UNIVERSIDAD AUTONOMA “GABRIEL RENE MORENO”

FACULTAD DE CIENCIAS AGRICOLAS

CARRERA DE INGENIERIA FORESTAL

Evaluación del crecimiento y el potencial de captura de dióxido de carbono, de dieciséis especies arbóreas en dos condiciones de luz en invernadero

Tesis de grado presentada para optar por el título

de

Ingeniero Forestal

Por:

Turian Ramiro Palacios López

SANTA CRUZ – BOLIVIA
2005

APROBACIÓN

La tesis de grado "**Evaluación del crecimiento y el potencial de captura de dióxido carbono de dieciséis especies arbóreas en dos condiciones de luz en invernadero"** ha sido elaborada por Turian Ramiro Palacios López, como requisito para optar por el grado de Licenciatura en Ingeniería Forestal y el título de Ingeniero Forestal; en la Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Autónoma "Gabriel René Moreