que llega al sotobosque es particularmente variable a lo largo del día, resultado del movimiento aparente del sol y de la distribución de las aperturas grandes y pequeñas que existen en un dosel, generando lo que se conoce como flecos de luz (Chazdon y Pearcy 1991). Las especies difieren significativamente en su capacidad para aprovechar los flecos de luz para capturar CO₂ mediante la fotosíntesis (Pearcy 1990). En general las especies adaptadas a la sombra son más eficientes en aprovechar fotosintéticamente los flecos de luz (Valladares et al. 1997). La capacidad que tienen estas especies para utilizar eficientemente los flecos de luz depende de una inducción fotosintética, lo cual implica la activación de enzimas fotosintéticas y la apertura estomática. Estos mecanismos determinan los requerimientos necesarios para inducir la fotosíntesis y la habilidad para realizar una mayor fijación de CO₂ durante el corto período que dura un fleco de luz (Chazdon y Pearcy 1991, 1996).

La distribución de claros afecta patrones espaciales de dispersión de semillas (Augspurger y Franson 1988), control de latencia de semillas en especies pioneras (Vásquez-Yanez y Orozco-Segovia 1996) supervivencia de plántulas y crecimiento de los juveniles (Augspurger 1984a, 1984b). Se ha documentado que la supervivencia de plántulas a través de su primer ciclo de vida (1 año), es mayor en

los claros que en el sotobosque sombreado para muchas especies pioneras arbóreas (Augspurger 1984a).

Otro factor que influye en la supervivencia de las plántulas en las selvas tropicales es el agua. A pesar de la alta precipitación, en éstas también se dan sequías, y los tejidos de las plantas pueden sufrir pequeños períodos de déficits hídricos, ya sea a una escala diaria o estacional (Robichaux et al. 1984). La posibilidad de mantener un balance positivo en cuanto a la fijación de carbono, aún en presencia de un déficit hídrico, depende de un conjunto de respuestas que tienen lugar a diferentes niveles de organización biológica. Entre las respuestas podemos mencionar el comportamiento de los estomas ante los flecos de luz, ajuste de las tasas fotosintéticas, conductancia estomática, y osmorregulación (Hogan et al. 1995, Mulkey y Pearcy 1992).

Ante las variaciones de agua y luz ocurren una serie de cambios en los tejidos, en las hojas y en la planta entera que les permite asegurar la supervivencia, y retardar el crecimiento, durante los períodos de escasez de agua y exceso de luz (Chiariello et al. 1987). La disponibilidad hídrica y lumínica varía dependiendo de las características climáticas diarias o estacionales e inciden directamente en las respuestas ecofisiológicas, crecimiento y supervivencia de las especies.

Las plántulas que logran sobrevivir en el borde de pequeños fragmentos y colonizar la matriz pueden ser afectadas por distintos tipos de estrés (hídrico, lumínico y nutricional) debiendo aclimatarse a las condiciones que les provee el micrositio. En caso de haber aclimatación, la hoja, debería mostrar algunos ajustes en su tasa de respiración en la oscuridad, los puntos de compensación y saturación de luz y algunos de sus atributos estructurales y bioquímicos, por ejemplo; concentración de clorofila, relación clorofila a/b y la actividad de la ribulosa fosfato carboxilasa (Lebrón 1980).

Las investigaciones ecofisiológicas en las selvas nubladas tropicales se han orientado principalmente a estudios sobre la fotosíntesis y aclimatación en juveniles de árboles a diferentes condiciones de luz (García-Núñez et al. 1995), estudios sobre relaciones hídricas (Kapos y Tanner 1985) y los efectos de la fotoinhibición en juveniles de árboles tropicales como factor limitante de la regeneración (Nicor y Thijs 2005). Dado al proceso acelerado de deforestación y fragmentación de las selvas

tropicales se hace necesario profundizar en estos aspectos, para conocer las características ecofisiológicas en plántulas de las especies más frecuentes en los fragmentos de la selva nublada, que les permiten sobrevivir y ser exitosas en estos ambientes perturbados. Naranjo et al. 2005 (manuscrito inédito) evaluaron la composición de especies arbóreas y su distribución desde el borde en 5 fragmentos de la selva nublada alta en la cuenca del río Capaz, a lo largo de transectas de 56 m (8 m desde el borde hacia la matriz y 48 m desde el borde hacia el interior de la selva). Encuentran en los 5 fragmentos cuatro especies dominantes, tanto en plántulas como en adultos: *Clusia multiflora*, *Alchornea triplinervia*, *Myrcia acuminata* y *Ardisia sp.* En este trabajo se estudiarán dos de estas especies *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Muell. Arg. y *Myrcia acuminata* (Kunth) DC.

El presente trabajo es una contribución al conocimiento del efecto borde, así como a la dinámica de la supervivencia y respuestas funcionales de las plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* en un fragmento pequeño (≤ 10 ha) originado por la deforestación de la selva nublada montana alta de la cuenca del río Capaz.

Se pretende dar respuesta a las siguientes preguntas:

- 1) ¿Existen diferencias microclimáticas entre el borde y el interior del fragmento?
- 2) ¿Existen diferencias en la supervivencia de las plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* entre el interior del fragmento, su borde y el pastizal?
- 3) ¿Qué características ecofisiológicas respecto al intercambio de gases y las relaciones hídricas les permiten a *M. acuminata* y *A. triplinervia* ser exitosas en un ambiente perturbado como el fragmento de estudio?

Para dar respuestas a éstas preguntas se plantearon las siguientes hipótesis y objetivos:

2. HIPÓTESIS

1. En un fragmento pequeño (≤ 10 ha) el efecto borde puede llegar a abarcar la totalidad del fragmento, por lo tanto, se esperarían diferencias entre el borde e interior del fragmento en un parámetro microclimático como la temperatura del aire, sin que esta llegue a estabilizarse.
2. La supervivencia de las plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* sería afectada por el gradiente ambiental borde-interior. Las condiciones microclimáticas más iluminadas del borde favorecerán la supervivencia de ambas especies en este ambiente, por ser quizás especies heliófilas-pioneras.
3. Es posible que las plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* sean destruidas mecánicamente por el ganado, causa por la cual, éstas no lograrían colonizar el pastizal, por lo tanto, en condiciones de exclusión del pastoreo se esperaría una alta supervivencia de las plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* en la matriz de pastizal, por ser quizás especies heliófilas-pioneras.
4. En fragmentos pequeños (<10 Ha) se espera que las especies más frecuentes presenten características funcionales propias de especies pioneras, con alta plasticidad fotosintética y alta capacidad de responder a cambios del ambiente lumínico e hídrico en el gradiente borde – interior del fragmento.

3. OBJETIVOS

3.1. Generales

1. Determinar el efecto borde utilizando la diferencia entre la temperatura máxima y mínima del aire en un fragmento pequeño (≤ 10 ha) de la selva nublada andina.
2. Estudiar en la fase de plántula de *M. acuminata* y *A. triplinervia*, la supervivencia y algunas características funcionales desde el punto de vista ecofisiológico (relaciones hídricas, intercambio de gases y respuesta fotosintética a la luz), morfológico (área foliar específica) y bioquímico (contenido de clorofila y contenido de nitrógeno).

3.2. Específicos

1. Caracterizar las condiciones microclimáticas en cuanto a temperatura del aire y densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) en el pastizal, en el borde e interior del fragmento.
2. Comparar la supervivencia en plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* a lo largo de un ciclo anual, entre el interior y borde del fragmento.
3. Determinar como es la supervivencia de *M. acuminata* y *A. triplinervia* en plántulas transplantadas y sembradas en el pastizal, con exclusión de pastoreo.
4. Determinar estacionalmente el potencial hídrico foliar máximo y mínimo y los componentes del mismo mediante curvas presión - volumen, en plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* en el interior y borde del fragmento.
5. Comparar el intercambio de gases (conductancia estomática, tasa de transpiración y tasa fotosintética) en plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* en el interior y borde del fragmento.
6. Comparar la relación Clorofila / Nitrógeno en plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* entre el borde e interior del fragmento.
7. Comparar el área foliar específica en plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* entre el borde e interior del fragmento.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Área de estudio

El área de estudio está ubicada en la cuenca alta del río Capaz, en el Municipio Andrés Bello del Estado Mérida, entre los 8° 41' 45" a 8° 42' 08" latitud Norte y 71° 21' 58" a 71° 22' 07" longitud Oeste; en un fragmento de aproximadamente 8,8 ha, con un perímetro de 1,83 Km, entre los 2228 y 2336 msnm de altitud (Figura 1).

El fragmento de estudio está orientado en dirección Norte, rodeado por una matriz de pastizal, compuesta principalmente de *Melinis minutiflora* (Capin melao); y está bordeado en dirección Este por una carretera. La precipitación promedio anual es de 1550 mm (Osorio y Andrade 1984), distribuida bajo un régimen bimodal, característico de la cuenca del Lago de Maracaibo, con un período seco de diciembre a marzo y un período lluvioso de abril a noviembre, con dos máximos: en mayo y septiembre. La temperatura media anual es de 14,9 °C, con temperaturas máximas de 20,3°C y mínimas de 9,4°C (Figura 2). La evapotranspiración es de 1224 mm (Rivas y Delgado 1980).

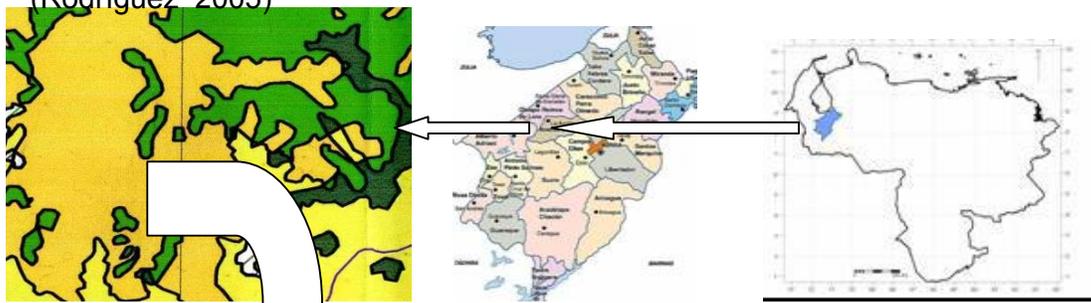
El clima de la cuenca es clasificado según Rivas y Delgado (1980) como húmedo mesotérmico y de montaña según Köppen, con isoterma anual, alta humedad relativa, y alta nubosidad durante todo el año.

Los suelos de la cuenca se han desarrollado sobre lutitas cretácicas pertenecientes a las formaciones Colón, La Luna y Aguardiente. Los suelos en la zona alta de la cuenca son suelos con buen desarrollo del horizonte A, con alto contenido de humus, arcillosos con un pH ácido de 4,5; pertenecen al orden Inceptisol, y han sido clasificados como Typic Humitropet (Oballos 1997).

La vegetación corresponde a una selva nublada montana alta, de estructura compleja; las especies dominantes son siempreverdes con un dosel muy irregular que puede alcanzar hasta 30 m de altura (Ataroff y Sarmiento 2003), pero a medida que aumenta en altitud la altura del dosel disminuye hasta 10 m, el cual se va haciendo cada vez más abierto hasta alcanzar el límite superior en contacto con el páramo. Posee una gran diversidad de epífitas representadas por las familias Bromeliaceae, Araceae y Orquidaceae. Los géneros de árboles más representativos son *Clusia*, *Alchornea*, *Myrcia*, *Podocarpus*, *Nectandra* y *Ocotea*.

Fragmentos de la cuenca alta
del río Capaz 1998.
(Rodríguez 2005)

Municipio Andrés Bello. Estado Mérida, Venezuela



Fragmento actual de estudio

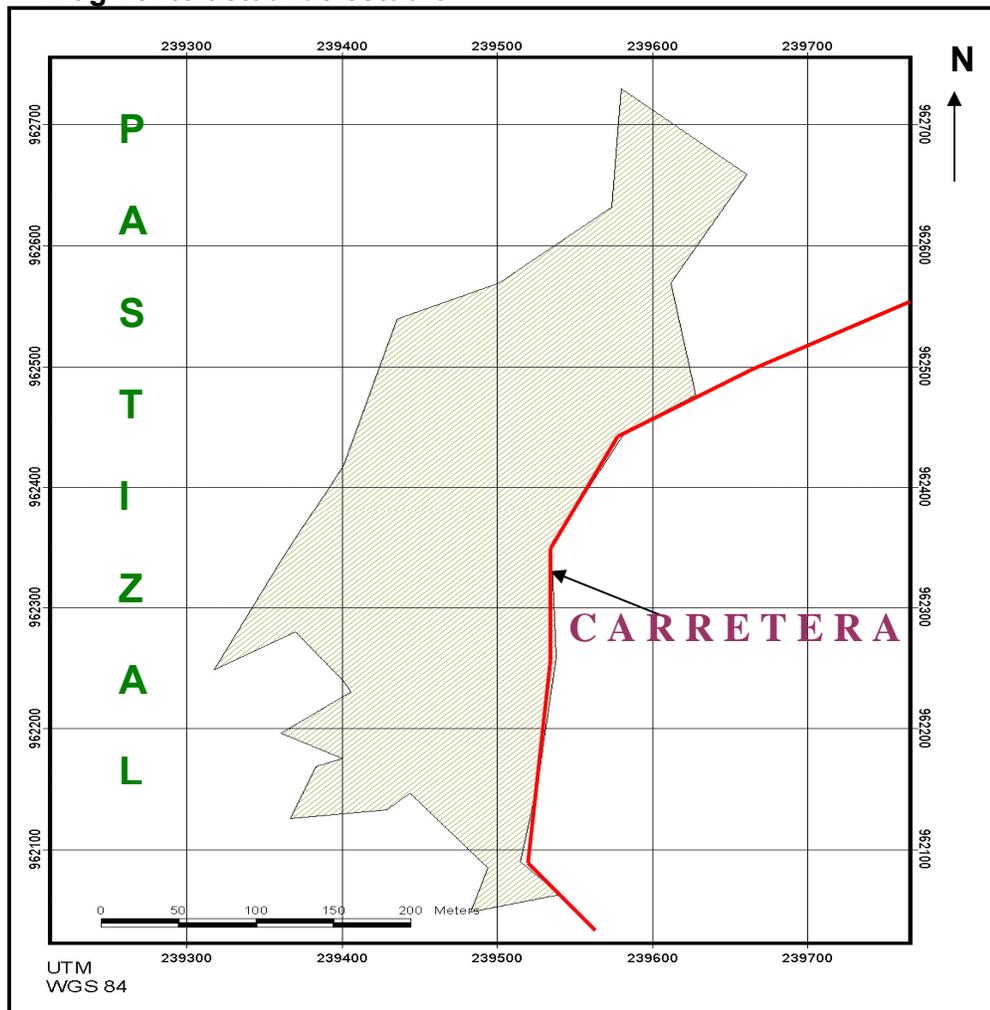


Figura 1. Ubicación del área de estudio.

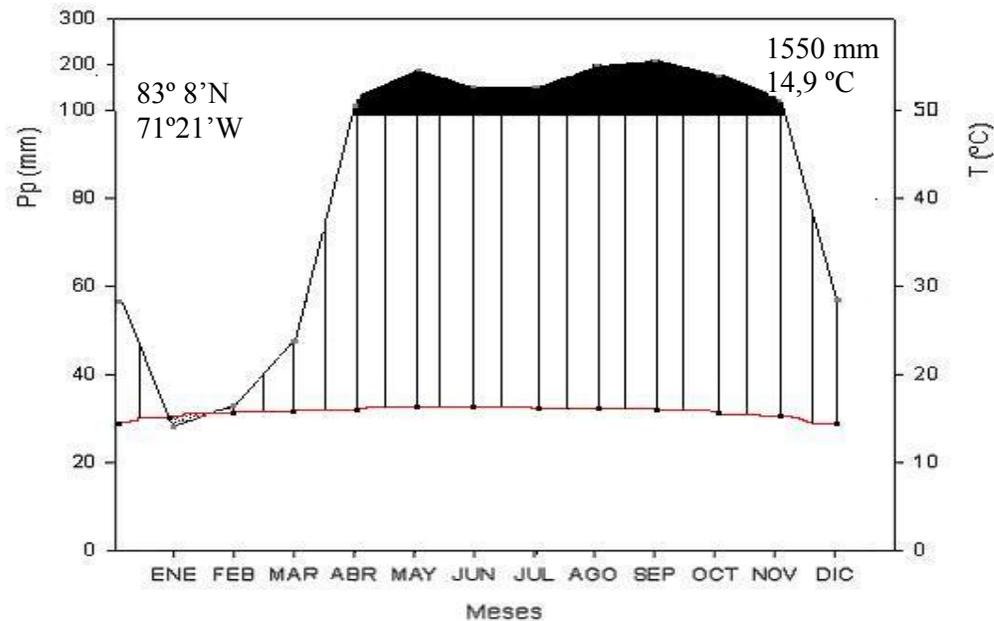


Figura 2. Climadiagrama de la Estación La Cuchilla (serial 304), ubicada a una altitud de 2280 m.s.n.m. para el período 1964-1997.

Para el período de medición se tiene el registro de la precipitación del área de estudio. En la Figura 3 se presentan los acumulados mensuales.

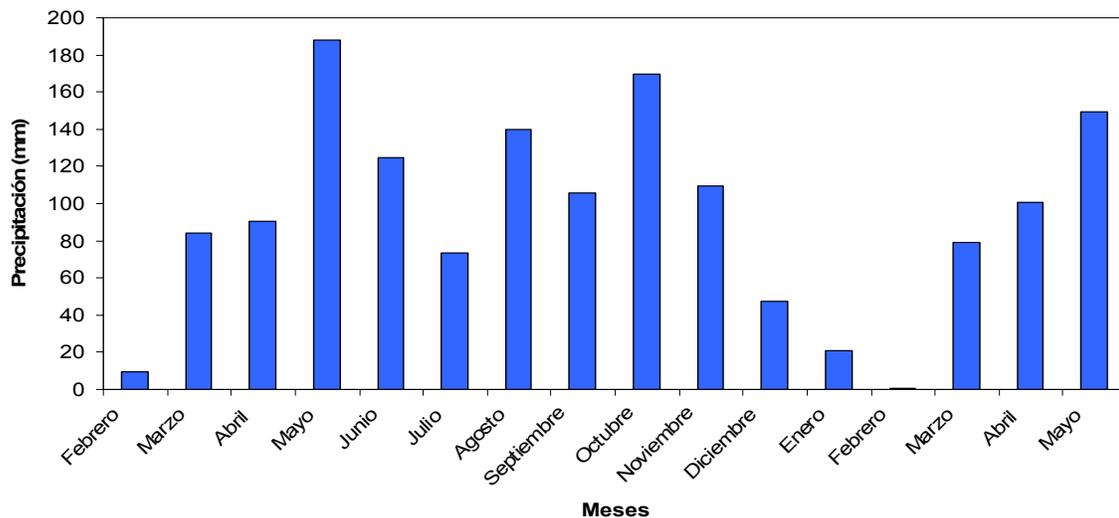


Figura 3. Datos pluviométricos para la selva nublada montana alta de la cuenca del río Capaz en los meses de estudio: febrero 2006 a mayo 2007 (Naranjo y Ataroff comunicación personal).

Especies a estudiar

Para realizar los estudios ecofisiológicos y de supervivencia se seleccionaron dos especies *M. acuminata* y *A. triplinervia*. Estas dos de las especies más frecuentes en el fragmento de estudio; entre las cuatro especies dominantes encontradas (Naranjo et al. 2005).

4.2. Descripción de las especies estudiadas

***Alchornea triplinervia* (Spreng.) Muell. Arg.**

Pertenece a la familia Euphorbiaceae, es una especie arbórea característica de la sucesión temprana en la selva nublada (García et al. 1995). En el sitio de estudio se encuentran plántulas e individuos de hasta 30 m de altura. Presenta hojas simples, coriáceas, mayormente de 2 - 7 cm de largo, margen denticulado, ápice agudo, basinervadas, con tres a cuatro venas laterales principales, con 2 a 4 glándulas foliares basales, sépalos pistilados menores de 2 mm de largo, espigas pistiladas principalmente caulifloras y menores de 25 cm de largo, estilos de 5 - 20 mm de largo y relativamente delgados (Webster y Huft 1988). Fruto esquizocarpo formado por dos cocos, de 8,0 – 9,8 mm de largo y 7,6 – 8,3 mm de ancho. Presenta dos semillas por fruto, de 6,2 – 7,7 mm de largo y 4,3 – 5,5 mm de ancho, ovoides, glabras, color rojo vivo, brillantes, con carúncula (Durán 2004). En campo se observó que las plántulas presentan dos cotiledones, epigeos, membranáceos, opuestos e iguales.

***Myrcia acuminata* (Kunth) DC**

Pertenece a la familia Myrtaceae, es una especie arbórea. En el sitio de estudio se encuentran plántulas e individuos adultos. Presenta hojas simples, opuestas, coriáceas, margen entero, sin estipulas. Flores pequeñas, subsésiles, hermafroditas. Cáliz persistente, 4 - 5 lobulado, lóbulos imbricados. Pétalos 4 - 5 libres, imbricados. Estambres numerosos, filamentos libres, anteras ovales. Ovario ínfero 2 - 4 locular, placentación basal, estilo uniforme, estigma pequeño, capitado. El fruto es una baya elipsoidal o subglobosa, umbilicada, contiene de 1 - 3 semillas. Semillas pequeñas de 5 - 8 mm de largo y 2 - 5 mm de ancho, ovadas, de color verdosas a casi

grisáceos (León y Zambrano 2004). En campo se observó que las plántulas presentan dos cotiledones, epígeos, carnosos-coriáceos, opuestos e iguales.

4.3. Mediciones en el campo

Para conocer la forma actual del fragmento, y su geometría, para así determinar la distancia entre el borde y el interior, se utilizó un GPS (Magellan 315) con el cual se marcaron puntos a lo largo de todo el borde del fragmento. Se utilizó el programa ArcView para elaborar el croquis del fragmento (Figura 1).

4.3.1. Efecto borde

Para determinar la existencia del efecto borde se realizaron mediciones de la temperatura del aire mediante registradores automáticos de datos (microestaciones marca HOBO, ONSET USA) durante 3 meses (desde marzo a mayo del 2006) ubicadas a una altura de 1,5 m. Se colocaron 5 estaciones microclimáticas: una ubicada en el pastizal, la cual se colocó a 80 m desde el límite entre la selva y el pastizal, las otras 4 estaciones se colocaron desde el límite hacia el interior del fragmento a 0 m, 10 m, 30 m y 70 m. Se utiliza el término límite para referirnos al punto de contacto entre la selva y el pastizal a los 0 m que es el borde del fragmento.

Las microestaciones ubicadas en el límite y 30 m registraron sólo temperatura del aire, mientras que las microestaciones ubicadas en el pastizal y en el fragmento a 10 y 70 m registraban además la DFFF.

El parámetro que se utilizó para determinar el efecto borde fue la diferencia entre la temperatura máxima y mínima del aire (Nava-Cruz et al. 2007).

4.3.2. Supervivencia en el fragmento de selva

Para estudiar la supervivencia se marcó una cohorte de ambas especies. El marcaje de las plántulas se realizó entre el mes de diciembre del 2005 al mes de febrero del 2006. El registro de la supervivencia se llevó a cabo desde el mes de febrero del 2006 al mes de febrero del 2007; para ello se delimitaron 6 parcelas de 100 m², 3 de ellas se ubicaron en el interior del fragmento y las otras 3 en el borde. Las parcelas ubicadas en el borde comprenden los primeros 20 m del fragmento desde el límite y las parcelas ubicadas en el interior se encuentran en el centro del fragmento a los 70

m y se extiende hasta los 80 m. En cada parcela se marcaron 45 plántulas de *M. acuminata* (Fig.4) y 45 de *A. triplinervia* (Fig. 5), marcándose en total 270 plántulas (135 en el borde y 135 en el interior) de cada especie.

Para el marcaje de las plántulas se seleccionaron las que tenían cotiledones. A cada plántula se le colocó a su lado una varilla con un número que la identificará. Cada mes se observó la supervivencia, registrándose el número de plántulas vivas, muertas o desaparecidas durante un año. El último registro de supervivencia se realizó en el mes de mayo del 2007.



Figura 4. Plántula de *Myrcia acuminata* **Figura 5.** Plántula de *Alchornea triplinervia*

4.3.3. Supervivencia en el pastizal

Se transplantaron 100 plántulas de cada una de las especies de *M. acuminata* y *A. triplinervia* tomadas del fragmento (ambiente de sombra). Para ello se utilizaron bolsas plásticas de polietileno, con suelo recogido en la selva. Como período de recuperación, las plántulas transplantadas se dejaron en un sitio parcialmente sombreado hasta que alcanzaron buenas condiciones para ser transferidas y sembradas en el pastizal, donde se delimitaron tres parcelas de 100 m². En cada parcela se sembraron 24 plántulas de cada especie y se cercaron con el fin de protegerlas del pastoreo y así determinar su supervivencia en el pastizal.

Las plántulas se sembraron en el pastizal en el mes de septiembre del 2006. Una vez sembradas las plántulas en el pastizal, a cada plántula se le colocó a su lado una varilla con un número que la identificará. Cada mes se observó la supervivencia, registrándose el número de plántulas vivas, muertas o desaparecidas. El registro de la supervivencia en el pastizal se llevó a cabo mensualmente desde septiembre del

2006 hasta febrero del 2007. El último registro de supervivencia en el pastizal se realizó en el mes de mayo del 2007.

4.3.4. Intercambio de gases

Para los estudios de intercambio de gases se realizaron tres mediciones en la época húmeda y tres mediciones la época seca, en horas de la mañana, al mediodía y en la tarde. Para ello se utilizó un sistema portátil de intercambio de gases operado en modo abierto (ADC LCA-4, Hoddesdon, R.U.), que consiste en una cámara foliar, una unidad abastecedora de aire y un analizador de gases infrarrojo.

En el modo abierto, el material foliar se coloca dentro de la cámara por la cual pasa un flujo de aire controlado, con concentraciones conocidas de vapor de agua y CO₂. Las tasas de intercambio de gases se determinan a través de las tasas de flujo de aire, del área foliar que se encuentra dentro de la cámara y de las diferencias en concentración de vapor de agua y de CO₂ del aire que entra y sale de la cámara (referencia y análisis). Las hojas de *M. acuminata* no cubrían toda la cámara. El área foliar de ésta especie se calculó midiéndose el largo por el ancho de la hoja que se encontraba dentro de la cámara y luego se multiplicó largo x ancho x 2/3. La determinación del área foliar se realizaba antes de comenzar las mediciones.

Los cálculos del intercambio de gases se realizaron según von Caemmerer y Farquhar (1981). Se utilizó un factor de corrección suministrado por los fabricantes del equipo analizador que toma en cuenta el efecto de dilución del vapor de agua transpiracional dentro de la cámara.

El sistema portátil de intercambio de gases se utilizó para determinar las tasas de asimilación de CO₂ (A) por unidad de área foliar, conductancia estomática (Gs), tasas de transpiración (E) y medidas de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), la cual es realizada por un sensor cuántico incorporado a la cámara del analizador de gases portátil. Las mediciones se realizaron en tres plántulas (n = 3), en hojas completamente expandidas (una réplica) haciendo tres registros por cada hoja, en el interior y borde del fragmento.

4.3.5. Determinación de la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV)

Durante cada toma de los datos ecofisiológicos se midieron las siguientes variables microclimáticas: temperatura de la hoja, temperatura del aire y humedad relativa del

aire. Para realizar estas mediciones, se utilizaron termómetros digitales (OMEGA, mod. HH-23) con termopares de cobre-constantán e Higrómetros digitales (OMEGA, mod. RH-200F).

En el fragmento de estudio se seleccionaron seis plántulas de cada especie, tres en el interior y tres en el borde, donde a cada plántula y en una de sus hojas, se colocó un termopar para determinar la temperatura de la hoja. Para obtener la temperatura del aire, se emplearon seis termopares, tres en el interior y tres en el borde.

La humedad relativa (HR) se midió colocando el higrómetro a 1,5 m de altura en dos sitios diferentes: borde e interior.

Las variables microclimáticas medidas permitieron determinar la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), la cual es la diferencia entre la presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (p_h) y la presión de vapor ambiental (p_a). El cálculo se realiza a través de la humedad relativa ambiental y tablas de presión de vapor a saturación:

$$DPV = p_h - (p_a * HR/100).$$

4.3.6. Respuesta fotosintética a la luz

Para elaborar las curvas de luz (tasa de asimilación de CO_2 vs DFFF), se realizaron mediciones de fotosíntesis a diferentes intensidades de luz artificial en el campo, utilizando un sistema portátil de intercambio de gases operado en modo abierto (ADC, *LC pro* Hoddesdon, UK).

Las curvas de luz se ajustaron utilizando la función de una hipérbola rectangular (Landsberg 1977); cuya ecuación es: $y=m * (a + x) / (a + x + k)$, donde:

y = Tasa de asimilación de CO_2 (A)

m = Tasa máxima de A (A_{max})

a = Punto de compensación de luz

x = DFFF

K = Intensidad de luz en $A_{max}/2$

Procedimiento:

El material vegetal utilizado para las mediciones de fotosíntesis en el campo, fueron juveniles de ambas especies, ubicadas en el borde e interior del fragmento.

Se realizaron mediciones de fotosíntesis para estimar los puntos de compensación y saturación de luz, así como también tasas de respiración en la oscuridad, en individuos desarrollados en los dos ambientes borde e interior del fragmento. Utilizando tres réplicas de cada especie. Las mediciones se realizaron comenzando con $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de DFFF, con el fin de medir respiración en la oscuridad, luego se aumentó progresivamente el nivel de luz hasta los $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ como medida final.

4.3.7. Potencial hídrico

La condición hídrica de la planta se evaluó, midiendo la tensión del agua en el xilema, en los tallos de las plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia*. Para esto se utilizó una bomba de presión de Scholander. El principio de operación de este instrumento consiste en introducir tallos u hojas en una cámara hermética; en este caso se utilizó, la planta completa, la cual se le aplicó una presión positiva con un gas inerte (nitrógeno), a fin de vencer la presión negativa (tensión) de la columna de agua que se encuentra en el xilema. La presión de nitrógeno es controlada con una válvula, suficiente para hacer retornar la columna de agua a la superficie cortada expuesta a la presión atmosférica, tomando la medición de la presión compensante mediante un manómetro integrado al aparato. El valor de presión es leído en el manómetro de la cámara una vez que aparezca la primera gota de agua sobre la superficie cortada del tallo de la plántula, éste representa el potencial hídrico de la planta (Ψ_p).

Los mismos días en que se realizaron las mediciones de intercambio de gases, se realizaron las mediciones del potencial hídrico en las primeras horas de la mañana (potencial hídrico máximo (Ψ_{max}) 8:00 - 9:00 am) y al mediodía (potencial hídrico mínimo (Ψ_{min}) 12:00 – 1:00 pm), en 3 plántulas (n=3) de cada especie, en el interior y borde del fragmento.

4.4. Mediciones en el laboratorio

4.4.1. Contenido hídrico del suelo

El contenido relativo de agua en el suelo (CRA%), se determinó en el laboratorio mediante el método gravimétrico. Con este fin, se recogieron tres muestras de suelo

en el interior y borde del fragmento, así como en el pastizal a primeras horas de la mañana y hasta una profundidad de 10 cm, en cada ocasión que se realizaron las mediciones ecofisiológicas y registro mensual de la supervivencia. Las muestras de suelo se colocaron en envases metálicos herméticamente cerrados, se llevaron al laboratorio para ser pesadas (peso fresco) en una balanza electrónica marca Mettler BB2400. Posteriormente el material se dejó en una estufa a una temperatura de 110 ° C por tres días hasta lograr un peso constante y nuevamente se pesaron (peso seco) con el fin de determinar el porcentaje de humedad del suelo.

4.4.2. Curvas presión – volumen

Los componentes osmóticos (Ψ_{π}) del potencial hídrico, potencial osmótico a saturación (Ψ_{π}^{100}), el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0), y el módulo de elasticidad (E), se evaluaron en la época seca y en la época húmeda por medio de curvas presión – volumen. Estas curvas se determinaron con el uso de la bomba de presión siguiendo el método sugerido por Tyree y Hammel (1972). Para ello se tomaron en el campo plántulas de cada especie y se colocaron inmediatamente en un recipiente con agua y se cortaron dentro del mismo, para mantener la continuidad en la columna de agua dentro del xilema. Los recipientes se cubrieron con bolsas plásticas para evitar pérdida de agua por transpiración y de esta manera se transportaron al laboratorio manteniéndolas allí, durante 12 a 18 horas en la oscuridad, permitiendo así la completa saturación de las hojas. Pasado ese tiempo, se procedió de la siguiente manera: una vez saturadas, se cortó el tallo de la plántula, seguidamente se determinó su peso saturado (peso inicial), insertando luego el tallo en un tapón de goma, para introducirla en una cámara de presión. La presión dentro de la cámara se aumentó progresivamente mediante inyección de gas hasta que llegó a la condición de equilibrio, es decir, la presión a la cual la columna de agua xilemática alcanzó la superficie de corte del tallo. Se tomó como el potencial hídrico (Ψ) el valor de presión leído en el manómetro de la cámara una vez cuando apareció la primera gota de agua sobre la superficie cortada del tallo. La cámara se despresurizó lentamente para evitar daño del tejido foliar.

Una vez medido el potencial hídrico, se extrajo la muestra de la cámara dejándola transpirar y a medida que las hojas perdían agua se realizaron mediciones del potencial hídrico y peso fresco. Las muestras se secaron en la estufa a 60 °C hasta

alcanzar peso constante, obteniéndose así el peso seco y contenido de agua total de la muestra (volumen total = peso saturado – peso seco). Con los datos obtenidos para cada especie y en cada una de las épocas del año, se construyeron las gráficas de las curvas presión – volumen, en donde se analizó la relación entre el inverso del potencial hídrico foliar ($1 / \Psi_L$) y volumen extraído (V_e) de agua a un potencial hídrico dado.

Las curvas presión – volumen presentan dos fases: una fase curvilínea (exponencial negativa) que corresponde a una rápida disminución del potencial de turgor a pequeñas pérdidas de agua y, una fase lineal donde la muestra pierde una gran cantidad de agua a pequeñas disminuciones del potencial hídrico total, correspondiente al potencial osmótico (Ψ_π).

Haciendo un ajuste de la fase lineal de la curva a la ecuación de una recta de la forma $1/\Psi_\pi = a+b (V_e)$, se calcula el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_π^0), el cual es estimado seleccionando el valor de V_e correspondiente al punto donde la curva se hace lineal. Este valor se introduce en la ecuación de regresión, para determinar el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_π^0), el potencial osmótico a saturación (Ψ_π^{100}), y el contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor (CRA^0).

4.4.3. Contenido de nitrógeno y clorofila foliar

Con el material foliar de plántulas de ambas especies, que crecían en el borde e interior del fragmento se realizaron determinaciones de contenido de nitrógeno total y clorofila foliar.

Para determinar el contenido de nitrógeno total se utilizó el método de Kjeldahl, que comprende tres etapas: digestión, destilación y titulación con H_2SO_4 (Acevedo 1994). Las cantidades medidas se expresan en mg de nitrógeno total/g de peso seco de muestra.

1. **Etapla de digestión:** en este primer paso se colocó la muestra en contacto con la solución digestora más calor, para que ocurriera la descomposición (oxidación) de la materia orgánica y la transformación del nitrógeno en sulfato de amonio.
2. **Etapla de destilación:** es la etapa donde se produce la liberación del amoníaco que está en la sal de sulfato de amonio. Para que esto ocurra es

necesario neutralizar el medio ácido usando una base fuerte como hidróxido de sodio.

3. **Etapas de titulación:** la medición del nitrógeno de la muestra se obtiene realizando una titulación de destilado, con ácido sulfúrico diluido con la finalidad de restablecer el pH original del ácido bórico (5,31). El volumen de ácido sulfúrico utilizado es el dato empleado para calcular los miligramos de nitrógeno existentes en la muestra.

Para determinar el contenido de clorofila se utilizó un espectrofotómetro a una absorbancia de 645 y 663 nm (Arnón 1949), para ello se tomaron discos de la parte central de la hoja y se colocaron en acetona al 80% (v/v). Luego de homogeneizar los tejidos, se procedió a centrifugar y filtrar tomando 25 ml del filtrado.

Las ecuaciones utilizadas para calcular el contenido de clorofila (mg/litro) son:

$$Ct = 20.2 D_{645} + 8.02 D_{663}$$

$$Ca = 12.7 D_{663} + 2.69 D_{645}$$

$$Cb = 22.0 D_{645} + 4.68 D_{663}$$

Donde: Ct, Ca, y Cb son el contenido de clorofila total, a y b en mg/litro respectivamente, y D son los valores de absorbancia a las respectivas longitudes de onda obtenidas en el espectrofotómetro.

4.4.4. Área foliar específica

Para calcular el área foliar específica se tomaron muestras de los individuos que crecen en el borde e interior del fragmento de cada especie, se llevaron en contenedores de plásticos, con el fin de evitar la desecación del material y una posible variación en el área foliar del mismo. Se determinó el área foliar de 10 hojas (réplicas) por especie haciendo pasar cada hoja por un medidor de área foliar (mod. Licor 3100). Las hojas se dejaron secar durante 72 horas a 60 °C y luego se pesó cada hoja para obtener el peso seco. El área foliar específica se calculó mediante la relación entre el área foliar y el peso seco de cada una de las 10 réplicas.

5. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para verificar si las variables microclimáticas cambian entre estaciones de muestreo (0, 10, 30, y 70 m de distancia desde el límite hacia el interior y a 80 m en el pastizal)

se utilizó un ANOVA de una vía. Diferencias entre las tasas de supervivencia entre especies fueron evaluadas con la Prueba Kolmogorov-Smirnov. Por otra parte, para realizar las comparaciones de las variables ecofisiológicas (entre épocas y entre ambientes), morfológicas y bioquímicas (entre ambientes) se usó la prueba de U de Mann Whitney.

6. RESULTADOS

6.1. Efecto borde

Temperatura del aire

Los cursos diarios de promedio mensual de la temperatura del aire en el pastizal y en el fragmento a las diferentes distancias desde el límite hacia el interior, muestran diferencias para ambos ambientes durante los tres meses de registro (Figura 6). En el pastizal, la temperatura del aire durante las 24 h fue significativamente mayor ($p < 0,05$), en comparación a la temperatura del aire a las diferentes posiciones en el fragmento en los tres meses.

En el fragmento los cursos diarios de temperatura del aire en horas luz disminuye a medida que penetra a la selva; sin embargo, puede suceder que dentro de la selva como consecuencia de la caída de los árboles, se formen claros, lo cual genera un dosel más abierto que permite una mayor incidencia de la DFFF influyendo directamente en el aumento de la temperatura del aire, como ocurrió a los 30 m donde se esperaba que la temperatura del aire fuera intermedia entre los 10 y 70 m, pero no fue así, debido a que no estaba dependiendo de su posición sino de la cercanía a un claro (Figura 6).

El curso diario de temperatura del aire para el límite y 30 m muestran un comportamiento similar presentando diferencias significativas ($p < 0,05$) en determinadas horas del día. La temperatura del aire fue significativamente mayor en el límite en las siguientes horas del día: en el mes de marzo a las 10:00 y 11:00 h (Figura 6a), en el mes de abril desde las 09:00 h hasta las 16:00 h (Figura 6b) y en el mes de mayo desde las 09:00 h hasta las 18:00 h (Figura 6c).

El curso diario de la temperatura del aire a los 10 y 70 m presentó diferencias significativas ($p < 0,05$) en determinadas horas del día. La temperatura del aire fue

significativamente mayor a los 10 m en las siguientes horas del día: en el mes de marzo desde las 10:00 h hasta las 18:00 h (Figura 6a), en el mes de abril desde las 11:00 h hasta las 19:00 h (Figura 6b) y en el mes de mayo a las 12:00 y 13:00 h (Figura 6c).

De los tres meses de registro se encontró que la temperatura del aire del fragmento fue significativamente mayor ($p < 0,05$) en el mes de mayo (Figura 7). Además, en este mes se observó que la diferencia de la temperatura del aire máxima y mínima fue $0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ mayor en el límite del fragmento ($7,4\text{ }^{\circ}\text{C}$) que en el pastizal ($6,9\text{ }^{\circ}\text{C}$), mientras que en los meses de marzo y abril esta diferencia fue mayor en el pastizal (Figura 7). En este sentido, en el fragmento la mayor diferencia de temperatura del aire máxima y mínima ocurrió en el límite y a los 30 m, presentando la mayor diferencia de temperatura del aire máxima y mínima en el límite en los tres meses. La diferencia de temperatura del aire máxima y mínima entre 10 y 70 m fue mayor a los 10 m (Figura 8).

Densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF)

En cuanto a la DFFF promedio mensual, el valor máximo de este parámetro fue significativamente ($p < 0,05$) mayor en el pastizal en los tres meses de medición, en relación al sotobosque del fragmento. En el fragmento la DFFF promedio se encontró por debajo de los $30\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$, siendo mayor a los 10 m en los tres meses.

En el curso diario de la DFFF durante las horas del día, el máximo valor de este parámetro tanto en el pastizal como en el fragmento se alcanza en el mes de marzo (1224 ; 66 y $56\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ para pastizal, 10 y 70 m respectivamente) y abril (1227 ; 64 y $22\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ para pastizal, 10 y 70 m respectivamente) a las 13:00 h, y en el mes de mayo (1250 ; $68,4$ y $53,3\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ para pastizal, 10 y 70 m respectivamente) a las 12:00 h (Figura 9). Comparativamente el máximo de la DFFF entre 10 y 70 m fue significativamente ($p < 0,05$) mayor a los 10 m en el mes de abril (Figura 10b). Esta, diferencia quizás se debe a que durante el mes de abril el cielo generalmente estaba menos nublado, lo cual permite una mayor diferencia de la DFFF entre 10 y 70 m, mientras que en los otros dos meses se encontraba más nublado, minimizándose así las diferencias de la DFFF entre los 10 y 70 m.

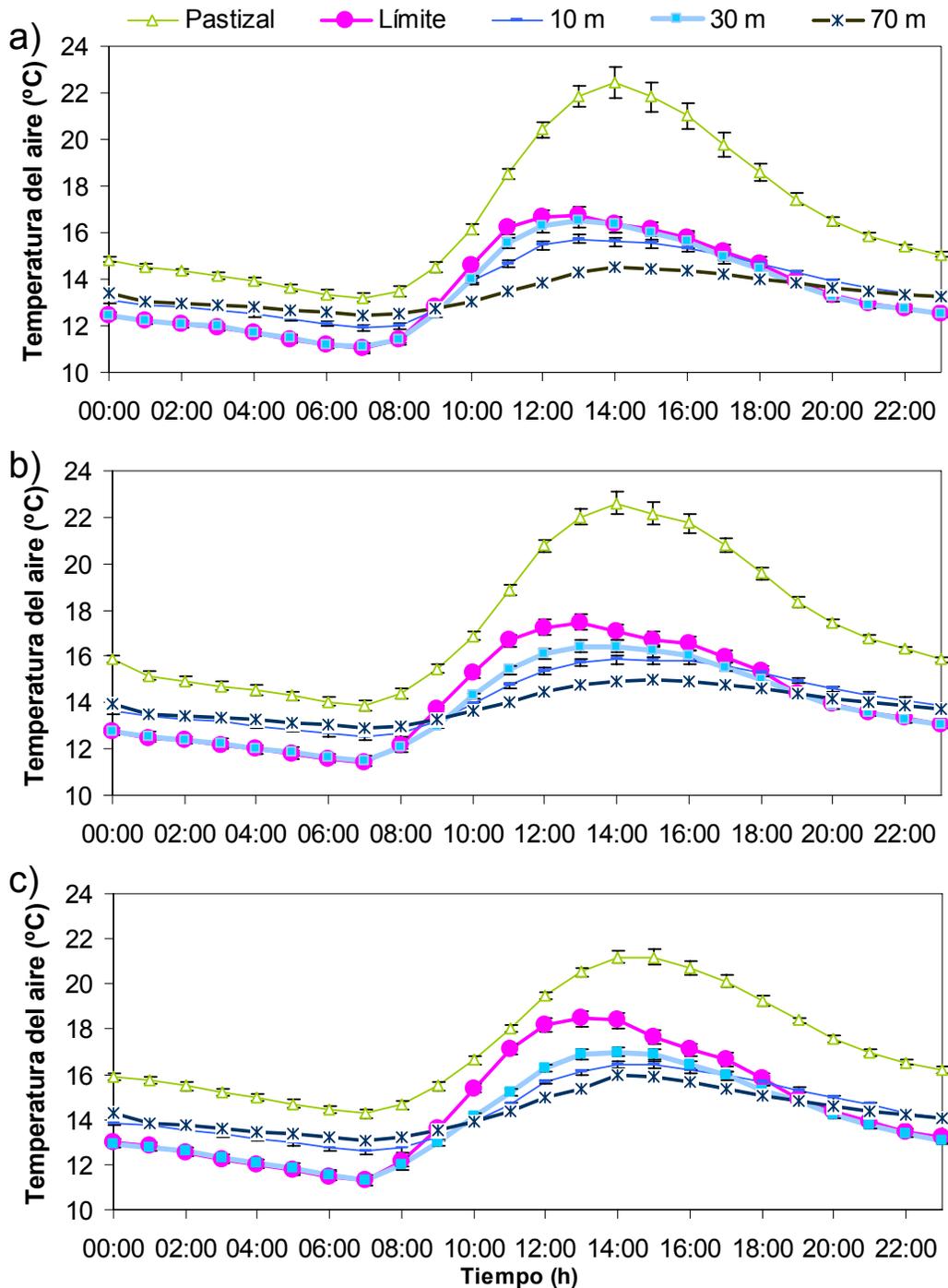


Figura 6. Curso diario promedio de la temperatura del aire en el pastizal y en el fragmento desde el límite hacia el interior (0, 10, 30 y 70 m) durante tres meses del año 2006: a) mes de marzo, b) mes de abril y c) mes de mayo.

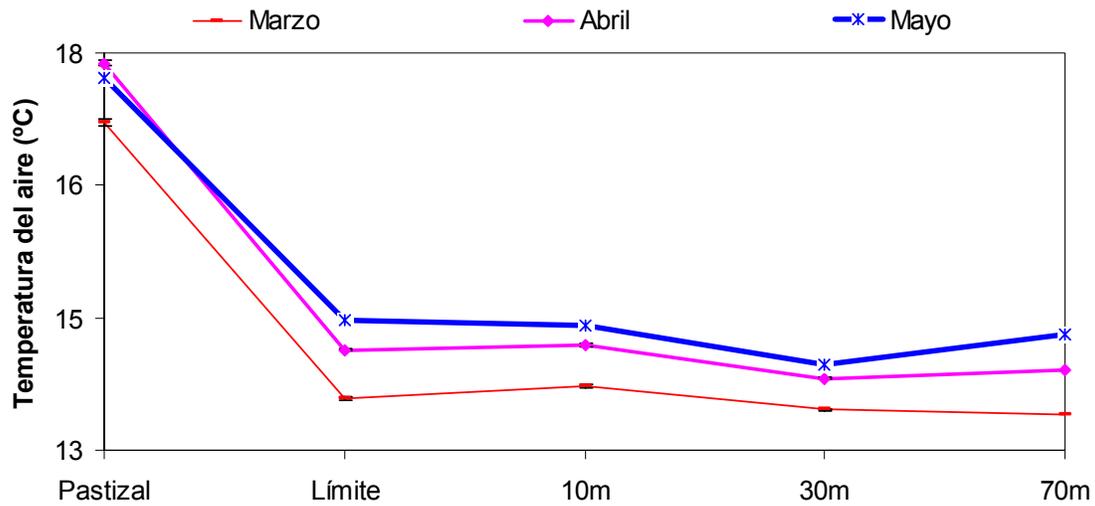


Figura 7. Temperatura del aire promedio mensual en el pastizal y en el fragmento desde el límite hacia el interior (0, 10, 30 y 70 m) registrada durante los meses marzo, abril y mayo del año 2006.

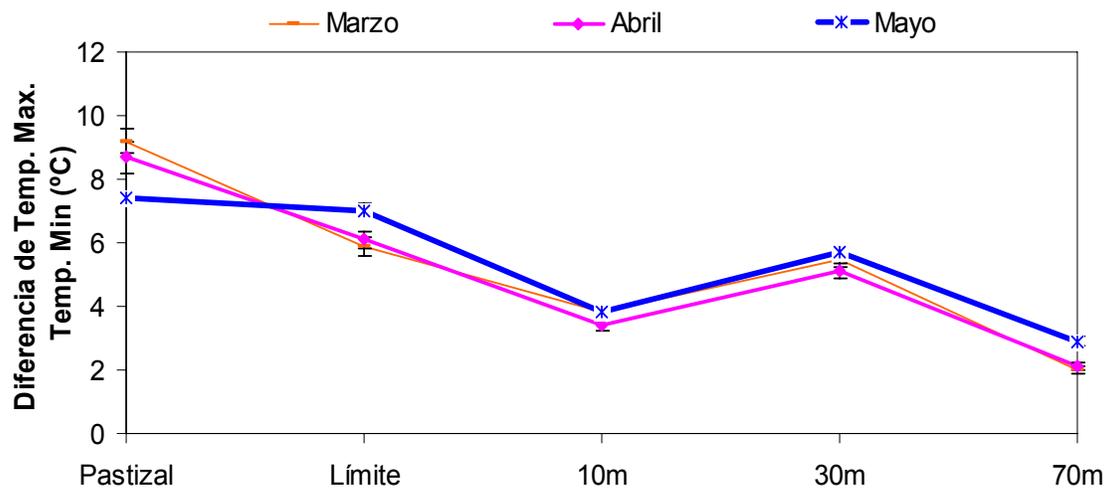


Figura 8. Diferencia de la temperatura del aire máxima y mínima en el pastizal y en el fragmento desde el límite hacia el interior (0, 10, 30, y 70m) durante los meses marzo, abril y mayo del año 2006.

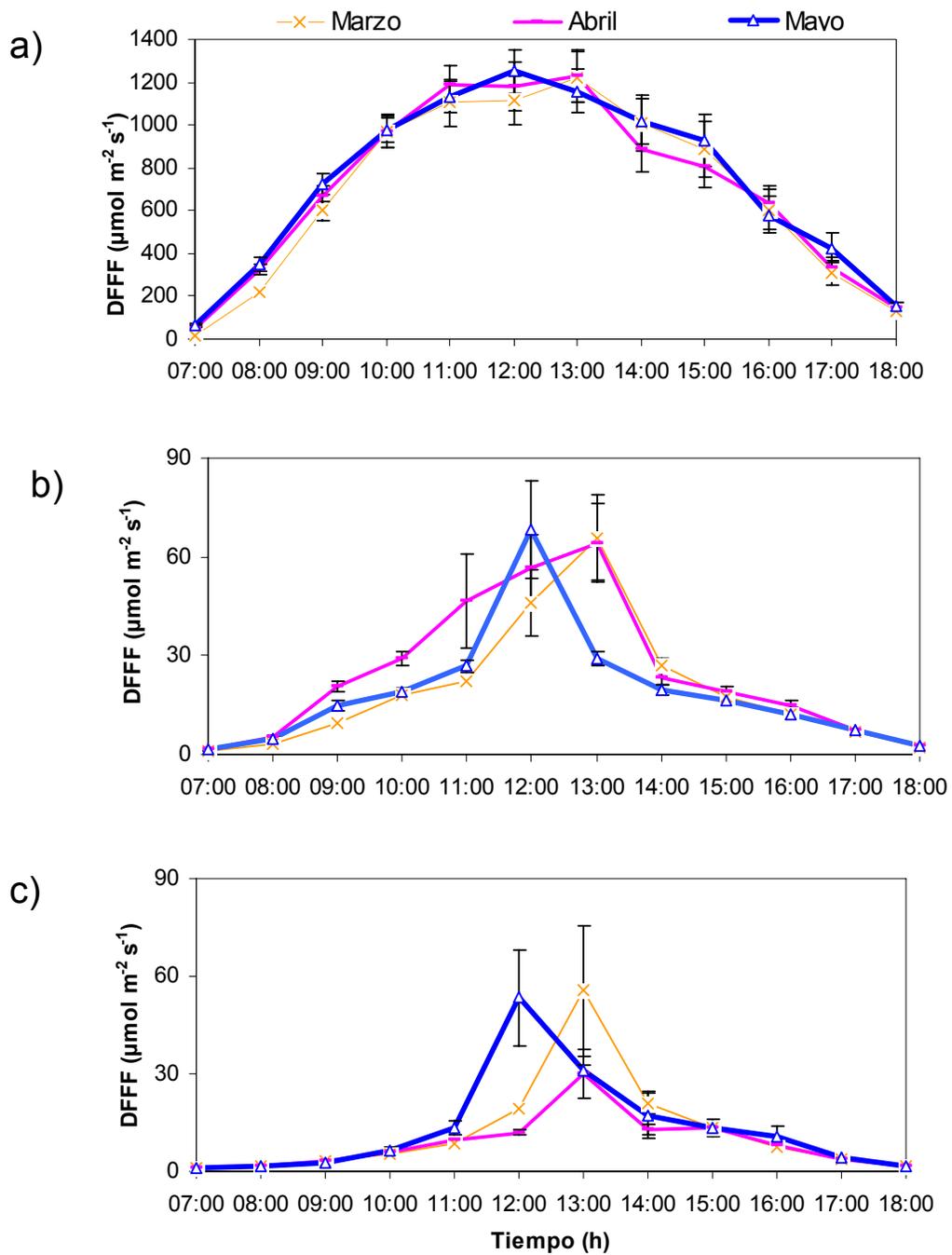


Figura 9. Curso diario de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) para: a) pastizal, b) 10 m y c) 70 m hacia el interior del fragmento durante los meses de marzo, abril y mayo del año 2006.

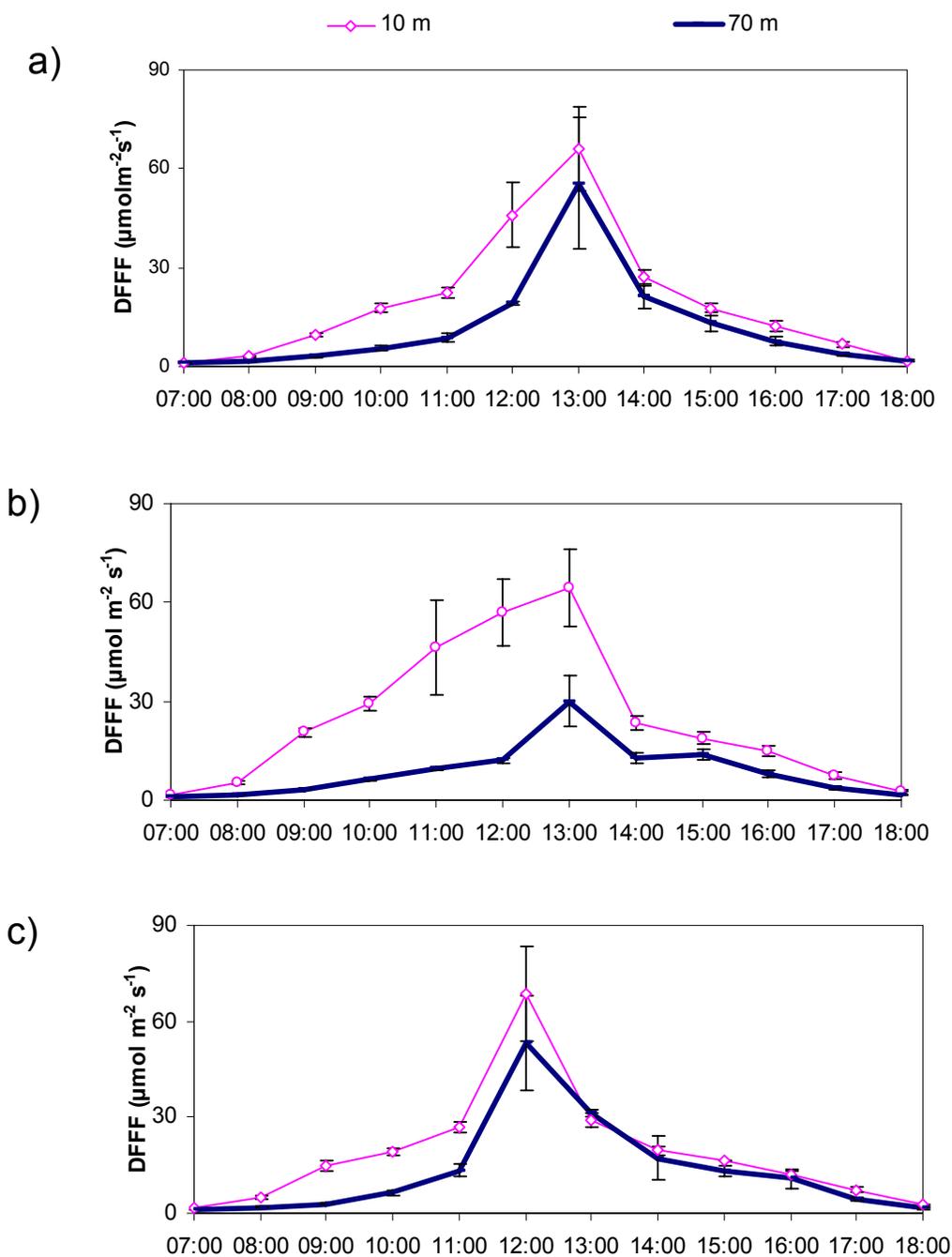


Figura 10. Curso diario de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) a los 10 y 70 m hacia el interior del fragmento durante los meses de: a) marzo, b) abril y c) mayo del año 2006.

Como era de esperarse, los valores promedios de la DFFF fueron mayores en el pastizal y a medida que se entra a la selva este parámetro va disminuyendo, siendo mayor en algunas horas del día a los 10 m en relación a los 70 m del fragmento (Figura 10).

Las horas del día en las que se encontró una DFFF promedio significativamente mayor a los 10 m en comparación a los 70 m fueron: para el mes de marzo: desde las 09:00 h hasta las 13:00 h (Figura 10a); para el mes de abril desde las 09:00 h hasta las 14:00 h (Figura 10b); y para el mes de mayo: desde las 09:00 h hasta las 12:00 h (Figura 10c).

6.2. Supervivencia en el fragmento de selva

La supervivencia de las plántulas de *M. acuminata* fue similar en los dos ambientes (Figura 11), permaneciendo por encima del 80 % tanto en el borde como en el interior del fragmento desde febrero 2006 hasta febrero 2007. A los 12 meses (enero 2007) la supervivencia de *M. acuminata* fue del 89 % en el borde y del 87 % en el interior del fragmento. A los 16 meses (mayo 2007) la supervivencia de *M. acuminata* se mantuvo alta en ambos ambientes (80 % y 69 % para borde e interior respectivamente), con una disminución de la supervivencia en el interior del fragmento del 11 %. La supervivencia de *M. acuminata* no fue significativamente ($p=0,01$) afectada por el segundo período de sequía y por las diferencias ambientales borde-interior (Figura 11 y Tabla 1).

En *A. triplinervia* la supervivencia de las plántulas a los 12 meses fue del 80 % en el borde y del 58 % en el interior del fragmento (Figura 11). A los 16 meses la supervivencia de *A. triplinervia* descendió marcadamente en los dos ambientes (49 % y 27 % para el borde e interior respectivamente). La supervivencia de *A. triplinervia* fue notablemente afectada por el segundo período de sequía y por las diferencias ambientales borde-interior (Figura 11 y Tabla 1). La supervivencia de las plántulas de *A. triplinervia* fue significativamente ($p=0,01$) mayor en el borde (Figura 11).

Comparativamente la supervivencia de las plántulas entre *M. acuminata* y *A. triplinervia* en el borde, fue significativamente ($p=0,01$) mayor en *M. acuminata* a los

13 (febrero 2007) y 16 meses (mayo 2007), mientras que a lo largo de los 12 meses no hubo diferencias significativas ($p=0,01$) entre las dos especies en este ambiente.

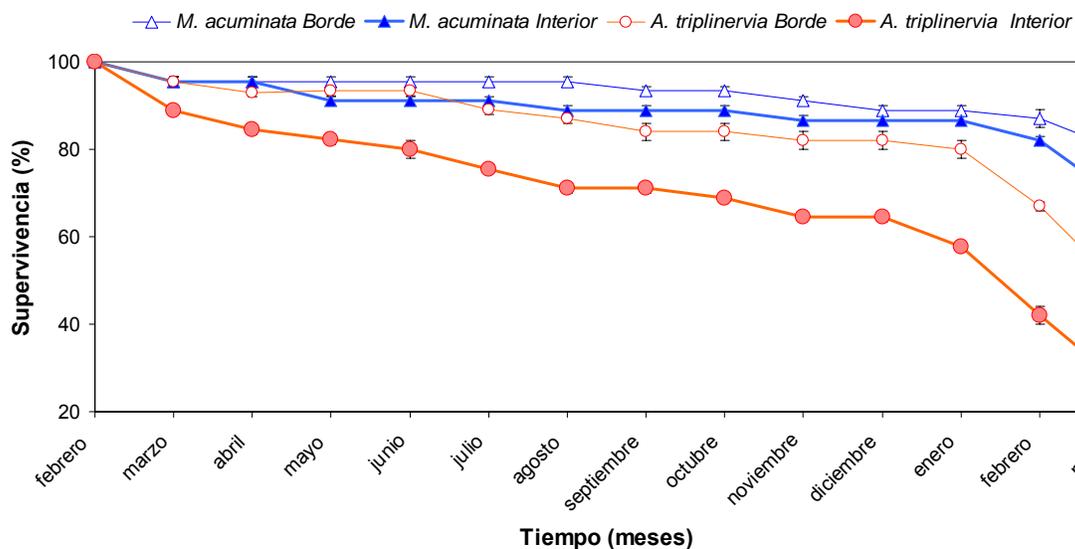


Figura 11. Curvas de supervivencia de plántulas de *Myrcia acuminata* y *Alchornea triplinervia* desde febrero 2006 a mayo 2007 en el borde e interior del fragmento de la selva nublada en la cuenca alta del río Capaz, Mérida - Venezuela.

Tabla 1. Mortalidad (%) de plántulas de *Myrcia acuminata* y *Alchornea triplinervia* desde febrero del 2006 a mayo 2007 en el borde e interior de un fragmento de la selva nublada en la cuenca alta del río Capaz, Mérida - Venezuela.

	<i>M. acuminata</i> Borde	<i>M. acuminata</i> Interior	<i>A. triplinervia</i> Borde	<i>A. triplinervia</i> Interior
Muertas con cotiledón	1	7	4	12
Muertas 30 días después de perder los cotiledones	4	6	5	9
Muertas > de 30 días después de perder los cotiledones	6	5	12	14
Muertas durante el segundo período de sequía	9	13	30	38
Total de muertas a los 12 meses	11	13	20	42
Total de muertas a los 16 meses	9	18	31	31
Total de plántulas muertas	20	31	51	73

En el interior del fragmento la supervivencia de las plántulas fue significativamente ($p=0,01$) mayor en *M. acuminata* a lo largo de los 16 meses de registro (Figura 11). Además se observó que las plántulas de ambas especies tardan más de un año para perder totalmente los cotiledones (Figura 12). El porcentaje (%) de cotiledones en las plántulas de *A. triplinervia* fue similar en los dos ambientes a lo largo de los 16 meses. En las plántulas de *M. acuminata* el porcentaje (%) de cotiledones en los dos ambientes fue similar en algunos meses (agosto a octubre 2006), pero a partir del mes de noviembre el porcentaje (%) de plántulas con cotiledones disminuye en el borde siendo ligeramente ($p=0,01$) mayor en el interior del fragmento. A los 16 meses el porcentaje (%) de plántulas con cotiledones en *A. triplinervia* fue nula en los dos ambientes, mientras que en *M. acuminata* fue del 9 % en el borde y del 13 % en el interior del fragmento (Figura 12).

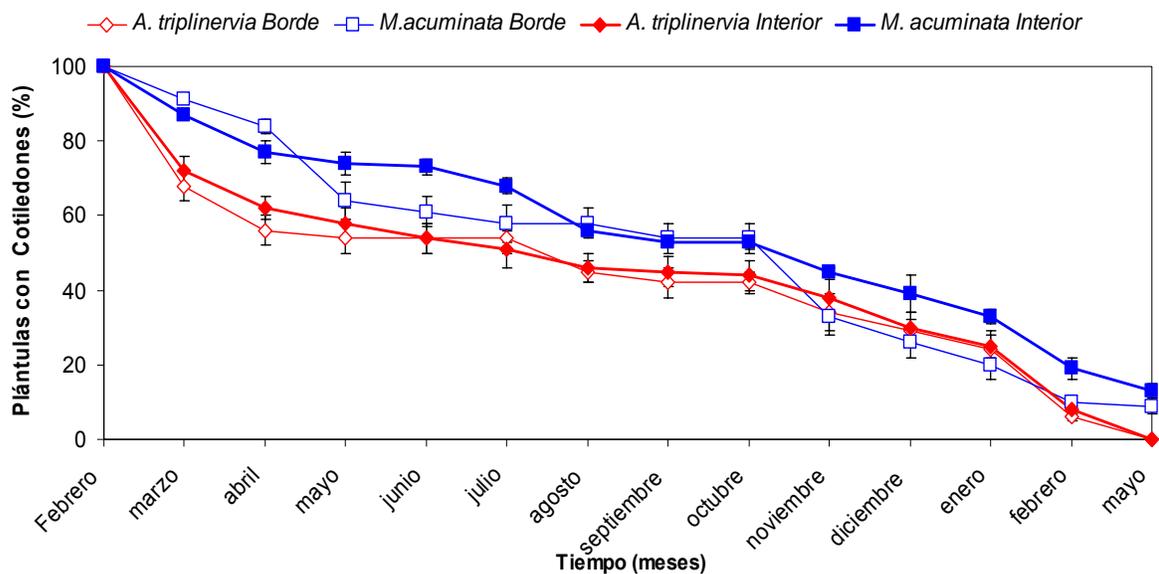


Figura 12. Porcentaje (%) de plántulas que permanecen con cotiledones de *Myrcia acuminata* y *Alchornea triplinervia* desde febrero 2006 a mayo 2007 en el borde e interior del fragmento de la selva nublada en la cuenca alta del río Capaz, Mérida - Venezuela.

6.3. Supervivencia en el pastizal

La supervivencia de los individuos juveniles transplantados al pastizal de *M. acuminata* y *A. triplinervia* fue similar desde el tiempo en que se comenzó a registrar la supervivencia (septiembre 2006) hasta enero 2007. En ambas especies se observó una primera disminución de la supervivencia en el segundo mes (octubre) del 18 % en *A. triplinervia* y del 22 % en *M. acuminata*, el mayor descenso ocurrió durante el período de sequía entre el quinto (enero 2007) y sexto mes (febrero 2007). En este último mes la diferencia de supervivencia entre las dos especies aumentó en un 21 % presentando ambas especies una escasa supervivencia al cabo de seis meses (4 y 25 % para *M. acuminata* y *A. triplinervia* respectivamente). A los nueve meses (mayo 2007) se observó que la supervivencia en *M. acuminata* es nula, mientras que en *A. triplinervia* logró sobrevivir sólo el 21 % (Figura 13).

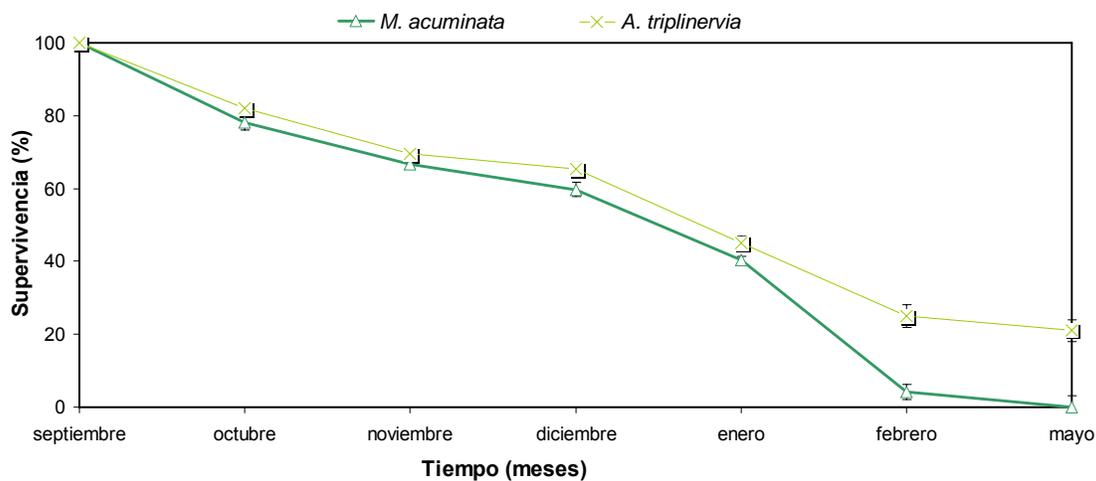


Figura 13. Curvas de supervivencia de individuos juveniles de *Myrcia acuminata* y *Alchornea triplinervia* en la matriz de pastizal que rodea la selva nublada en la cuenca alta del río Capaz, Mérida - Venezuela.

6.4. Variables microclimáticas e Intercambio de gases

El conjunto de datos de intercambio de gases y variables microclimáticas obtenidos de tres cursos diarios realizados tanto en el período húmedo como en el período seco en *M. acuminata* y *A. triplinervia* en el borde e interior del fragmento, se agruparon y se promediaron por período como se muestra en la Tabla 2, y en cada

período se promediaron de acuerdo a las horas de mediciones: Mañana (9:00 a 11:00 h.), mediodía (12:00 a 12:59 h) y tarde (13:00 a 15:00 h) comparándose así el curso diario promedio de las variables microclimáticas (Figura 14 y 15) y ecofisiológicas (Figura 16 y 17) por período. Los valores promedios y máximos de estas variables registradas en ambas especies en los dos ambientes de estudio para el período húmedo y período seco se muestran en el anexo en las Tablas 1 y 2.

Los valores promedios de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) registrados en *M. acuminata* y *A. triplinervia* tanto en el período húmedo como en el período seco son bajos, manteniéndose por debajo de los $130 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La intercepción de la DFFF por el dosel y la nubosidad continua determina los bajos niveles de luminosidad que llega al piso del bosque. Este parámetro fue mayor en el borde y en el período seco (Figura 14, 15 y Tabla 2 de anexo). En ambas especies y en los dos ambientes la DFFF, temperatura del aire (T_a), temperatura foliar (T_f) y la diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV), describen un patrón similar particular en cada período, debido a que los tres últimos parámetros dependen del primer parámetro. En el período húmedo estas variables aumentan hasta alcanzar el máximo valor promedio y el máximo absoluto al mediodía, y luego disminuyen en horas de la tarde (Figura 14 y Tabla 1 de anexo), mientras que en el período seco siguen aumentando alcanzando su valor máximo promedio y el máximo absoluto en horas de la tarde (Figura 15 y Tabla 2 de anexo). Los valores promedios y el máximo absoluto de la T_a , T_f y DPV en ambas especies, fueron mayores en el borde. En estas variables no se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre períodos, sólo hubo diferencias ($p < 0,05$) entre ambientes. Los valores de la DPV fueron bajos, por debajo de 1 Kpa, alcanzando en el borde un máximo de 0,8 Kpa en *A. triplinervia* en ambos períodos y en *M. acuminata* en el período seco, mientras que en el interior, el valor máximo fue de 0,3 registrado en *M. acuminata* en ambos períodos y en *A. triplinervia* en el período húmedo. No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) en la DPV promedio entre ambas especies (Tabla 1 y 2 de anexo).

La humedad relativa se mantiene en valores altos a lo largo del día, registrándose valores máximos: en el período húmedo del 92 % y en el período seco del 89 % en el interior del fragmento, mientras que en el borde fue del 88 % en el período húmedo y del 85 % en el período seco en horas de la mañana. Entre períodos y

entre ambientes no se registraron diferencias significativas ($p < 0,05$) en la humedad relativa. Los valores promedios de la humedad relativa muestran un comportamiento opuesto a la DFFF, alcanzando el mínimo promedio donde se alcanza el máximo promedio de la DFFF particular para cada período. La humedad relativa fue ligeramente ($p < 0,05$) mayor en el interior del fragmento (Tabla 1 y 2 de anexo).

En ambas especies, en los dos ambientes, la pérdida de agua por transpiración (E) y la conductancia estomática (Gs) se encuentran correlacionadas linealmente en los dos períodos (Figura 18 y 19). Comparativamente entre ambientes hubo diferencias significativas ($p < 0,05$) en los valores promedios de Gs y E en ambas especies a lo largo del día, siendo mayor en el borde en el período seco (Figura 17). En el período húmedo los valores promedios de Gs y E en ambas especies fue diferente: *A. triplinervia* sigue un comportamiento similar a lo que ocurrió en el período seco, mientras que en *M. acuminata* los valores promedios de Gs y E fueron significativamente ($p < 0,05$) mayor en el borde en horas de la mañana y en el interior del fragmento al mediodía, donde presentó el máximo promedio de estas variables (Figura 16). Los valores promedios de Gs y E fueron significativamente ($p < 0,05$) mayor en el período húmedo (Tabla 2). La relación entre la DPV y Gs (Figuras 20 y 21) correspondientes a los cursos por períodos en las dos especies sugieren que valores de DPV por encima de 0,3 KPa para *A. triplinervia* en el período seco y *M. acuminata* en el período húmedo, y de 0,4 KPa para *A. triplinervia* en el período húmedo en el borde del fragmento, constituyen un umbral para que ocurra un cierre estomático parcial.

La Asimilación de CO_2 (A) y la eficiencia en el uso de agua (EUA) en ambas especies sigue el patrón particular que presentó la DFFF para cada período. En el período húmedo, ambas especies alcanzan el valor máximo promedio de la A y EUA al mediodía en ambos ambientes, mientras que en el período seco, ocurrió en la tarde (Figura 16 y 17). La A y la EUA en *M. acuminata* y *A. triplinervia* en ambos períodos fue mayor ($p < 0,05$) en el borde, siendo significativamente ($p < 0,05$) mayor la A y la EUA en *A. triplinervia* en los dos ambientes (Figura 16 y 17). La A y la EUA de ambas especies fue mayor ($p < 0,05$) en el período seco (Tabla 2).

Tabla 2. Valores promedios de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (Gs), tasa de asimilación (A), eficiencia en el uso de agua (EUA), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta) y humedad relativa del aire (HR); para todas las mediciones realizadas durante el período húmedo (n=3) y período seco (n=3) con su respectivo error estándar (\pm) y el valor máximo absoluto entre paréntesis.

Especie	Ambiente	Período	DFFF ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	A ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Gs ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	EUA (mmol mol^{-1})	DPV (KPa)	Tf ($^{\circ}\text{C}$)	Ta ($^{\circ}\text{C}$)	HR (%)
<i>A. triplinervia</i>	Borde	Húmedo	54,71 \pm 7,91 * ** (438)	1,10 \pm 0,02* ** + (3,99)	160,91 \pm 7,18* **+ (260)	0,95 \pm 0,11 * (1,29)	0,84 \pm 0,10* **+ (3,09)	0,23* \pm 0,05	16,48 \pm 0,29	17,95 \pm 0,45	80,13 \pm 3,47
		Seco	79,22 \pm 8,83 ** (515)	1,41 \pm 0,12 ** (3,99)	68,84 \pm 3,65 ** (220)	0,66 \pm 0,02 (1,39)	2,26 \pm 0,18 **+ (6,28)	0,37 \pm 0,07	17,12 \pm 0,64	18,34 \pm 0,61	75,67 \pm 3,84
<i>A. triplinervia</i>	Interior	Húmedo	24,04 \pm 2,67 (100)	0,30 \pm 0,03* + (0,99)	132,13 \pm 7,75 * ** + (210)	0,92 \pm 0,03 * + (1,27)	0,35 \pm 0,04 * + (1,18)	0,09* \pm 0,01	15,43 \pm 0,33	16,60 \pm 0,45	88,00 \pm 1,15
		Seco	37,63 \pm 4,42 (219)	0,71 \pm 0,07 + (2,99)	50,34 \pm 3,26 ** (210)	0,56 \pm 0,03 (1,41)	1,33 \pm 0,14 + (9,07)	0,18 \pm 0,03	15,09 \pm 0,64	16,34 \pm 0,79	84,00 \pm 2,08
<i>M. acuminata</i>	Borde	Húmedo	51,62 \pm 5,82 * ** (290)	0,51 \pm 0,06* ** (2,26)	112,64 \pm 4,53 * (140)	1,07 \pm 0,03 * (1,42)	0,34 \pm 0,05* ** (1,59)	0,23* \pm 0,06	16,43 \pm 0,34	17,95 \pm 0,45	80,13 \pm 3,47
		Seco	81,57 \pm 6,39 ** (150)	1,19 \pm 0,09 ** (2,70)	66,00 \pm 2,25 (80)	0,74 \pm 0,02 ** (1,00)	1,64 \pm 0,13 ** (3,93)	0,34 \pm 0,07	16,92 \pm 0,55	18,34 \pm 0,61	75,67 \pm 3,84
<i>M. acuminata</i>	Interior	Húmedo	26,83 \pm 2,73 (70)	0,11 \pm 0,01* (0,80)	108,64 \pm 7,93 * (210)	1,06 \pm 0,07 * (1,86)	0,18 \pm 0,02 * (0,53)	0,08* \pm 0,02	15,35 \pm 0,40	16,60 \pm 0,45	88,00 \pm 1,15
		Seco	33,11 \pm 3,00 (133)	0,46 \pm 0,06 (2,00)	51,60 \pm 3,43 (190)	0,59 \pm 0,02 (1,18)	0,93 \pm 0,11 (4,39)	0,16 \pm 0,01	15,00 \pm 0,55	16,34 \pm 0,79	84,00 \pm 2,08

*diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba U Mann-Whitney) entre períodos para una especie en un mismo ambiente.

**diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba U Mann-Whitney) entre ambientes para una especie en un mismo período

+ diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba U Mann-Whitney) entre especies para un mismo ambiente y un mismo período

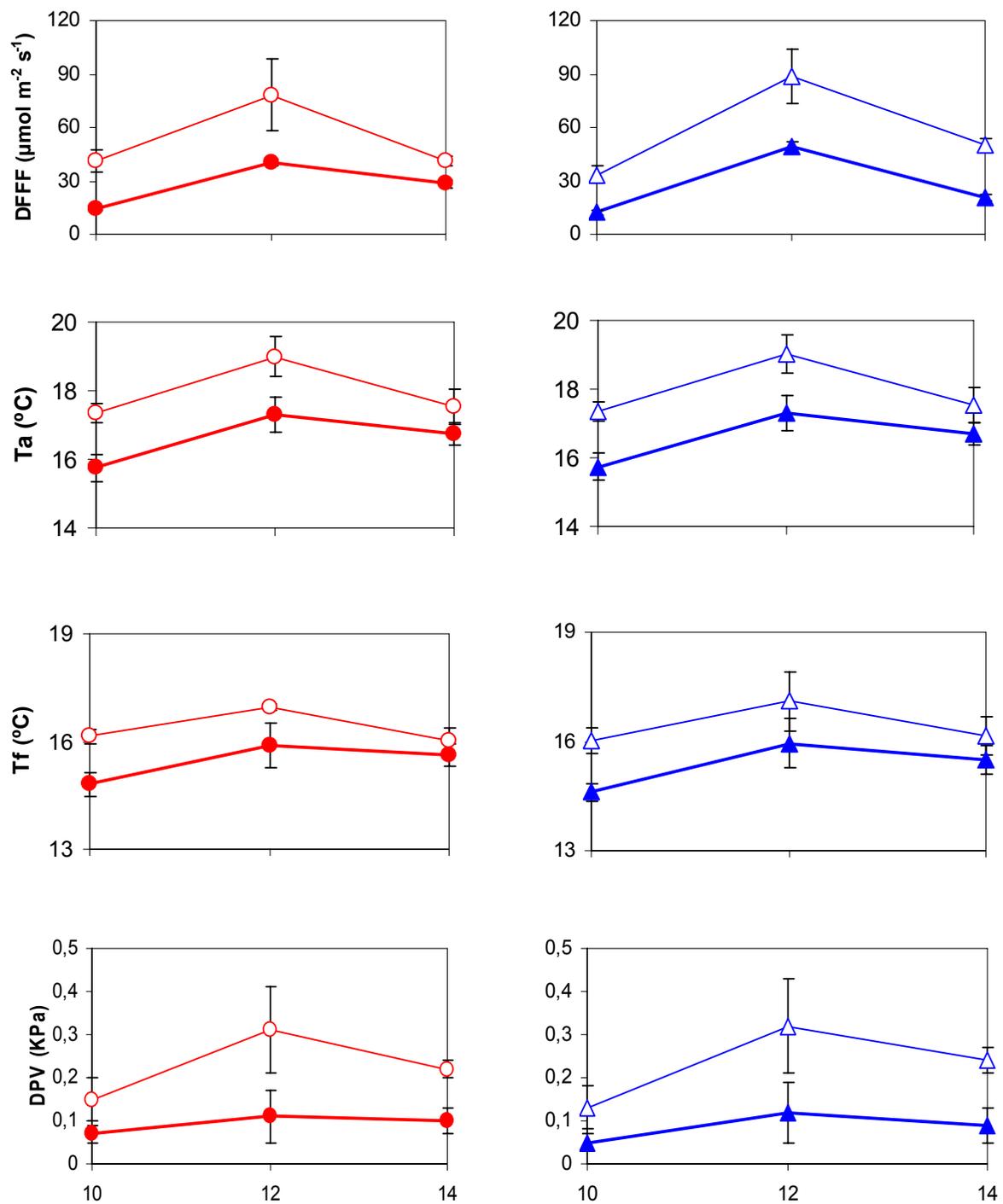


Figura 14. Curso diario de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), temperatura del aire (Ta), temperatura foliar (Tf) y diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) en *A. triplinervia* borde (-o-) e interior (-●-) y *M. acuminata* borde (-△-) e interior (-▲-) para el período húmedo.

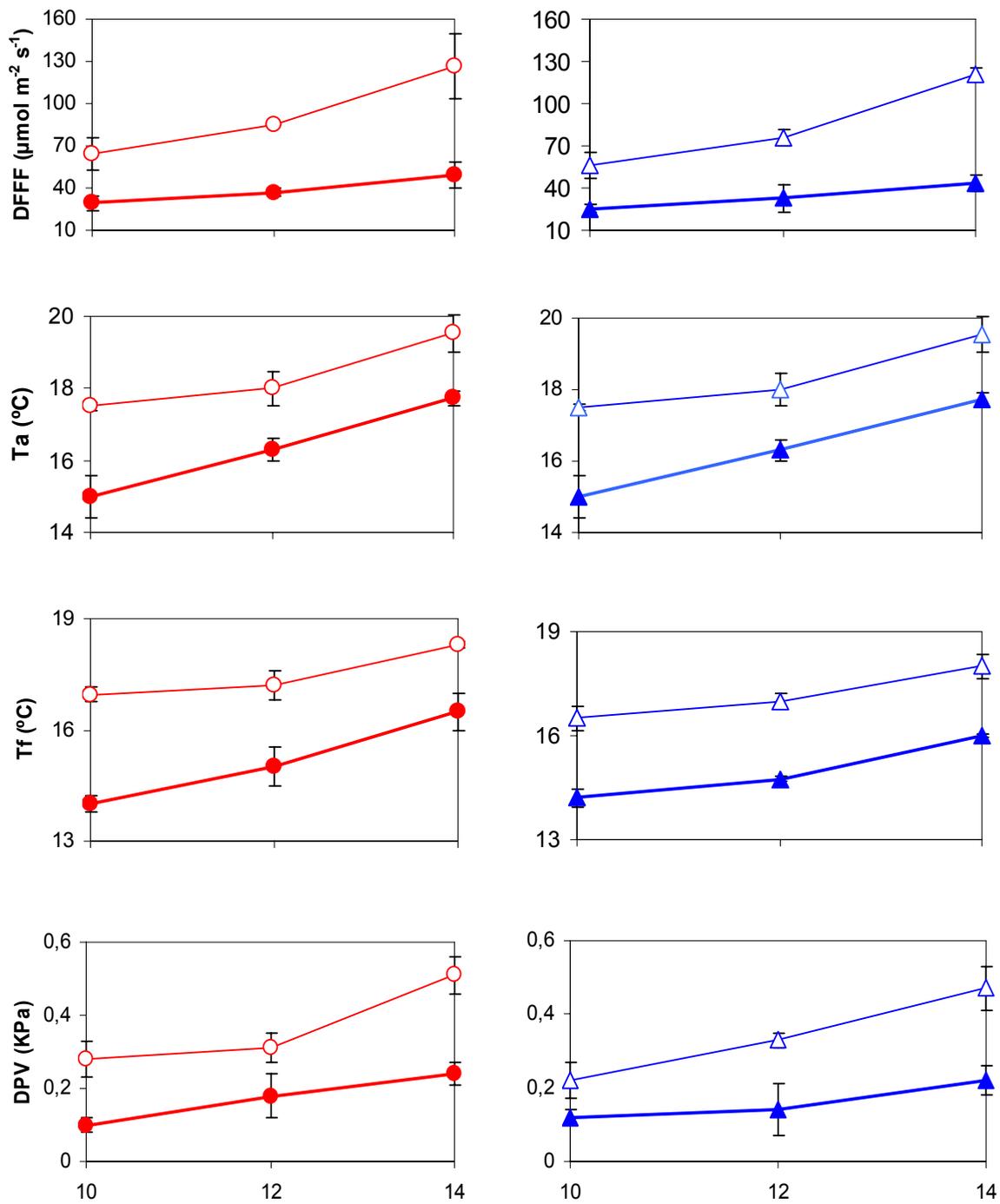


Figura 15. Curso diario de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), temperatura del aire (Ta), temperatura foliar (Tf) y diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) en *A. triplinervia* borde (-o-) e interior (-●-) y *M. acuminata* borde (-△-) e interior (-▲-) para el período seco.

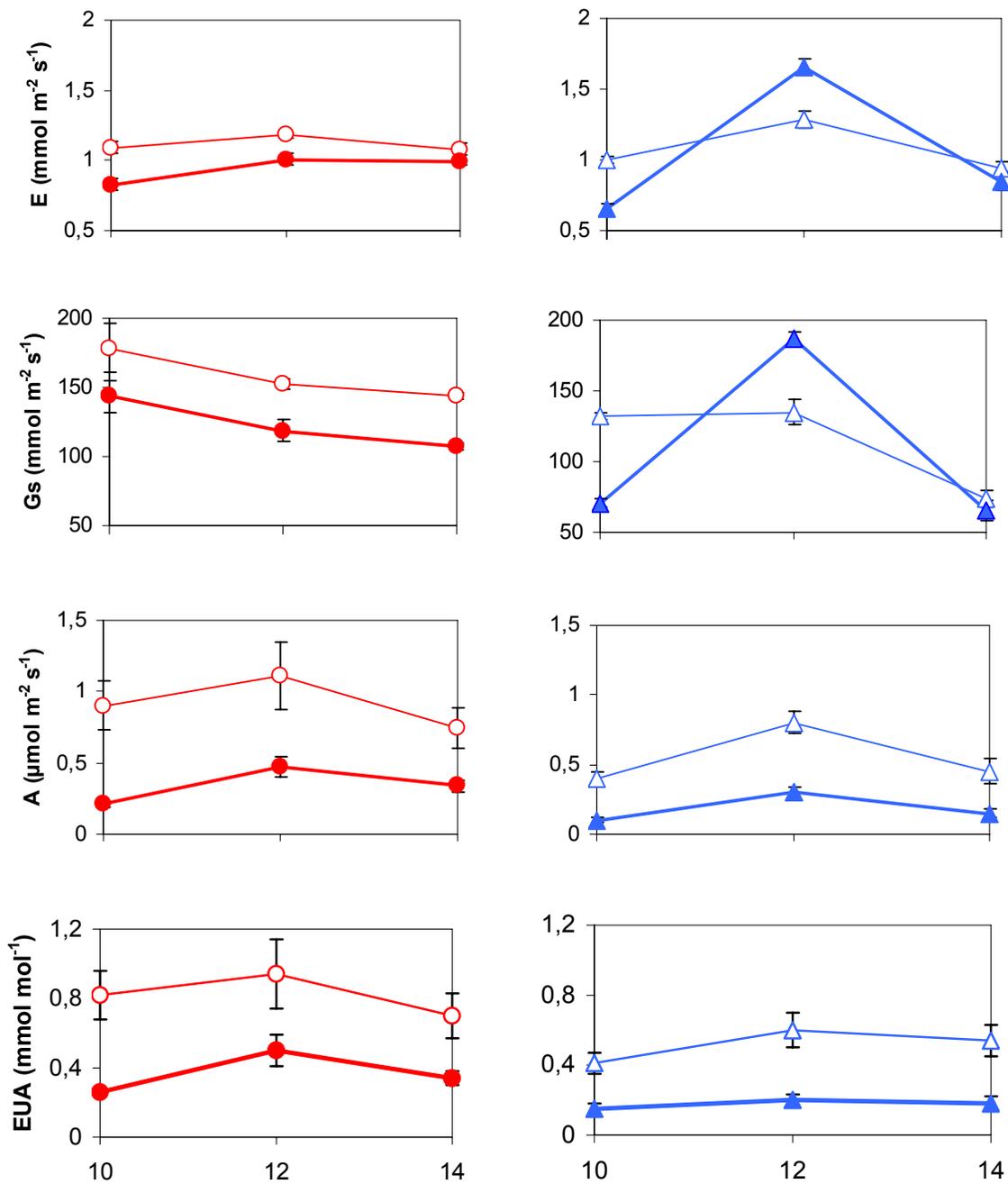


Figura 16. Curso diario de transpiración (E), conductancia estomática (Gs), asimilación neta (A) y eficiencia en el uso de agua (EUA) en *A. triplinervia* borde (-○-) e interior (-●-) y *M. acuminata* borde (-△-) e interior (-▲-) para el período húmedo.

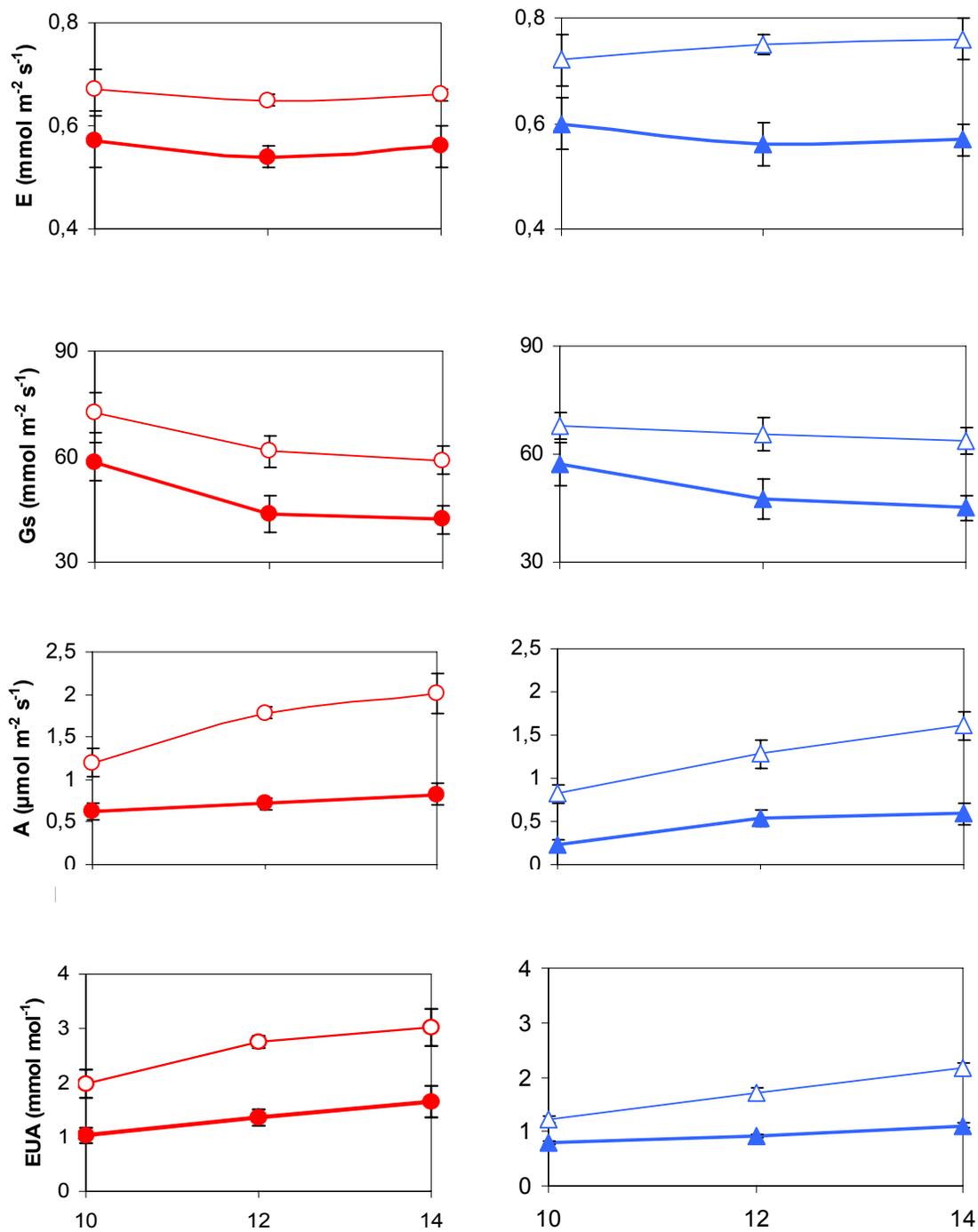


Figura 17. Curso diario de transpiración (E), conductancia estomática (Gs), asimilación neta (A) y eficiencia en el uso de agua (EUA) en *A. triplinervia* borde (-o-) e interior (-●-) y *M. acuminata* borde (-△-) e interior (-▲-) para el período seco.

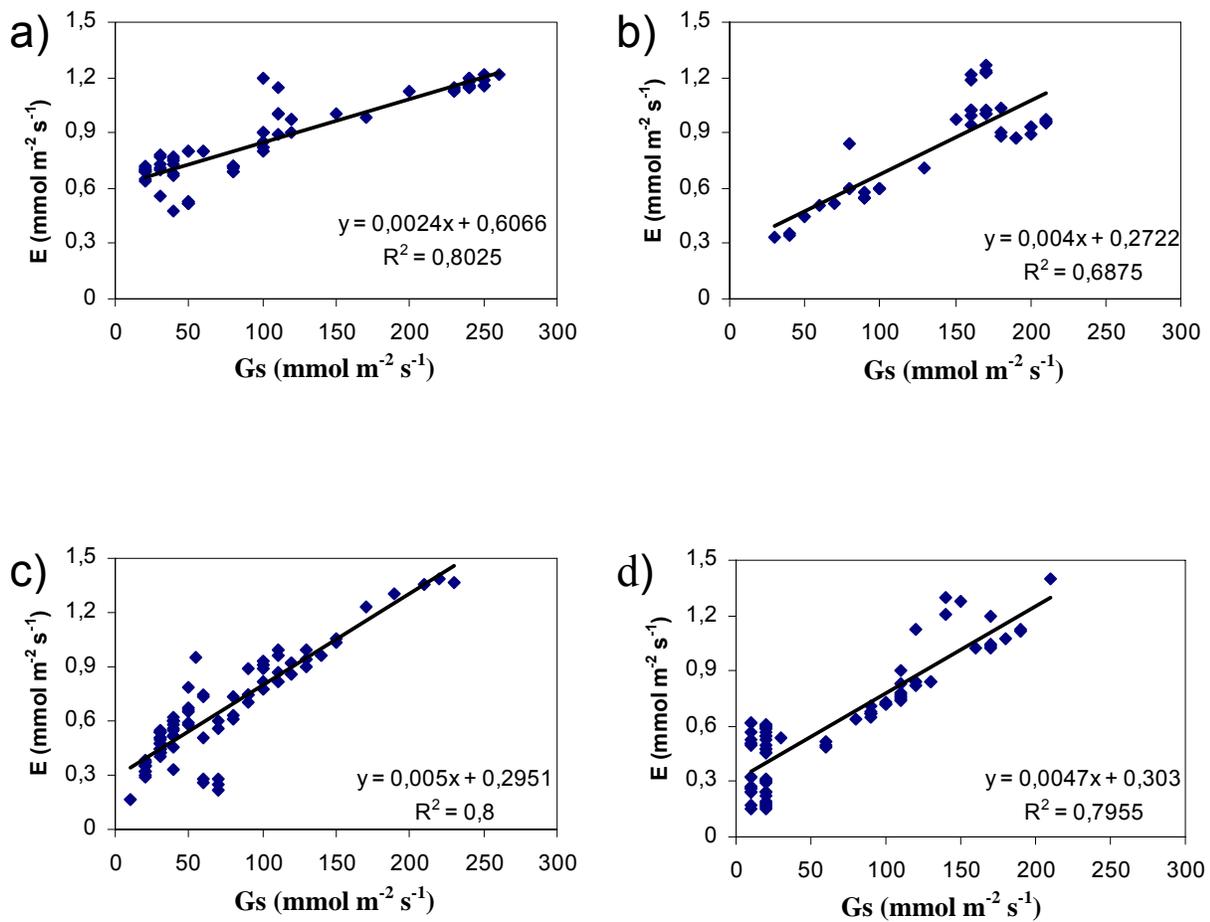


Figura 18. Relación entre la transpiración (E) y conductancia estomática (Gs) para *Alchornea triplinervia* en los diferentes períodos y ambientes: a) Período Húmedo Borde, b) Período Húmedo Interior, c) Período seco Borde y d) Período Seco Interior.

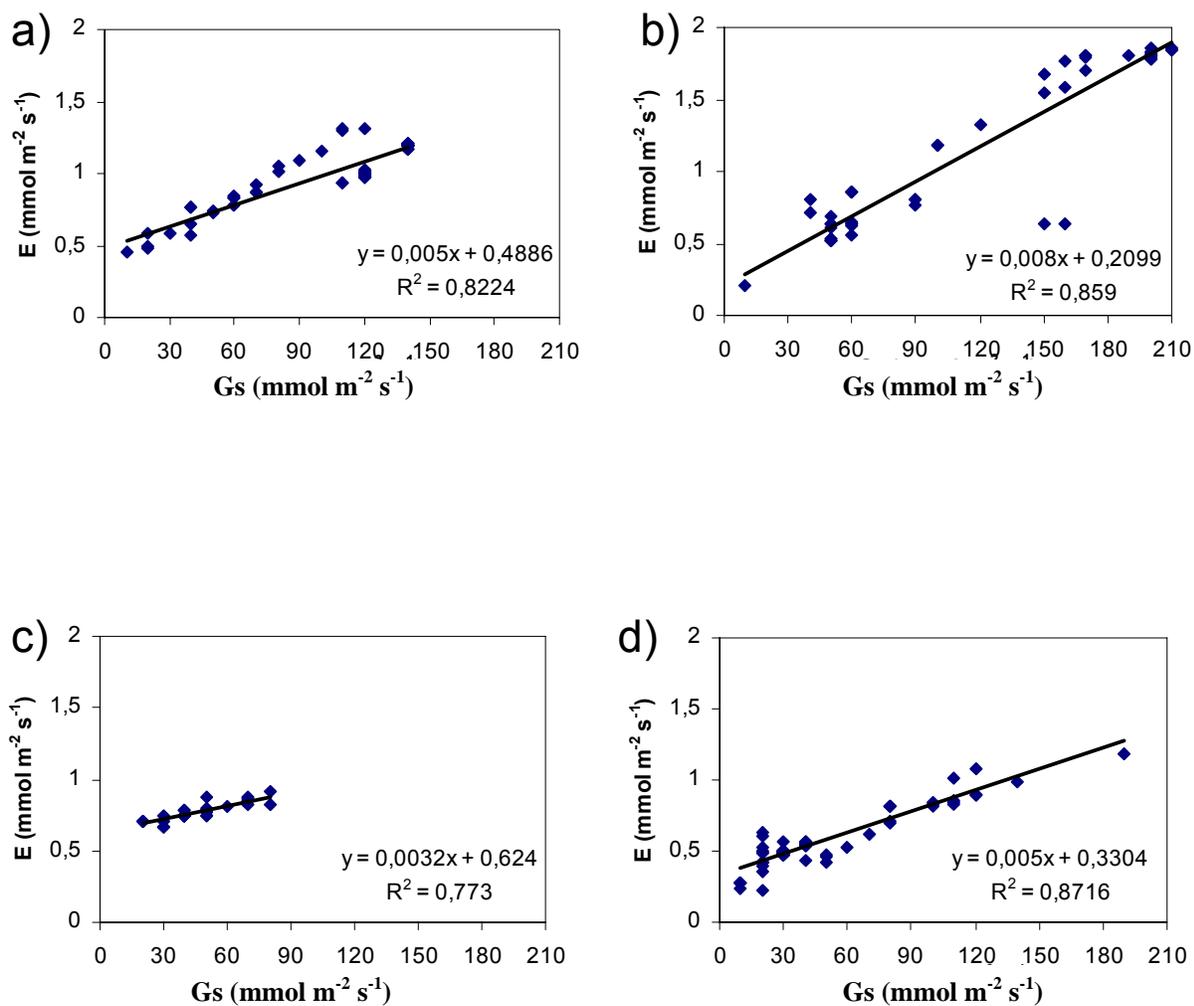


Figura 19. Relación entre la transpiración (E) y conductancia estomática (Gs) para *Myrcia acuminata* en los diferentes períodos y ambientes: a) Período Húmedo Borde, b) Período Húmedo Interior, c) Período Seco Borde y d) Período Seco Interior

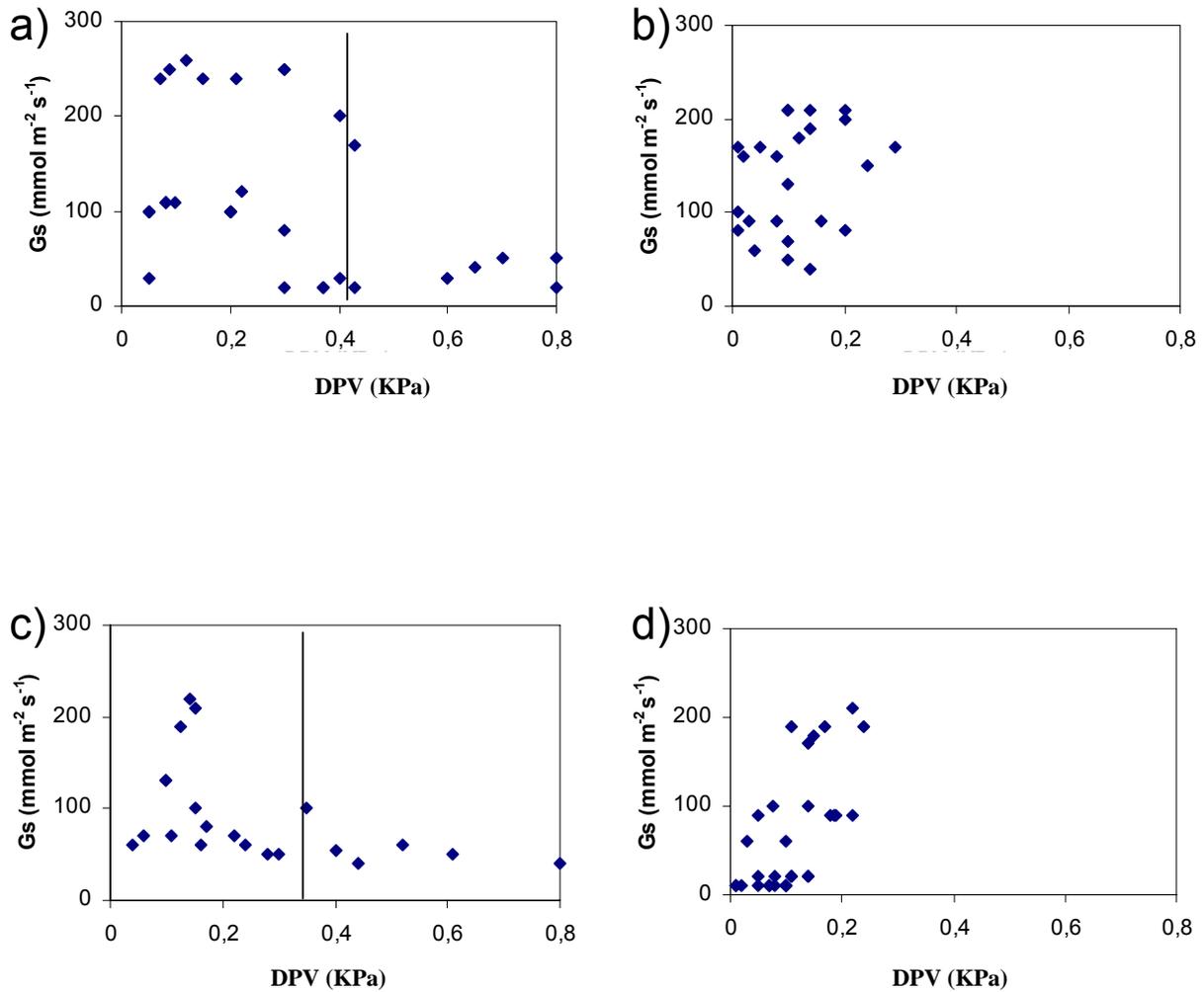


Figura 20. Relación entre la conductancia estomática (G_s) y la diferencia de presión de vapor hoja - aire (DPV) para *Alchornea triplinervia* en los diferentes periodos y ambientes: a) Período Húmedo Borde, b) Período Húmedo Interior, c) Período Seco Borde y d) Período Seco Interior.

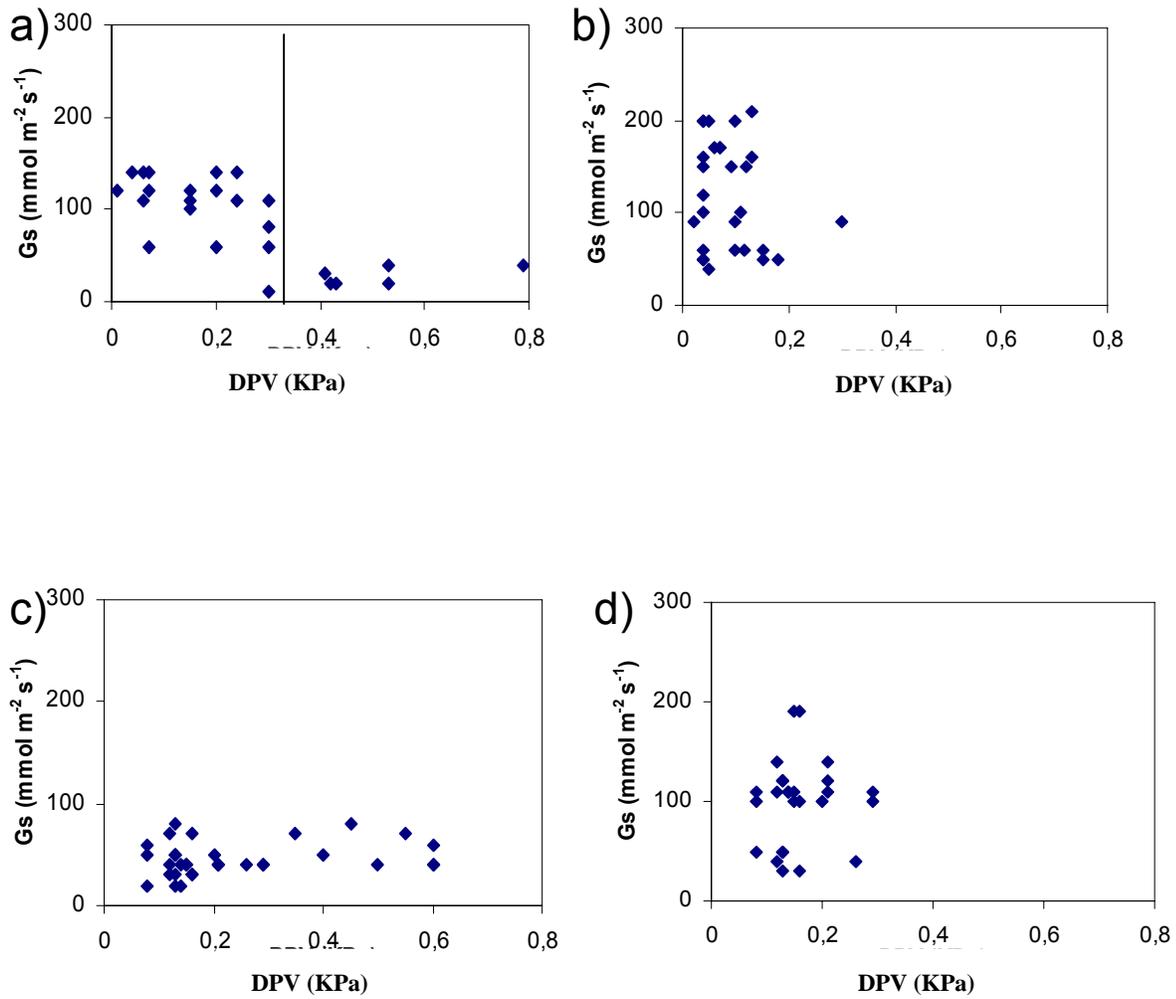


Figura 21. Relación entre la conductancia estomática (G_s) y la diferencia de presión de vapor hoja - aire (DPV) para *Myrcia acuminata* en los diferentes periodos y ambientes: a) Período Húmedo Borde, b) Período Húmedo Interior, c) Período Seco Borde y d) Período Seco Interior.

6.5. Respuesta Fotosintética a la Luz

La respuesta fotosintética a la luz por unidad de área foliar, para juveniles de *A. triplinervia* y *M. acuminata* en el borde e interior del fragmento, se muestran en la Figura 22 y Tabla 3.

El punto de saturación de luz en el borde fue mayor ($p < 0,05$) en *A. triplinervia* (400 y 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) respecto a *M. acuminata* (200 y 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mientras que, en el interior este parámetro se registró entre 100 y 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para ambas especies (Figura 22).

El punto de compensación de luz promedio fue significativamente ($p < 0,05$) mayor para los individuos de las dos especies que crecen en el borde (6,79 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 5,49 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *A. triplinervia* y *M. acuminata* respectivamente) en relación al interior (1,80 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 1,58 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *A. triplinervia* y *M. acuminata* respectivamente) del fragmento. En el interior el punto de compensación de luz en las dos especies fue similar (Tabla 3). En general, estos puntos de compensación de luz son bajos en ambas especies acoplados con los bajos niveles de luz registrados en el sotobosque, lo cual permite mantener un balance positivo de carbono durante la mayor parte del día.

En cuanto a la tasa máxima fotosintética (A_{max}) promedio, se observan diferencias significativas ($p < 0,05$) entre especies y entre ambientes. *A. triplinervia* presentó una mayor tasa de asimilación fotosintética ($A_{\text{max}} = 6,13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 3,11 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para borde e interior respectivamente) en los dos ambientes, en comparación con *M. acuminata* ($A_{\text{max}} = 3,91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 1,94 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para borde e interior respectivamente). La A_{max} en ambas especies fue significativamente ($p < 0,05$) mayor en el borde (Tabla 3).

El rendimiento cuántico fue similar entre los individuos de las dos especies que crecen en el borde e interior del fragmento. No se registraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las dos especies y entre los dos ambientes (Tabla 3).

Las tasas de respiración en la oscuridad promedio fueron significativamente ($p < 0,05$) mayor en los individuos de las dos especies que se encontraban en el borde (0,34 y 0,46 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *A. triplinervia* y *M. acuminata* respectivamente) en relación al interior (0,16 y 0,11 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *A. triplinervia* y *M. acuminata*

respectivamente). No se registraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las dos especies (Tabla 3).

6.6. Contenido de nitrógeno y clorofila foliar

En cuanto al contenido de nitrógeno promedio, se observaron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las dos especies y entre los dos ambientes. *A. triplinervia* presentó significativamente mayor contenido de nitrógeno en los dos ambientes (24,33 y 22,19 mg/g para borde e interior respectivamente) en comparación con *M. acuminata* (18,42 y 14,33 mg/g para borde e interior respectivamente). El contenido de nitrógeno promedio en ambas especies fue significativamente ($p < 0,05$) mayor en el borde (Tabla 3).

En el contenido de clorofila foliar promedio, hubo diferencias significativas ($p < 0,05$) sólo entre ambientes, siendo mayor en *A. triplinervia* (7,54 mg/g) y *M. acuminata* (7,11 mg/g) en el borde. En la relación clorofila/nitrógeno y relación clorofila a/b no existen diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las dos especies y entre los dos ambientes (Tabla 3).

6.7. Área foliar específica

En relación al área foliar específica promedio, se registraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las dos especies y entre los dos ambientes. *A. triplinervia* presentó significativamente ($p < 0,05$) mayor área foliar específica para los dos ambientes (185,80 y 291,80 cm²/g para borde e interior respectivamente) que *M. acuminata* (92,53 y 142,50 cm²/g para borde e interior respectivamente). El área foliar específica en ambas especies fue significativamente ($p < 0,05$) mayor en el interior (Tabla 3).

Tabla 3. Características fotosintéticas de hojas expandidas en individuos juveniles de *A. triplinervia* y *M. acuminata* (n=3) crecidas en el borde e interior del fragmento de estudio. Se presenta la media con su respectivo error estandar (\pm).

	<i>A. triplinervia</i>	<i>M. acuminata</i>
Respiración Oscuridad ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$)		
Borde	-0,34 \pm 0,07 *	-0,46 \pm 0,09 *
Interior	-0,16 \pm 0,06	-0,11 \pm 0,11
Pto. Compensación de luz ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$)		
Borde	6,79 \pm 0,59 *	5,49 \pm 0,10 *
Interior	1,80 \pm 0,47	1,58 \pm 1,30
Rendimiento Cuántico (mol CO ₂ /mol fotones)		
Borde	0,040 \pm 0,01	0,039 \pm 0,00
Interior	0,037 \pm 0,02	0,034 \pm 0,07
Tasa Fotosintética máxima ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$)		
Borde	6,13 \pm 0,93 * **	3,91 \pm 0,40 *
Interior	3,11 \pm 0,09 **	1,94 \pm 0,50
Tasa Fotosintética máxima ($\mu\text{mol mol N}^{-1}\text{seg}^{-1}$)		
Borde	66,63 \pm 4,56 * **	28,22 \pm 1,16 *
Interior	57,59 \pm 3,89 **	24,97 \pm 2,18
Contenido de Nitrógeno (mg/g)		
Borde	24,33 \pm 0,39 * **	18,42 \pm 0,06 *
Interior	22,19 \pm 0,79 **	14,33 \pm 0,13
Contenido de Clorofila (mg/g)		
Borde	7,54 \pm 1,84 *	7,11 \pm 0,30 *
Interior	5,59 \pm 0,13	5,19 \pm 0,16
Relación Clorofila / Nitrógeno		
Borde	0,31 \pm 0,07	0,39 \pm 0,01
Interior	0,25 \pm 0,01	0,36 \pm 0,01
Relación Clorofila a / b		
Borde	2,16 \pm 0,08	2,29 \pm 0,06
Interior	2,53 \pm 0,06	2,82 \pm 0,05
Área Foliar Específica (cm ² /g)		
Borde	185,80 \pm 8,32 * **	92,53 \pm 16,82 *
Interior	291,80 \pm 2,08 **	142,50 \pm 10,65

Los asteriscos corresponden a prueba de U Mann Whitney :

* P < 0,05 entre ambiente para una misma especie

** P < 0,05 entre especies para un mismo ambiente

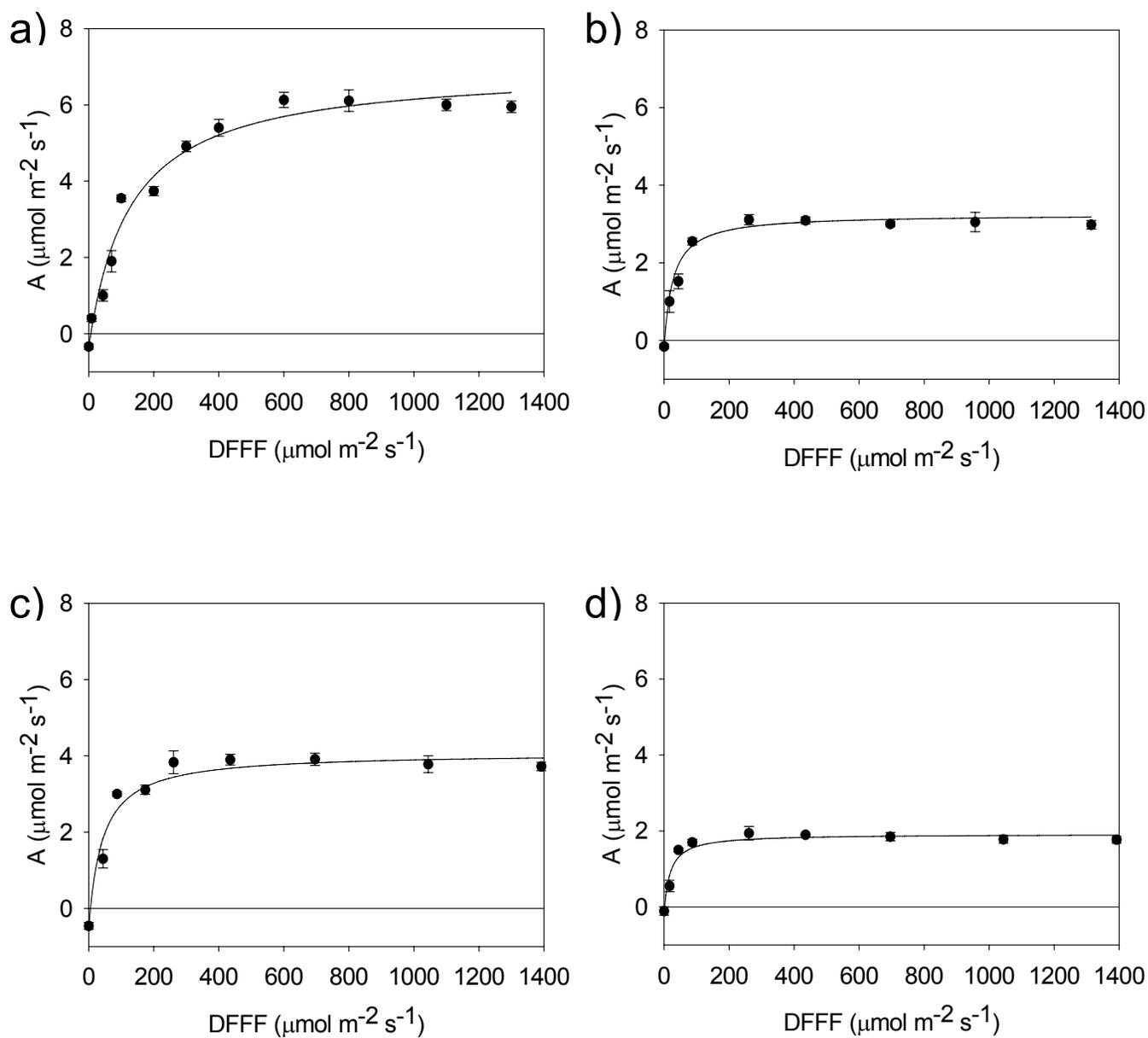


Figura 22. Curvas de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ (A) a la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) bajo condiciones controladas en el campo de *Alchornea triplinervia* en ambientes de: a) Borde, b) Interior, y de *Myrcia acuminata*: c) Borde, d) Interior.

6.8. Contenido hídrico del suelo

En la figura 23, se muestra la variación del contenido relativo de agua del suelo (CRA, % peso seco) medido en el pastizal y en el fragmento (borde e interior) a una profundidad de 10 cm durante los meses de estudio (Febrero 2006 - Mayo 2007) y en la figura 3, la variación de la precipitación durante este mismo tiempo. Se observa que la marcha del CRA coincide con la marcha de la precipitación. Durante el período seco de febrero - marzo del 2006 y febrero - marzo del 2007 tanto en el pastizal como en el fragmento el CRA disminuye, registrándose los mínimos valores en los meses de febrero y marzo del 2007. Durante el período lluvioso de abril a noviembre, se observaron dos máximos en mayo y octubre en la precipitación los cuales coinciden con los máximos de contenido de agua en el suelo, mientras que el mínimo en los meses de julio y agosto. En general, se encontró que el CRA en el pastizal es significativamente ($p < 0,05$) menor en comparación al fragmento, como era de esperarse por ser un ambiente abierto donde la intensidad de luz es alta y rápidamente el suelo tiende a desecarse. En el fragmento no hubo diferencias significativas ($p < 0,05$) en el CRA entre el borde e interior.

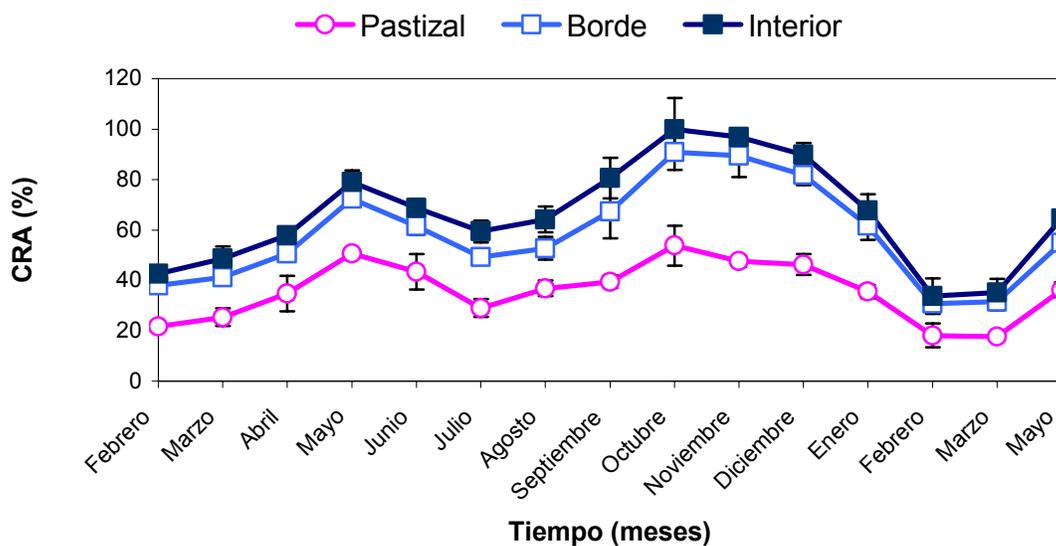


Figura 23. Marcha estacional del contenido relativo de agua del suelo (CRA %) medido a una profundidad de 10cm en el pastizal, en el borde e interior del fragmento desde febrero del 2006 a mayo 2007.

6.9. Potencial hídrico y sus componentes obtenidos de la curva presión – volumen

Con respecto a los valores promedios del potencial hídrico máximo y mínimo ambas especies presentan diferencias significativas ($p < 0,05$) entre períodos, siendo mayor (más cercanos a cero) en el período húmedo (Tabla 4). *A. triplinervia* presentó en los dos ambientes y en ambos períodos valores promedios del potencial hídrico máximo y mínimo significativamente ($p < 0,05$) mayores que *M. acuminata*. No hubo diferencias significativas ($p < 0,05$) para una misma especie entre ambientes para un mismo período. Para los dos períodos del año, ninguna de las dos especies alcanzaron valores de potencial hídrico mínimo cercanos al punto de pérdida de turgor (Tabla 4 y 5).

Los potenciales osmóticos de saturación y el punto de pérdida de turgor promedio fueron significativamente ($p < 0,05$) mayores (menos negativos) en el período húmedo en ambas especies, registrándose valores más negativos en el período seco, lo cual indica que existe un ajuste osmótico que permite mantener parcialmente el turgor de sus tejidos durante los meses de menor pluviosidad (Tabla 5). Los valores promedios del potencial osmótico del punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) en ambos períodos fueron significativamente ($p < 0,05$) mayores en *A. triplinervia* en los dos ambientes en comparación con *M. acuminata*, mientras que en los valores promedios del potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}) no se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las especies.

Los valores promedios de la diferencia entre el potencial osmótico de saturación y el potencial osmótico del punto de pérdida de turgor ($\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$) fueron significativamente ($p < 0,05$) menores en *A. triplinervia* en ambos ambientes en comparación con *M. acuminata* en el período seco, observándose un mayor ajuste osmótico en *M. acuminata*.

Los valores promedios del contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor (CRH^o) y el porcentaje de agua osmótica retenida en el punto de pérdida de turgor (%Agua^o) fueron similares en ambas especies, siendo levemente mayores durante la época seca en ambas especies.

En los valores promedios del módulo de elasticidad no hubo cambios significativos ($p < 0,05$) para las dos especies en cada período, pero si se observó una ligera disminución de este módulo en el período seco.

Tabla 4. Variación entre períodos del potencial hídrico máximo (Ψ_{max}) y potencial hídrico mínimo (Ψ_{min}). Valores promedios y su respectivo error estándar (E.E).

PERÍODO HÚMEDO						PERÍODO SECO			
Especie	Ambiente	Ψ_{max}	E.E	Ψ_{min}	E.E	Ψ_{max}	E.E	Ψ_{min}	E.E
<i>A. triplinervia</i>	Borde	-0,25*	0,05	-0,70*	0,10	-0,70*	0,20	-1,27*	0,22
<i>A. triplinervia</i>	Interior	-0,18*	0,10	-0,60*	0,10	-0,50*	0,28	-1,00*	0,35
<i>M. acuminata</i>	Borde	-0,75	0,05	-1,20	0,05	-1,70	0,21	-1,80	0,18
<i>M. acuminata</i>	Interior	-0,65	0,05	-1,00	0,15	-1,20	0,14	-1,70	0,21

Los asteriscos corresponden a prueba de U Mann Whitney:

* $P < 0,05$ entre especies para un mismo ambiente

** $P < 0,05$ entre ambiente para una misma especie

Tabla 5. Variación entre períodos de los parámetros obtenidos de las curvas de presión - volumen en las dos especies estudiadas ($n=3$). Potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) y el módulo de elasticidad (ϵ). Valores promedios y su respectivo error estándar (\pm).

PERÍODO HÚMEDO							
Especie	Ambiente	Ψ_{π}^{100}	Ψ_{π}^0	$\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$	ϵ	% Agua ^o	% CHR ^o
<i>A. triplinervia</i>	Borde	-0,90±0,02*	-1,18±0,04*	0,28±0,04*	4,26±0,17	25,00±2,89	79,00±1,15
<i>A. triplinervia</i>	Interior	-0,94±0,04*	-1,12±0,06*	0,17±0,06*	4,09±0,14	25,67±0,58	79,00±0,33
<i>M. acuminata</i>	Borde	-1,19±0,25	-1,59±0,35	0,40±0,10	4,00±1,87	25,33±0,88	79,00±1,00
<i>M. acuminata</i>	Interior	-1,25±0,08	-1,63±0,03	0,39±0,09	4,05±0,28	25,00±1,73	79,33±0,67
PERÍODO SECO							
Especie	Ambiente	Ψ_{π}^{100}	Ψ_{π}^0	$\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$	ϵ	% Agua ^o	% CHR ^o
<i>A. triplinervia</i>	Borde	-1,32±0,04*	-1,61±0,05*	0,29±0,02*	3,02±0,04	23,90±1,53	80,00±0,68
<i>A. triplinervia</i>	Interior	-1,35±0,03*	-1,59±0,06*	0,24±0,06*	3,00±0,12	24,00±0,58	80,67±0,33
<i>M. acuminata</i>	Borde	-1,51±0,19	-2,12±0,15	0,51±0,10	3,08±0,07	23,90±1,73	80,00±0,58
<i>M. acuminata</i>	Interior	-1,61±0,14	-2,14±0,03	0,44±0,11	3,08±0,06	24,03±0,33	80,70±0,40

Los asteriscos corresponden a prueba de U Mann Whitney:

* $P < 0,05$ entre especies para un mismo ambiente

** $P < 0,05$ entre ambiente para una misma especie

7. DISCUSIÓN

7.1. Efecto Borde

Los cambios microclimáticos son uno de los tipos de efecto borde más evidente de la fragmentación de bosques. Este efecto es mayor cuanto mayor sea el contraste entre la matriz de hábitat y el hábitat fragmentado. En el presente trabajo podemos observar como la matriz de pastizal influye en el fragmento de selva generando un gradiente ambiental, manifestado en el cambio de la DFFF, en los promedios de la temperatura del aire y en la diferencia de temperatura máxima y mínima del aire desde el borde hacia el interior del fragmento. Los valores de estas variables van disminuyendo a medida que se penetra hacia el interior del fragmento, excepto cuando se encuentran claros como consecuencia de la caída de árboles como ocurrió a los 30 m. Martínez-Garza y Silva-López (2007) sugieren que la disminución o aumento de los parámetros anteriormente mencionados, se debe a cambios en la continuidad del ecosistema natural y del fragmento, es por ello, que los cursos diarios de la temperatura del aire del borde y a 30 m presentan un comportamiento similar.

El tamaño y la forma del fragmento así como el tipo de matriz influyen en la intensidad y extensión del efecto borde, ya que fragmentos pequeños y de forma alargada o irregular tienen una relación perímetro/área mayor que fragmentos grandes, lo cual significa una mayor influencia de la matriz circundante, por lo tanto el efecto borde es mayor (Bustamante y Grez 1995, Santos y Tellerías 2006). En nuestro estudio el efecto borde se determinó utilizando como variable microclimática la diferencia de la temperatura del aire máxima y mínima; esta diferencia desde el borde hacia el interior del fragmento no se estabiliza, lo cual evidencia que este efecto penetró hasta el interior del fragmento. Algunas investigaciones en bosques tropicales lluviosos sugieren que los efectos debidos al microclima externo pueden extenderse a grandes distancias de 90 a 200 m hacia el interior del bosque a partir de la zona de borde (Laurance 1991, Newmark 2001). Sin embargo, se ha encontrado que la influencia por el efecto borde en fragmentos de bosque es variable; por ejemplo, un fragmento de 1000 ha puede tener influencia por el efecto borde en un rango de 22 a 42% de su superficie, mientras que un fragmento de 500 ha puede estar totalmente afectado (Kohler et al. 2003).

Camargo y Kapos (1995) señala que en un fragmento de 100 ha el efecto borde es determinado por el cambio de algunas variables microclimáticas como: DFFF, el déficit de presión de vapor (DPV), la temperatura del aire y el contenido del agua en el suelo; estos cambios pueden percibirse más allá de los 40 m a partir del borde hacia el interior del bosque.

Existen dos grupos de factores principales que son determinantes en la extensión y en la magnitud del efecto borde en un fragmento de bosque. El primero hace referencia a las características microclimáticas, mientras que el segundo corresponde a la estructura del borde, la cual influye también en la distancia de penetración del efecto borde. Estudios realizados sobre la estructura del borde en un fragmento del Amazonas de 100 ha, documentan que en los bordes con dosel abierto la penetración del efecto borde (184 m) es significativamente mayor que en los bordes con dosel cerrado donde este efecto penetró hasta los 19,5 m. La magnitud de esta diferencia sugiere que la estructura del borde es uno de los principales determinantes de las variables microclimáticas y estructura de la vegetación dentro de los fragmentos de bosques tropicales (Didham y Lawton, 1999).

La penetración del efecto borde según estudios realizados en los bosques tropicales es variable, pudiendo ocurrir hasta varios cientos de metros dentro del bosque (Curran et al. 1999; Laurance 2000, Peters 2001) como se mencionó anteriormente. Sin embargo, no existe un patrón general que permita definir hasta donde puede penetrar este efecto, pues la distancia del efecto borde varía en función de factores como: tipo de vegetación nativa, especies dominantes en el borde, área ocupada por el fragmento, estructura del borde, orientación, posición topográfica, nivel de perturbación, altitud, precipitación y fertilidad del suelo (Sizer y Tanner 1999, Williams-Linera et al. 1998, Oosterhoorn y Kappelle 2000, Laurance 1991, Newmark 2001, Euskirchen et al. 2001).

En la selva nublada, por ser un ecosistema que se caracteriza por la presencia frecuente de nubes, se esperaría que la diferencia en los parámetros microclimáticos tales como la temperatura del aire y la DFFF entre el borde y el interior del fragmento no fueran tan grandes y la distancia de penetración del efecto borde sea menor, ya que es un ambiente donde la intensidad de luz es baja inclusive al

mediodía, lo cual minimiza la diferencia de la temperatura del aire y la DFFF entre el borde y el interior del fragmento; estas diferencias influyen en el comportamiento fisiológico de las especies de plantas que se encuentran en estos ambientes. En este sentido, el efecto borde utilizando como variable la temperatura del aire en un bosque lluvioso ubicado a una altitud de 1235 m penetró hasta los 94,1 m (Newmark 2001), mientras que en un bosque tropical de tierras bajas penetró hasta los 200 m (Laurence 1991).

7.2. Supervivencia

La supervivencia de las plántulas es un aspecto de vital importancia para el mantenimiento de las poblaciones, ya que es el resultado de varios procesos que determina el reclutamiento de nuevos individuos y, con ello, la regeneración natural de los bosques (Harper 1977). La etapa del establecimiento de las plántulas es generalmente la más crítica, ya que las semillas y plántulas están provistas de reservas limitadas, las cuales deben sustentar los gastos de energía en la germinación, elongación de la raíz y el desarrollo del área foliar (Medina 1995).

Las características ambientales de los sitios donde ocurre el establecimiento de las plantas influyen en la germinación y supervivencia de las mismas. Algunos factores importantes en este proceso, son la disponibilidad de agua, luz, nutrientes en el suelo y cobertura de la hojarasca. La luz es el factor ambiental más importante que limita la germinación de semillas, la supervivencia y el establecimiento de las plántulas de muchas especies de los bosques húmedos (Nicotra et al. 1999).

Nuestros resultados muestran que la supervivencia de *M. acuminata* y *A. triplinervia* durante el ciclo anual (febrero 2006 - enero 2007) fue alta, siendo significativamente mayor en *M. acuminata* en ambos ambientes (Figura 11). La alta supervivencia de *M. acuminata* en ambos ambientes (borde e interior del fragmento) quizás se debe a que esta especie presenta cotiledones epigeos, carnosos-coriáceos, los cuales posiblemente tienen más reservas almacenadas (carbohidratos y nutrientes minerales), siendo característico de una especie tolerante a la sombra, mientras que en *A. triplinervia* los cotiledones también son epigeos, pero foliáceos y fotosintéticos característico de especies pioneras. Los cotiledones fotosintéticos resultan ventajosos en los claros del bosque, donde la intensidad de luz es mayor, y no en la

sombra. Las especies que tienen cotiledones de almacenamiento dependen durante un largo período de esas reservas (Kitajima 2002). En este sentido, investigaciones realizadas con las especies *Quercus rugosa* y *Q. laurina* muestran que al quitarle los cotiledones después de un mes de haber germinado, la supervivencia de ambas especies disminuye significativamente, demostrando que las reservas que permanecen en los cotiledones pueden influenciar la supervivencia de las plántulas (Bonfil 1998). Auspurger (1984b) plantea que la senescencia de las hojas cotiledonares es más rápida en ambientes de sol que en ambientes de sombra. Sin embargo, en nuestros resultados no hubo diferencias en la pérdida de cotiledones entre sol (borde) y sombra (interior). En general, el promedio del tiempo que duran los cotiledones varía desde 4 a 21,6 semanas para plántulas en el sol y de 6,2 a 42,3 semanas para plántulas en la sombra en los bosques tropicales (Auspurger 1984b). Algunas plántulas en la sombra mantienen sus cotiledones por más de un año (Auspurger 1984b); en nuestro caso la permanencia de los cotiledones en ambas especies fue mayor de un año, lo cual puede estar asociado a las estrategias de supervivencia de ambas especies.

A. triplinervia mostró una tasa de mortalidad significativamente mayor en el interior que en el borde, mientras que *M. acuminata* no presentó diferencias significativas ($p < 0,05$) entre ambientes (Figura 11, Tabla 1). Este comportamiento está relacionado con las características funcionales que presentó cada especie. Estudios previos confirman que *A. triplinervia* es una especie colonizadora de claros (García-Núñez et al. 1995). Aunque ambas especies exhiben una amplia plasticidad fotosintética a ambientes de luz contrastantes (borde e interior), *A. triplinervia* presenta características más relacionadas con una especie heliófila favorecida por el ambiente iluminado del borde (mayor: A_{max} , EIUN, N, AFE), mientras que *M. acuminata* tiene características fisiológicas más asociadas con especies tolerantes a la sombra (menor: A_{max} , EIUN, N, AFE). Estas características están relacionadas con la capacidad de cada especie de mantener un balance de carbono positivo y por lo tanto son determinantes para su supervivencia en diferentes ambientes de luz. En el caso de *A. triplinervia* su menor tolerancia a la sombra determina una mayor mortalidad en el interior del fragmento por la baja intensidad lumínica que caracteriza este ambiente. Resultados similares se documentan en especies con diferentes

posiciones sucesionales, donde las especies de sucesión temprana presentan una supervivencia significativamente mayor en el borde que en el interior del bosque, mientras que las especies tolerantes a la sombra presentan alta supervivencia en ambos ambientes (Pereira de Souza y Válio 2001). Por otra parte, se ha documentado que la supervivencia de los esporofitos de helechos arborescentes más comunes en el borde e interior de un fragmento en un bosque nublado, fue significativamente mayor en el borde que en el interior durante los primeros seis meses, siendo dos de ellas especies pioneras y una tolerante a la sombra, la cual presentó similar supervivencia entre el borde e interior del fragmento (Bernabe et al.1999).

En los bosques, el reclutamiento de plántulas está asociado principalmente a la presencia de claros producidos por la caída de los árboles (Dalling y Hubbell 2002). Al crearse un claro, se observa un aumento en la disponibilidad de recursos como luz y nutrientes. La supervivencia y crecimiento posterior en cada ambiente estará en función de las características propias de las especies (Bazzaz 1996). Esto es lo que probablemente sucede en el borde de los fragmentos donde el ambiente es más iluminado, razón por la cual, la supervivencia fue mayor en estos sitios para ambas especies, ya que les favorece al tener una mayor ganancia de carbono, sobretodo en un ambiente muy húmedo como la selva nublada donde un mayor déficit hídrico en los bordes no es tan acentuado como en los fragmentos de bosques de tierras bajas donde puede haber condiciones hídricamente estresantes para el establecimiento de plántulas.

La disponibilidad de luz puede ser un factor determinante por la heterogeneidad de las condiciones del sotobosque en los distintos micrositios, afectando de diferente manera la emergencia, supervivencia y establecimiento de las plántulas (Battaglia et al. 2000). La heterogeneidad espacial en microambientes puede proveer nichos únicos de regeneración para árboles y puede promover la diversidad del bosque (Beckage y Clark 2003).

Por otra parte, la disminución de la supervivencia de *A. triplinervia* al cumplir un año coincidió con el segundo período de sequía, siendo afectada significativamente en ambos ambientes en comparación con la supervivencia de *M. acuminata*. La mortalidad de las plántulas de *A. triplinervia* podría estar asociada al bajo contenido

de agua en el suelo durante el período de sequía, en el momento en que pierden los cotiledones. El bajo contenido de agua en el suelo podría generar estrés hídrico y disminuir el potencial hídrico durante este período. En efecto, durante el período de sequía ocurrió una disminución significativa del potencial hídrico en ambas especies. Por su parte, *M. acuminata* parece ser una especie más resistente a la sequía, ya que presenta un mayor ajuste osmótico que *A. triplinervia* durante este período. Algunas investigaciones confirman que la alta mortalidad de plántulas durante el período de sequía se debe al déficit hídrico, siendo afectadas considerablemente aquellas especies que no son resistentes a la sequía (Figuroa y Castro 2000).

Los resultados verifican parcialmente nuestra segunda hipótesis que postulaba que la supervivencia de las plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* sería afectada por el gradiente ambiental borde-interior. Confirmando que las condiciones microclimáticas del borde favorecen la supervivencia de ambas especies en este ambiente.

Las plántulas para colonizar la matriz deben aclimatarse a las condiciones que les provee este nuevo micrositio. La serie de especies que aparecen a lo largo de la sucesión, depende no solamente de factores externos, sino también de las características intrínsecas de las especies, como por ejemplo, la duración de su ciclo vital, eficiencia fotosintética, uso de nutrientes, asignación de asimilados, resistencia a la sequía y al ataque de patógenos e insectos. Características que permiten que las especies puedan adaptarse a las nuevas condiciones que le provee el micrositio donde se encuentran las plántulas.

Los resultados del experimento de transplante muestran que la supervivencia de ambas especies en la matriz es escasa, no se aclimataron a las condiciones que les provee este ambiente porque quizás son afectadas por distintos tipos de estrés (hídrico, lumínico y nutricional). El estrés lumínico generado por la alta intensidad de luz que llega al pastizal, quizás sea uno de los principales factores que podría provocar efectos negativos como fotoinhibición, causando la disminución de la supervivencia en el pastizal en ambas especies. La intensidad lumínica a la que se ven sometidas las plántulas es uno de los factores ambientales que más influyen en la supervivencia, por limitar su capacidad fotosintética y con ello, su crecimiento (Quinghong y Hytteborn 1991). Estudios realizados en este ámbito, confirman que la

supervivencia en ambientes abiertos es menor para algunas especies; por ejemplo en especies como *Quercus suber*, la supervivencia fue mayor en las condiciones de sombra parcial, bajo árboles aislados (53 %), que en los sitios abiertos (17 %) o en el interior del bosque y matorral denso (25 %). Las tasas de supervivencia de las plántulas son mayores en condiciones de sombra parcial, bajo árboles aislados, donde evaden por una parte el desecamiento extremo de las zonas abiertas en el período seco, y por otra parte, el déficit extremo de radiación en las zonas muy sombreadas o la alta intensidad de luz en ambientes abiertos (Marañón et al. 2004).

Los resultados no verifican la tercera hipótesis donde se esperaba una alta supervivencia de las plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* en la matriz de pastizal, partiendo de la suposición de que eran especies pioneras.

La razón por la cual, no se cumple la tercera hipótesis, quizás se debe a que ninguna de las dos especies es estrictamente pionera. Ambas especies se encuentran en una posición intermedia donde *M. acuminata* tolera la sombra y es favorecida por ambientes moderadamente iluminados, mientras que *A. triplinervia* también es favorecida por ambientes moderadamente iluminados, como ocurre en el borde del fragmento y en claros dentro de los bosques, pero es poco tolerante a la sombra. En ambientes extremos como es el pastizal, la supervivencia de ambas especies fue afectada por no presentar quizás los mecanismo de fotoprotección a altas radiaciones característicos de las especies estrictamente pioneras, quizás esta sea la principal razón por la cual no lograron colonizar la matriz como se esperaba. Según Chazdon et al. (1996) la gran mayoría de las especies de plantas de los bosques tropicales no son ni exclusivamente pioneras ni exclusivamente tolerantes a la sombra.

7.3. Intercambio de gases y variables microclimáticas

Los resultados muestran que las condiciones microclimáticas del borde e interior (Fig. 14 y 15) del fragmento son diferentes. En general, cerca del borde el ambiente es más cálido e iluminado que en las zonas hacia el interior del bosque. La intercepción de la DFFF por el dosel y la nubosidad continua determinan la baja intensidad de luz que llega al piso del bosque. La DFFF, la temperatura del aire, temperatura foliar y la DPV es mayor en el borde debido a la cercanía que tiene este

ambiente con el pastizal, el cual es semejante a un claro grande; por lo tanto, el borde se ve influenciado por la matriz presentando un dosel más abierto en comparación al dosel del interior del fragmento. El patrón que presenta la DFFF en el curso diario por períodos, está determinado por la presencia de nubes que caracteriza a la selva nublada. En el período húmedo los máximos se registraron al mediodía mientras que en el período seco ocurrieron en las horas de tarde para los diferentes días de medición.

Ambas especies presentan características diferenciales en sus respuestas funcionales a las condiciones de borde-interior, siendo favorecidos en términos de ganancia de carbono los individuos localizados en los bordes.

En cuanto a los valores promedios de los parámetros de intercambio de gases (E, Gs, A y EUA), estos fueron significativamente mayores en el borde en comparación al interior en ambos períodos para las dos especies, esto podría indicar que el ambiente de borde es favorable para el establecimiento de las plántulas de ambas especies. Los valores promedios de la transpiración son bajos y casi constantes a lo largo del día tanto en *A. triplinervia* como en *M. acuminata* en el período seco y de igual manera para *A. triplinervia* en el período húmedo, mientras que *M. acuminata* presentó variaciones a lo largo del día en ambos ambientes. Los bajos valores de la E encontrados, se debe a la baja DFFF generada por la presencia de nubes, lo cual provoca una baja demanda evaporativa. En el período seco, *M. acuminata* presentó en el borde valores promedios de transpiración significativamente mayores a los observados en *A. triplinervia* en horas del mediodía y de la tarde, mientras que en el período húmedo, fue significativamente mayor en el interior del fragmento en horas de la mañana y al mediodía, y en el borde en horas del mediodía.

La conductancia estomática fue significativamente mayor en *A. triplinervia* que en *M. acuminata* durante el período húmedo tanto en el borde como en el interior del fragmento, mientras que en el período seco no existen diferencias significativas entre las especies (Tabla 2). En los cursos diarios se observó que a pesar de que la Gs en *A. triplinervia* en ambos períodos disminuye a lo largo del día, la asimilación de CO₂ sigue el mismo patrón de la DFFF; quizás lo que ocurre es que la disminución de la Gs no implica un cierre estomático fuerte para que disminuya la asimilación. Seguramente bajo las condiciones húmedas en el sotobosque de la

selva nublada no existen limitaciones estomáticas importantes para la fotosíntesis. Al parecer los estomas generalmente funcionan para minimizar las pérdidas de agua mientras que solo marginalmente limitan la asimilación de carbono (Farquhar y Sharkey 1982). En *M. acuminata* en el período húmedo la G_s fue mayor en el interior del fragmento en horas del mediodía. El aumento de la DFFF en este instante de tiempo quizás sea la causa de una mayor G_s en *M. acuminata* aprovechando los flecos de luz. El comportamiento estomático ejerce una influencia significativa sobre el tiempo de inducción fotosintética, la pérdida de la inducción fotosintética y la ganancia de carbono. El tiempo de inducción fotosintética es determinado por una combinación del tiempo de la apertura estomática y el proceso de activación de las enzimas involucradas reguladas por la duración de los flecos de luz. (Allen y Pearcy 1999, 2000). Algunos trabajos documentan que el incremento de la conductancia ocurre en respuesta a los flecos de luz (Zipperlen y Press 1997). En dos especies de *Piper* encontraron que la máxima conductancia estomática se alcanzó entre 20-40 min después del fleco de luz (Tinoco-Ojanguren y Pearcy 1992). Mantener una alta conductancia estomática en condiciones de sombra como la que experimentan las plántulas tendría la ventaja de aprovechar mejor los flecos de luz y de aumentar las tasas de asimilación por un incremento de la concentración de CO_2 intercelular, ya que aunque pierda más agua por transpiración tal vez no sea muy importante para que esta mantenga una alta eficiencia de uso de agua en un ambiente con buena disponibilidad hídrica (García-Nuñez 1992). Los flecos de luz son los responsables de un 30 a un 60% de la ganancia de carbono en las plantas del sotobosque y el tiempo de duración de estos flecos, influyen en la supervivencia y crecimiento de las plántulas (Chazdon y Pearcy 1995). Al comparar la influencia de los flecos de larga duración con flecos de corta duración sobre la supervivencia y crecimiento de dos especies en plántulas de dipterocarpaceas (*Shorea leprosula* y *Hopea nervosa*), encontraron que las plántulas crecieron 4 veces más, bajo fleco de luz de larga duración, comparado con flecos de luz de corta duración en ambas especies y la tasa de fotosíntesis a luz saturante (A_{max}) esta correlacionada con la duración de los flecos de luz. Las plántulas de ambas especies en los flecos de larga duración presentaron una mayor A_{max} , mayor ganancia de carbono, mayor eficiencia en la dinámica fotosintética. Su crecimiento y su supervivencia fue mayor en los flecos de

larga duración (Leakey et al. 2003). En el sotobosque de los bosques lluviosos tropicales, los flecos de luz pueden contribuir entre un 10-80% del flujo total de luz al interior del bosque (Chazdon y Pearcy 1991). La rápida respuesta de las plantas de sombra a los flecos de luz fue explicada por mantener los estomas más abiertos en el corto período de luz que llega en un momento determinado para la inducción fotosintética, pues presentaron una mayor eficiencia en el uso de los flecos de luz. Estudios en este aspecto, documentan que el tiempo de inducción necesario para alcanzar el 90% de la tasa fotosintética a saturación de luz en plantas de sombra fue de 7 min, para plantas de crecimiento rápido en sol 18 min y para plantas de crecimiento lento en el sol 32 min (Ögren y Sundin 1996). Esto sugiere que las plántulas que crecen en sombra presentan menor tiempo de inducción en comparación a las plantas que crecen en claros o ambientes abiertos.

La Gs y la E disminuyeron en ambas especies en el período seco como era de esperarse, pero la A fue mayor que en el período húmedo, lo cual debe estar relacionado con una mayor DFFF en este período.

El cociente entre la ganancia de carbono y la pérdida de agua nos da la eficiencia en el uso de agua (EUA). Podemos observar como el ambiente de borde es el más favorable en este sentido ya que las plántulas de ambas especies presentaron una mayor EUA. Además, ambas especies muestran un aumento de su eficiencia de uso de agua para el período seco. Entre las especies, *A. triplinervia* presentó significativamente mayor eficiencia en el uso de agua en comparación a *M. acuminata* para ambos ambientes. Es de destacar que las plántulas que se encuentran en el interior del fragmento tienen una menor eficiencia en el uso de agua, pues tienen una menor ganancia de carbono por la baja intensidad luz. La eficiencia en el uso del agua nos muestra que las plántulas que se encuentran en el borde son las más eficientes, esto junto al hecho de que tienen una ganancia de carbono mayor, nos sugiere que es el mejor ambiente para la regeneración de las plántulas de estas dos especies.

A. triplinervia presentó tasas fotosintéticas significativamente mayores en comparación a *M. acuminata*, lo cual debe estar relacionado a que *A. triplinervia* es una especie heliófila, colonizadora de claros, mientras que *M. acuminata* parece ser una especie tolerante a la sombra. Las especies pioneras poseen tasas

fotosintéticas mayores que las especies tolerantes a la sombra (Bazzaz y Pickett 1980). La respuesta de la tasa de fotosíntesis a la luz depende de la especie y del micrositio en la que se encuentre ya que la hoja se aclimata a esas condiciones particulares y cambia sus características morfológicas y fisiológicas (Valladares 2001). En general, la intensidad lumínica es la variable más importante en el bosque tropical y parece jugar el papel más prominente en el comportamiento ecofisiológico de las plantas de los bosques tropicales. En efecto, las diferentes características del uso de la luz para las plantas pioneras y las tolerantes a la sombra son muy importantes, para entender las distintas etapas de la dinámica del bosque tropical. Por ejemplo, una diferencia entre las especies pioneras y las tardías son los requerimientos lumínicos para la germinación. Durante el crecimiento, las especies pioneras muestran características de plantas de sol, mientras que las especies arbóreas de la sucesión tardía pueden estar genéticamente determinadas para el crecimiento a baja o alta intensidad de luz. Aún cuando las plantas son tolerantes a la sombra o demandantes de luz, pueden aclimatarse y ser ecofisiológicamente funcionales en condiciones de baja o alta intensidad de luz (Lüttge 1997).

7.4. Respuesta fotosintética a la luz

En cuanto a la respuesta fotosintética tanto *A. triplinervia* como *M. acuminata* mostraron puntos de compensación bajos y muy parecidos cuando crecieron en sombra y por lo tanto en base a este parámetro, es difícil clasificar a estas especies en distintas categorías de tolerancia a la sombra. El rendimiento cuántico en los dos ambientes fue similar entre especies, lo cual indicó que no hay daños en el aparato fotosintético en ambas especies en los dos ambientes donde se encuentran, ya que el rendimiento cuántico de plantas de sol y sombra es similar, excepto cuando aparecen procesos de fotoinhibición que producen una disminución del rendimiento cuántico, especialmente en plantas de sombra (Azcón-Bieto y Talón 2003).

Las plantas de sol muestran tasas mayores de asimilación de CO₂ con saturación de luz (considerándose esta tasa como una medida de su capacidad fotosintética (A_{max})), este parámetro depende de todos los factores ambientales que afectan el proceso fotosintético, así como la ontogenia foliar (Azcón-Bieto y Talón 2003). En este sentido, *A. triplinervia* presentó una mayor tasa fotosintética ($A_{max}= 6,13 \mu\text{mol}$

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $3,11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para borde e interior respectivamente) y una significativa mayor eficiencia instantánea en el uso de nitrógeno (EIUN), mientras que *M. acuminata* mostró tasas fotosintéticas bajas por unidad de área y por unidad de nitrógeno foliar ($A_{\text{max}} = 3,91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $1,94 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para borde e interior respectivamente). Los valores promedios de la tasa fotosintética máxima por unidad de área y nitrógeno foliar respectivamente encontradas en *A. triplinervia* en el borde del fragmento ($6,13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$; $66,63 \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{seg}^{-1}$), se encuentran dentro del rango de los valores registrados para las especies arbóreas de sucesión temprana estudiadas en bosques nublados, mientras que la tasa fotosintética máxima por unidad de área y nitrógeno foliar respectivamente encontradas en *M. acuminata* en el borde del fragmento ($3,91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$; $28,22 \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{seg}^{-1}$) son más parecidas a las presentadas por especies de bosque primario (Añez 1987, Vicent 2001). El contenido de nitrógeno total en las hojas, es otro aspecto en que difieren ambas especies y que refleja hasta cierto punto su estatus sucesional. Un mayor contenido de nitrógeno por unidad de peso seco ($24,33 - 22,19 \text{ mg/g}$ borde e interior respectivamente) en la especie de *A. triplinervia*, es una característica que indica un mejor estatus nutricional inherente a especies de rápido crecimiento de la sucesión temprana. Resultados similares, se han documentado para *A. triplinervia* ($23,57 - 21,25 \text{ mg/g}$ claro y sombra respectivamente) considerada como una especie colonizadora de claros (García-Nuñez 1992). En cuanto a los contenidos de nitrógeno y la tasa fotosintética por unidad de nitrógeno (EIUN) y su relación con el ambiente de luz, un mayor valor en estos parámetros para las plantas desarrolladas en el claro de ambas especies, indica un mayor contenido de proteínas solubles (en especial Rubisco), habiendo menor alocación hacia las membranas tilacoides de los cloroplastos o clorofila (García-Nuñez 1992).

En el caso de *M. acuminata*, su menor contenido de nitrógeno ($18,42 - 14,33 \text{ mg/g}$ borde e interior respectivamente) y hojas más escleromorfas (mayor peso foliar específico (PFE)), son características propias de las especies tolerantes a la sombra de crecimiento lento.

La relación entre la morfología de la hoja y el contenido del nitrógeno, es un aspecto que está bien documentado, encontrándose que en condiciones de baja disponibilidad de nitrógeno, las plantas tienden a producir hojas más gruesas (mayor

PFE), con una mayor acumulación de carbohidratos estructurales y con menores contenidos de nitrógeno por gramo de peso seco (Medina 1984).

Los contenidos de nitrógeno foliar se encuentran dentro del rango de valores publicados para especies de bosques lluviosos tropicales, siendo en el caso de *A. triplinervia* más aproximados a los encontrados en especies en condiciones eutróficas, mientras que *M. acuminata* tiende a tener un valor intermedio entre condiciones eutróficas y oligotróficas (Mooney et al. 1984).

A. triplinervia presentó mayor punto de saturación de luz en el borde con respecto a *M. acuminata*. Las especies pioneras necesitan mayores intensidades lumínicas para la saturación de luz y fotosintética, que las plantas tolerantes a la sombra. Las plantas tolerantes a la sombra generalmente tienen bajas tasas de fotosíntesis a saturación de luz, mientras que las plantas demandantes de luz presentan altas tasas de fotosíntesis a saturación de luz (Lüttge 1997).

Ambas especies en el interior de fragmento presentaron puntos de saturación de luz (PSL) similares (100 y $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y dentro del rango reportado para las plántulas que crecen en sombra ($60 - 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mientras que en el borde *A. triplinervia* presentó PSL (400 y $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) típicos de plantas del sol que se encuentran entre 400 y $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y *M. acuminata* presentó PSL (200 y $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) típicos de plantas de sombra (Chazdon y Pearcy 1996, Press et al. 1996).

La coexistencia entre las dos especies puede estar favorecida por las diferencias que existen en sus nichos de regeneración. Dos de los factores que parecen estar implicados en esas diferencias son la disponibilidad de luz y agua. Los diferentes niveles de disponibilidad de estos dos factores, así como su interacción, pueden afectar diferencialmente al crecimiento, supervivencia y respuestas funcionales de las plántulas.

Los resultados sugieren que ambas especies tienen la capacidad de responder a cambios del ambiente lumínico e hídrico en el gradiente borde – interior del fragmento, manteniendo un balance de carbono favorable durante el día, aunque con tasas de asimilación de CO_2 muy bajas.

La cuarta hipótesis planteada, donde se esperaba que ambas especies presentarían características funcionales propias de especies pioneras se cumple sólo

parcialmente. *A. triplinervia* presenta características funcionales relacionada con especies pioneras, sin embargo, no es una especie exclusivamente pionera, mientras que *M. acuminata* presenta características funcionales relacionadas con especies tolerantes a la sombra pero no es una especie exclusivamente tolerante a la sombra, sino que ambas especies presentan cierto grado de plasticidad, que les permite germinar en un ambiente sombreado y desarrollarse en un claro, o en una serie de ambientes alternantes y contrastantes antes de alcanzar el dosel, existiendo cambios en las propiedades morfológicas, fisiológicas y bioquímicas durante el desarrollo del árbol.

7.5. Potencial hídrico y sus componentes obtenidos de la curva presión – volumen

Aunque las selvas nubladas no parecen presentar limitaciones hídricas importantes (García-Núñez 1992), en este trabajo se encontró que en ambas especies ocurrió una disminución significativa del potencial hídrico mínimo y máximo en el período seco en comparación al período húmedo. También muestran diferencias significativas en los componentes del potencial hídrico, lo cual indica que la disponibilidad del agua es afectada por el período de sequía, ya que a pesar de la alta precipitación, los bosques tropicales experimentan cortos períodos de ausencia de lluvias, y muchos sufren sequías ocasionales (Wright 1996). En el fragmento de estudio, la causa por la cual existen diferencias significativas del potencial hídrico entre períodos, se debe al menor contenido de agua en el suelo, que se observó en el segundo período de sequía siendo más marcado en los meses de febrero y marzo del 2007, debido prácticamente a la ausencia de lluvia durante el mes de febrero 2007 (Figura 3).

Entre ambientes no hubo diferencias significativas ($p < 0,05$) en los valores promedios del potencial hídrico máximo y mínimo para una misma especie, debido a que no hay diferencias significativas ($p < 0,05$) en el contenido hídrico del suelo entre el borde e interior del fragmento. Entre las especies *M. acuminata* presentó en los dos ambientes valores promedios del potencial hídrico máximo y mínimo significativamente ($p < 0,05$) menores que *A. triplinervia*, lo cual sugiere que *M. acuminata* es una especie más resistente al estrés hídrico que *A. triplinervia*.

Resultados similares registra García-Núñez (1992) para *A. triplinervia* encontrando que los potenciales hídricos de ésta especie son mayores con respecto a una especie tolerante a la sombra, como es *Decuscarpus rospigliosii* siendo *A. triplinervia* una especie menos resistente al estrés hídrico con respecto a la confiera tolerante a la sombra.

Los valores del potencial hídrico máximo y mínimo registrados en ambas especies, se encuentran dentro del rango reportado para especies arbóreas de bosques montanos altos donde se registran valores del potencial hídrico máximo entre -0,15 a -0,70 MPa y mínimo entre -0,28 a -1,70 MPa (Kapos y Tanner 1985).

Los resultados obtenidos de los parámetros de la curva presión volumen confirman que *M. acuminata* es una especie de mayor tolerancia al estrés hídrico como se mencionó anteriormente, evidenciado por los menores valores promedios del potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), del punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) y mayores valores promedios de la diferencia entre el potencial osmótico de saturación y el potencial osmótico del punto de pérdida de turgor ($\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$) en *M. acuminata* comparado con *A. triplinervia*. Este último aspecto indica que *M. acuminata* tiene una mayor capacidad de ajuste osmótico que *A. triplinervia*. Los valores de ajuste osmótico pasivo son similares a los reportados para las especies arbóreas estudiadas por Añez (1987) en un bosque nublado, encontrándose un rango de valores entre 0,21 y 0,86 MPa.

La diferencia significativa ($p < 0,05$) que existe entre períodos del potencial osmótico de saturación Ψ_{π}^{100} y el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) en ambas especies indican que se presentan deficiencias hídricas estacionalmente marcadas para las dos especies, con la particularidad que *M. acuminata* presenta características en sus relaciones hídricas que le permitirían sobrellevar un eventual estrés de sequía en comparación a *A. triplinervia*

Los valores de CRH^o presentados por *A. triplinervia* y *M. acuminata* se encuentran dentro del promedio de valores reportados para la mayoría de las plantas, el cual está entre 75 % y 85 % de contenido relativo de humedad (Bradfor y Hsiao 1982).

En general los resultados sugieren que *M. acuminata* es una especie que presenta características en sus relaciones hídricas que le permitirían sobrellevar un eventual estrés de sequía en comparación a *A. triplinervia* y efectivamente es esta la razón

por la cual la supervivencia de ésta especie es menos afectada en el segundo período de sequía.

8. CONCLUSIONES

1. Las condiciones microclimáticas del pastizal se caracterizan por una mayor temperatura del aire y DFFF en comparación con los valores registrados en el fragmento. A su vez, la temperatura del aire y la DFFF fueron mayores en el borde que en el interior del fragmento.
2. El efecto borde penetró hasta el interior del fragmento, evidenciado por la no estabilización de la diferencia entre la temperatura máxima y mínima del aire entre el borde e interior del fragmento.
3. La supervivencia de las plántulas de *M. acuminata* no fue afectada significativamente por el gradiente ambiental borde-interior en comparación con *A. triplinervia*, la cual presentó menor supervivencia en el interior del fragmento.
4. Las condiciones microclimáticas del borde en relación al interior del fragmento, caracterizadas por una mayor DFFF, determinaron mayores tasas fotosintéticas en este ambiente, favoreciendo la supervivencia de ambas especies en el borde.
5. La supervivencia de las plántulas de *M. acuminata* y *A. triplinervia* en la matriz de pastizal, fue escasa, debido probablemente a estrés lumínico e hídrico.
6. Los resultados sugieren que ambas especies tienen la capacidad de responder a cambios del ambiente lumínico e hídrico en el gradiente borde – interior del fragmento, manteniendo un balance de carbono favorable durante el día, aunque con tasas de asimilación de CO₂ muy bajas.
7. A pesar de que *A. triplinervia* presenta características funcionales asociadas con las especies heliófilas-pioneras, como alto contenido foliar

de N, consideramos que no es una especie estrictamente pionera, ya que presentó bajo punto de compensación de luz y baja respiración en la oscuridad. Por su parte, *M. acuminata* presentó semejanza con las especies tolerantes a la sombra, como bajo contenido foliar de N, sin embargo consideramos que no es una especie estrictamente tolerante a la sombra porque no presentó diferencias en la relación clorofila a y b ni en la relación clorofila / N.

8. Un mayor contenido de nitrógeno foliar por unidad de peso seco y mayor eficiencia instantánea de uso de nitrógeno en *A. triplinervia*, indica un mejor estatus nutricional inherente a especies de rápido crecimiento de la sucesión temprana, en comparación a *M. acuminata*.
9. La diferencia significativa que existe entre períodos en los potenciales hídricos y componentes del mismo (potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}) y el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0)) en ambas especies indican que se presentaron deficiencias hídricas estacionales.
10. *M. acuminata* presentó características en sus relaciones hídricas (potenciales hídricos y componentes del mismo) que indican una mayor tolerancia al déficit hídrico que *A. triplinervia*.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo D. 1994. Taller - seminario: Metodologías para la determinación del nitrógeno en materiales ecológicos. Postgrado de Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de Los Andes. pp. 3-13.
- Acevedo M., S. Monteleone, Ataroff M. y Estrada C. 2001. Aberturas del dosel y espectro de la luz en el sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Ciencia* 9 (2):165-183
- Acevedo M., M. Ataroff, Monteleone S. y Estrada C. 2003. Heterogeneidad estructural y lumínica del sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Interciencia* 28 (7):394 - 403.
- Ackerly D. 1996. Canopy structure and dynamics: Integration of growth processes in tropical pioneer trees. In: *Tropical forest plant ecophysiology*. S. Mulkey, R. Chazdon y A. Smith (Eds.). Chapman y Hall, USA. pp. 619-657.
- Allen M. y Pearcy R. 1999. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. *Oecologia* 122: 470-478.
- Allen M. y Pearcy R. 2000. Stomatal versus biochemical limitations to dynamic photosynthetic performance in four tropical rainforest shrub species. *Oecologia* 122: 479-486.
- Añez M.A. 1987. Relaciones hídricas y nutricionales en especies arbóreas de un bosque nublado a lo largo de un gradiente sucesional. Tesis Magíster Scientiarum. IVIC. pp.205.
- Arnón D. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidasa in *Beta vulgaris*. *Plant. Physiol.* 24:1-15.
- Ataroff M. y Rada F. 2000. Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *Ambio*. 29(7):238-242.
- Ataroff, M. 2001. Venezuela. Bosques nublados del neotrópico. En: Kappelle, M y A. Brown (Eds.). Editorial INbio Costa Rica. pp. 397-442.
- Ataroff M. 2002. Prefacio. *Ecotrópicos* 15 (2):127.
- Ataroff M. y Sarmiento L. 2003. Diversidad en Los Andes de Venezuela. I Mapa de las unidades ecológicas del Estado Mérida, CD-ROM. Ediciones Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de Los Andes.

- Augspurger C. 1984a. Seedling survival of tropical tree species: Interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- Augspurger C. 1984b. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72:777-795.
- Augspurger C. y Franson S. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 4:239 - 252.
- Azcón-Bieto J. y Talón M. 2003. *Fundamentos de fisiología vegetal*. McGraw - Hill Interamericana. Edicions Universitat de Barcelona. pp. 207.
- Battaglia L., Foré S. y Sharitz R. 2000. Seedling emergente, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *J. Ecol.* 88:1041-1050.
- Bazzaz F. y Pickett S. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:287-310.
- Bazzaz F. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategics. In: *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. E. Medina, H. Mooney y C. Vázquez-Yanes (Eds.). Dr. W. Junk, The Hague. pp.233-243.
- Bazzaz F. 1996. *Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Beckage B. y Clark J. 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84(7):1849-1861.
- Bernabe N., Williams-Linera G. y Palacios-Rios M. 1999. Tree ferns in the interior and at the edge of Mexican cloud forest remnant: spore germination and sporophyte survival and establishment. *Biotropica* 31(1):83-88.
- Bonfil C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina*. *American Journal of Botany* 85(1):79-87.
- Bradford K. y Hsiao T. 1982. Physiological responses to moderate water stress. En: Lange O.L.; Nobel, P.S.; Osmond C.B. y Ziegler H. (Eds.) *Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation*. Springer Verlag. Berlin. pp. 263-324.
- Bustamante R. y Grez A. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ciencia y Ambiente* 11(2):58-63.

- Camargo J., y Kapos V. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11:205-221.
- Castro Y., Fetcher N. y Fernández D.. 1995. Chronic photoinhibition in seedlings of tropical trees. *Physiologia Plantarum* 94: 560-565.
- Chazdon R. y Pearcy R. 1991. The importance of sunflecks for forest understore plants. *Bioscience* 41:760-766.
- Chazdon R. 1992. Photosynthetic plasticity of two rainforest shrubs across natural gap transects. *Oecología* 92:586-595.
- Chazdon R. y Pearcy R. 1995. The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience* 41(11):760-766.
- Chazdon R. y Pearcy R. 1996. Photosynthetic responses of light variation in rain forest species I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecología* 69:524- 531.
- Chazdon R., R. Pearcy, Lee D. y Fetcher N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: *Tropical forest plant ecophysiology*. S. Mulkey, R. Chazdon y A. Smith (Eds.). Chapman y Hall, USA. Pp. 5-55.
- Chiariello, N., Field C. y Mooney H. 1987. Midday wilting in a tropical pioneer tree. *Functional Ecology* 1:3-11.
- Clark D. A. y Clark D. B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en un bosque tropical muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Rev. Biol. Trop.* 35 (Supl.1):41 - 54.
- Curran L., M. Caniago, G. Paoli, D. Astianti, M. Kusneti, M. Leighton, C. Nirarita, y Haeruman H. 1999. Impact of El Niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. *Science* 286:2184-2188.
- Dalling J. y Hubbell S. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90:557-568
- Didham R. y Lawton J. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31:17-30

- Durán H. 2004. Estudio de características morfológicas y reproductivas de 5 especies en tres sectores del bosque nublado andino, Mérida –Venezuela. Trabajo especial de grado. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de Los Andes.
- Euskirchen E., Chen J. y Bi R. 2001. Effects of edges on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. *Forest Ecology and Management* 148:93-108.
- Farquhar G., y Sharkey T. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 33:317-345.
- Fetcher N., S. Oberbauer, G. Rojas y 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. *Rev. Biol. Trop.* 35 (Supl.1):97-110.
- Figueroa J. y Castro S. 2000. Efecto de herbívoros y patógenos en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas en un fragmento del bosque templado húmedo de Chiloé, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, vol. 73 (1):163-173.
- García-Núñez C. 1992. Efectos del ambiente de luz en la respuesta fotosintética, anatomía foliar y relaciones hídricas en plántulas de dos especies arbóreas de la selva nublada de la Carbonera. Tesis de maestría. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- García-Núñez C., Azócar A. y Rada F. 1995. Photosynthetic acclimation to Light in juveniles of two cloud forest tree species. *Tree* 10:114 -124.
- Harper J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London.
- Hogan K., A. Smith y Samaniego. 1995. Gas exchanges in six tropical semi-deciduous forest canopy tree species during the wet and dry seasons. *Biotropica* 27: 324-333.
- Huber O. 1986. Las selvas nubladas de Rancho Grande: observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. En: *La Selva Nublada de Rancho Grande*. Parque Nacional “Henri Pittier”. Huber O (Ed.). Fondo Editorial Acta Científica. Caracas. pp. 131-170.
- Kapos V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.

- Kapos V. y Tanner E. 1985. Water relations of Jamaican upper montane rainforest trees. *Ecology* 66(1): 241-250.
- Kattan G. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En: *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. M. Guariguata y G. Kattan (Eds.). Libro Universitario Regional, Cartago. pp. 561-590.
- Kitajima K. 2002. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Functional Ecology* 16:433-444.
- Kohler P., J. Chave, Riéra B. y Huth A. 2003. Stimulating the long-term response of tropical wet forests to fragmentation. *Ecosystems* 6:114-128.
- Landsberg J. 1977. Some useful equations for biological studies. *Exp. Agric.* 13:273-286.
- Laurance W. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: Application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57:205-219.
- Laurance W. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends Ecol. Evol.* 15:234-235.
- Leakey A., M. Press y Scholes J. 2003. Patterns of dynamic irradiance affect the photosynthetic capacity and growth of dipterocarp tree seedlings. *Oecologia* 135:184—193.
- Lebrón M. 1980. Physiological plant ecology: some contributions to the understanding of secondary succession in tropical lowland rainforest. *Biotropica* 12:23-30.
- León S. y Zambrano S. 2004. Características morfológicas y reproductivas de seis especies de la selva nublada andina, Mérida - Venezuela. Trabajo especial de grado. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de Los Andes.
- Lüttge U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer, New York.
- Marañón T., R. Villar, J. Quero y Pérez-Ramos I. 2004. Análisis del crecimiento de plántulas de *Quercus suber* y *Q. canariensis*: experimentos de campo y de invernadero. *Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 20:87-92.

- Martínez-Garza S. y Silva-López G 2007. En el borde. Revista de divulgación científica y tecnológica de la Universidad Veracruzana. Ciencia y el hombre 20(2).
- Medina E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. En: Medina E.; Mooney H.A. y Vazquez-Yanez C. (Eds.) Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. The Hague. Boston. Lancaster. pp. 113-128.
- Medina E. 1986. Aspectos ecofisiológicos de plantas de selvas nubladas de Rancho grande. En: O. Huber (Ed.). La selva nublada de Rancho grande, parque nacional Henri Pittier. Fondo editorial acta científica venezolana, Caracas. pp.189 – 196.
- Medina E. 1995. Physiological ecology of trees and application to forest management. In Tropical forest: management and ecology. Ecological Studies 112. (Eds.) Lugo A. y Lowe C. Spriger-Verlag, New York. pp. 289-307.
- Mooney H.A., C. Field y Vazquez-Yanes C. 1984. Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. En: Medina E.; Mooney H.A. y Vazquez-Yanez C. (Eds.) Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. The Hague. Boston. Lancaster.
- Mulkey S. y Pearcy R. 1992. Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. Functional Ecology 6:719-729.
- Murcia C. 1995. "Edge effects in fragmented forest: implications for conservation". Tree 10 (2): 58-62.
- Naranjo M., M. Ataroff, M. Fariñas y García-Núñez C. 2005 (Manuscrito inédito). Efecto de la fragmentación sobre el reclutamiento de árboles en la selva nublada andina. Taller de Ecología de ambientes fragmentados. Postgrado de Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de Los Andes.
- Nava-Cruz Y., M. Maas-Moreno, O. Briones-Villarreal y Méndez-Ramírez I. 2007. Evaluación del efecto de borde sobre dos especies del bosque tropical caducifolio de Jalisco, México. Agrociencia 41:111-119.
- Newmark W. 2001 Tanzania forest edge microclimatic gradients: dynamic patterns. Biotropica 33:2-11.

- Nicor C. y Thijs L. 2005. Gap size effects on photoinhibition in understorey saplings in tropical rainforest. *Plant ecology* 179:43-51.
- Nicotra A., R. Chazdon y Iriarte S. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forest. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Oballos J. 1997. Micromorfología de suelos en la cuenca del río Capaz, Región Las Cruces – Santa Elena de Arenales. Mérida – Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 41(1):53-59
- Ögren E. y Sundin U. 1996. Photosynthetic responses to variable light: a comparison of species contrasting habitats. *Oecologia* 106:18-27.
- Oosterhoorn M. y Kapelle M. 2000. Vegetation structure and composition along a interior-edge-exterior gradient in a Costa Rica montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* 126:291-307.
- Osorio, B. y Andrade B. 1984. Proyecto Conservacionista de las Cuenca Alta de los Ríos Macho-Capaz, Municipio Jají, Edo. Mérida. Trabajo especial de grado. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de Los Andes. Mérida - Venezuela.
- Pearcy R. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 41: 421-453.
- Pereira de Souza R. y Válio I. 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica* 33(3):447-457.
- Peters H. 2001. *Clidemia hirta* invasion at the pasoh forest reserve: an unexpected plant invasion in an undisturbed tropical forest. *Biotropica* 33:60-68.
- Press M., N. Brown, M. Barker y Zipperlen S. 1996. Photosynthetic responses to light in tropical rain forest tree seedlings. pp. 41-58 en M. Swaine, editor. *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings*. Parthenon Publishing Group, France.
- Quinghong L. y Hytteborn H. 1991. Gaps structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forests. *J. veg. Sci.* 2:391-402.
- Rivas R. y Delgado C. 1980. Estudio físico-geográfico del pie de monte andino lacustre del sur del Lago de Maracaibo, en el sector comprendido entre los ríos Onia y Capazón (con énfasis en geomorfología). Trabajo especial de grado.

- Escuela de Geografía de la Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Robichaux R., P. Rundel, L. Stemmermann, J. Canfield y Morse S. 1984. Tissue water deficits and plant growth in wet tropical rainforest. pp. 99-112. In: *Physiological Ecology of plants or the Wet Tropics*. E. Medina, H. Mooney y C. Vázquez-Yáñez (Eds.). Dr. W. Junk Publishers, The Netherlands.
- Rodríguez M. 2005. Cambio del paisaje en la cuenca del río Capaz. Trabajo especial de grado. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Santos T. y Tellería J.L. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 2:3-12
- Sarmiento G., M. Monasterio, E. Castellano, A. Azócar y Silva J.F. 1971. Vegetación natural de las cuencas del Chama y Capazón, Estado Mérida. Instituto de Geografía y conservación de los recursos naturales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Sizer N. y Tanner E. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation* 91:135-142.
- Stadtmüller T. 1987. Las selvas nubladas del trópico húmedo. Universidad de las Naciones Unidas.
- Suárez D. 2005. Heterogeneidad del paisaje de la selva semicaducifolia montana en tres cuencas de Los Andes Venezolanos. Trabajo especial de grado. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Tabarelli M., Montavani W. y Peres C. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91:119 -127.
- Tinoco-Ojanguren C. y Pearcy R. 1992. Dynamic stomatal behavior and its role in carbon gain during lighflecks of a gap phase and an understory Piper species acclimated to high and low light. *Oecologia* 92:222-228.
- Tyree M. y Hammel H. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plant by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23:267-282.

- Valladares F., Allen M. y Pearcy R. 1997. Photosynthesis response to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecología* 111: 505-514.
- Valladares F. 2001. Luz y evolución vegetal. *Investigación y Ciencia* 303:73-79
- Varela A., Barriga P. y Ahumada J. 2002. Comparación de factores abióticos relacionados con la descomposición de hojarasca entre fragmentos y no fragmentos del bosque altoandino nublado (Sabana de Bogotá, Colombia). *Ecotrópicos* 15 (2): 185 -193.
- Vásquez-Yanes C. y Orozco-Segovia A. 1996. Physiological ecology of seed dormancy in the tropical rainforest. pp. 535-558. In: Mulkey S., R. Chazdon y A. Smith. (Eds). *Tropical forest ecophysiology*. Chapman y Hall. pp. 619-657.
- Vicent G. 2001. Leaf photosynthetic capacity and nitrogen content adjustment to canopy openness in tropical forest tree seedlings. *Journal of Tropical Ecology* 17:495-509
- von Caemmerer y Farquar. 1981. Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153:376-387.
- Webster y Huft. 1988. Revised synopsis of Panamanian Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75(3): 1100-1103.
- Williams-Linera G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356-373.
- Williams-Linera G., V. Domínguez-Gastelú y García-Zurita M. 1998. Microenvironment and floristic of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* 12(5):1091-1102.
- Wright J. 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. pp. 440-460 en S. Mulkey, R. Chazdon y Smith A, editors. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman y Hall, USA.
- Zipperlen S. and Press M. 1997. Photosynthetic induction and stomatal oscillations in relation to the light environment of two dipterocarp rain forest tree species. *Journal of Ecology* 85:491-503.

ANEXO

Tabla 1. Parámetros ecofisiológicos y microclimáticos de las dos especies estudiadas en el período húmedo (n=3). Se presenta el promedio de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (Gs), tasa de asimilación (A), eficiencia en el uso de agua (EUA), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta) y humedad relativa del aire (HR); con su respectivo error estándar (\pm) y el valor máximo absoluto entre paréntesis.

Mañana (9:00-11:00 h)

Especie	Ambiente	DFFF ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Gs ($\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	A ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	EUA (mmol mol^{-1})	DPV (KPa)	Tf (°C)	Ta (°C)	HR (%)
A. triplinervia	Borde	41,41 \pm 6,19 *	1,04 \pm 0,04 *	178,64 \pm 17,19 ***	0,90 \pm 0,17 ***	0,82 \pm 0,14 ***	0,15 \pm 0,05*	16,15 \pm 0,10*	17,33 \pm 0,28*	86,00 \pm 1,60
		(90)	(1,22)	(260)	(1,98)	(1,71)	(0,24)	(16,25)	(17,60)	(88)
A. triplinervia	Interior	14,00 \pm 1,00	0,85 \pm 0,04 **	143,70 \pm 11,58 **	0,21 \pm 0,02 **	0,26 \pm 0,02 **	0,07 \pm 0,02	14,80 \pm 0,32	15,76 \pm 0,39	90,00 \pm 1,52
		(20)	(1,03)	(210)	(0,39)	(0,50)	(0,14)	(15,20)	(16,00)	(92)
M. acuminata	Borde	33,39 \pm 5,02 *	1,00 \pm 0,03 *	131,74 \pm 2,51 *	0,40 \pm 0,05 *	0,41 \pm 0,06 *	0,13 \pm 0,05*	16,03 \pm 0,35*	17,33 \pm 0,51*	86,00 \pm 1,60
		(80)	(1,21)	(140)	(0,68)	(1,00)	(0,24)	(16,60)	(18,50)	(88)
M. acuminata	Interior	12,33 \pm 1,49	0,66 \pm 0,02	70,83 \pm 3,80	0,10 \pm 0,02	0,15 \pm 0,03	0,05 \pm 0,02	14,60 \pm 0,25	15,76 \pm 0,35	90,00 \pm 1,52
		(20)	(0,77)	(90)	(0,20)	(0,37)	(0,18)	(15,30)	(16,70)	(92)

**Mediodía
(12:00 - 12:30 h)**

A. triplinervia	Borde	78,25 \pm 19,87 *	1,18 \pm 0,02 ***	152,50 \pm 2,60	1,13 \pm 0,23 ***	0,96 \pm 0,20 *	0,31 \pm 0,10*	16,95 \pm 0,09*	19,00 \pm 0,56*	74,00 \pm 1,90
		(438)	(1,29)	(170)	(3,99)	(3,09)	(0,80)	(17,00)	(21,00)	(78)
A. triplinervia	Interior	39,94 \pm 1,79	1,01 \pm 0,05 **	118,75 \pm 9,74 **	0,47 \pm 0,07 **	0,50 \pm 0,09 **	0,11 \pm 0,06	15,89 \pm 0,62	17,30 \pm 0,51	86,38 \pm 0,90,
		(100)	(1,27)	(170)	(0,99)	(1,18)	(0,30)	(16,50)	(18,10)	(88)
M. acuminata	Borde	88,75 \pm 15,24 *	1,29 \pm 0,03 *	135,00 \pm 1,78 *	0,80 \pm 0,14 *	0,60 \pm 0,10*	0,32 \pm 0,11*	17,10 \pm 0,80*	19,00 \pm 0,56*	74,00 \pm 1,90
		(290)	(1,42)	(140)	(2,26)	(1,59)	(0,80)	(18,00)	(21,00)	(78)
M. acuminata	Interior	49,05 \pm 2,95	1,65 \pm 0,06	186,50 \pm 4,77	0,30 \pm 0,04	0,20 \pm 0,03	0,12 \pm 0,07	15,95 \pm 0,67	17,30 \pm 0,51	86,38 \pm 0,90
		(70)	(1,86)	(210)	(0,80)	(0,53)	(0,30)	(16,30)	(18,10)	(88)

Tarde (13:00 -15:00 h)

A. triplinervia	Borde	41,00 \pm 2,50 *	1,08 \pm 0,04	143,85 \pm 3,68 **	0,74 \pm 0,14 ***	0,70 \pm 0,13*	0,22 \pm 0,02*	16,03 \pm 0,35*	17,53 \pm 0,50*	80,38 \pm 1,60
		(50)	(1,27)	(160)	(1,61)	(1,65)	(0,24)	(16,60)	(18,00)	(82)
A. triplinervia	Interior	28,25 \pm 1,89	0,99 \pm 0,02	107,50 \pm 4,79 **	0,34 \pm 0,04 **	0,34 \pm 0,04	0,10 \pm 0,03	15,61 \pm 0,32	16,73 \pm 0,32	88,00 \pm 0,90
		(32)	(1,03)	(120)	(0,40)	(0,52)	(0,16)	(15,80)	(17,00)	(89)
M. acuminata	Borde	50,17 \pm 3,24 *	0,94 \pm 0,05	73,33 \pm 5,88	0,45 \pm 0,08 *	0,54 \pm 0,09 *	0,24 \pm 0,03*	16,15 \pm 0,54*	17,53 \pm 0,50*	80,38 \pm 1,60
		(62)	(1,31)	(120)	(0,99)	(1,14)	(0,28)	(16,75)	(18,00)	(82)
M. acuminata	Interior	20,40 \pm 1,92	0,90 \pm 0,08	65,33 \pm 7,43	0,15 \pm 0,03	0,18 \pm 0,04	0,09 \pm 0,04	15,50 \pm 0,40	16,73 \pm 0,40	88,00 \pm 0,90
		(30)	(1,18)	(120)	(0,30)	(0,47)	(0,18)	(16,00)	(17,00)	(89)-

*diferencias significativas (P<0,05; Prueba U Mann-Whitney) entre ambientes para una misma especie

**diferencias significativas (P<0,05; Prueba U Mann-Whitney) entre especies para un mismo ambiente.

Tabla 2. Parámetros ecofisiológicos y microclimáticos de las dos especies estudiadas en el período seco (n=3). Se presenta el promedio de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (Gs), tasa de asimilación (A), eficiencia en el uso de agua (EUA), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), temperatura foliar (Tf), temperatura del aire (Ta) y humedad relativa del aire (HR); con su respectivo error estándar (\pm) y el valor máximo absoluto entre paréntesis.

Mañana (9:00-11:00 h)

Especie	Ambiente	DFFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Gs ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	EUA (mmol mol^{-1})	DPV (KPa)	Tf ($^{\circ}\text{C}$)	Ta ($^{\circ}\text{C}$)	HR (%)
A. triplinervia	Borde	64,68 \pm 11,49 * (349)	0,67 \pm 0,04 * (1,39)	72,50 \pm 5,75 * (220)	1,20 \pm 0,16 * ** (3,98)	1,98 \pm 0,26 ** (6,28)	0,28 \pm 0,05* (0,31)	16,95 \pm 0,20* (17,50)	17,50 \pm 0,10* (17,60)	83 \pm 1,80 (85)
A. triplinervia	Interior	29,09 \pm 4,88 (190)	0,57 \pm 0,05 (1,41)	58,48 \pm 5,15 (210)	0,62 \pm 0,10 ** (2,99)	1,03 \pm 0,14 ** (4,37)	0,10 \pm 0,02 (0,14)	14,02 \pm 0,22 (15,00)	15,00 \pm 0,59 (15,60)	88 \pm 1,00 (89)
M. acuminata	Borde	56,40 \pm 8,96 * (140)	0,72 \pm 0,05 * (1,00)	68,00 \pm 3,68 * (80)	0,83 \pm 0,12 * (0,9)	1,21 \pm 0,17 * (3,10)	0,22 \pm 0,05* (0,24)	16,50 \pm 0,35* (17,60)	17,50 \pm 0,10* (17,60)	83 \pm 1,80 (85)
M. acuminata	Interior	25,39 \pm 2,68 (50)	0,60 \pm 0,04 (1,18)	57,11 \pm 6,01 (190)	0,34 \pm 0,05 (1,13)	0,80 \pm 0,13 (2,19)	0,12 \pm 0,02 (0,18)	14,20 \pm 0,25 (15,30)	15,00 \pm 0,59 (15,60)	88 \pm 1,00 (89)

**Mediodía
(12:00-12:30 h)**

A. triplinervia	Borde	85,29 \pm 0,51 * (87)	0,65 \pm 0,01 * ** (0,66)	61,43 \pm 4,63* (70)	1,78 \pm 0,07 * ** (1,98)	2,75 \pm 0,11 * ** (3,19)	0,31 \pm 0,04* (0,35)	17,02 \pm 0,39* (17,30)	18,00 \pm 0,46* (19,00)	74 \pm 1,95 (76)
A. triplinervia	Interior	36,88 \pm 2,95 (46)	0,54 \pm 0,02 (0,60)	43,75 \pm 5,33 (60)	0,72 \pm 0,07 ** (1,02)	1,36 \pm 0,15 ** (2,13)	0,18 \pm 0,06 (0,22)	15,00 \pm 0,52 (16,00)	16,30 \pm 0,31 (17,10)	81 \pm 1,26 (82)
M. acuminata	Borde	75,67 \pm 5,87 * (100)	0,75 \pm 0,02 * (0,84)	65,56 \pm 4,75* (80)	1,28 \pm 0,05 * (1,38)	1,70 \pm 0,07 * (1,86)	0,33 \pm 0,02* (0,60)	17,00 \pm 0,20* (17,50)	18,00 \pm 0,46* (19,00)	74 \pm 1,95 (76)
M. acuminata	Interior	32,63 \pm 9,64 (98)	0,56 \pm 0,04 (0,71)	47,50 \pm 5,59 (70)	0,54 \pm 0,09 (0,98)	0,93 \pm 0,10 (1,38)	0,14 \pm 0,07 (0,30)	14,70 \pm 0,07 (15,30)	16,30 \pm 0,31 (17,10)	81 \pm 1,26 (82)

Tarde (13:00 – 15:00 h)

A. triplinervia	Borde	126,55 \pm 23,13 * (515)	0,66 \pm 0,01 * ** (0,70)	59,00 \pm 4,03* (90)	2,01 \pm 0,24 * ** (3,99)	3,02 \pm 0,34* ** (6,14)	0,51 \pm 0,05* (0,80)	18,30 \pm 0,09* (18,55)	19,53 \pm 0,50* (20,00)	70 \pm 0,90 (71)
A. triplinervia	Interior	49,41 \pm 9,10 (219)	0,56 \pm 0,04 (0,90)	42,06 \pm 3,89 (70)	0,83 \pm 0,12 ** (2,54)	1,64 \pm 0,29 ** (9,07)	0,24 \pm 0,03 (0,25)	16,25 \pm 0,50 (16,50)	17,73 \pm 0,20 (18,00)	83 \pm 1,00 (84)
M. acuminata	Borde	120,73 \pm 4,84 * (150)	0,76 \pm 0,04 * (0,92)	63,64 \pm 3,64 * (80)	1,61 \pm 0,16 * (2,70)	2,17 \pm 0,24 * (3,93)	0,47 \pm 0,06* (0,50)	18,00 \pm 0,35* (18,65)	19,53 \pm 0,50* (20,00)	70 \pm 0,9* (71)
M. acuminata	Interior	43,44 \pm 6,02 (133)	0,57 \pm 0,03 (0,88)	45,17 \pm 3,42 (70)	0,59 \pm 0,13 (2,00)	1,11 \pm 0,24 (4,39)	0,22 \pm 0,04 (0,18)	16,00 \pm 0,05 (16,30)	17,73 \pm 0,20 (18,00)	83 \pm 1,00 (84) 80-

*diferencias significativas (P<0,05; Prueba U Mann-Whitney) entre ambientes para una misma especie

**diferencias significativas (P<0,05; Prueba U Mann-Whitney) entre especies para un mismo ambiente.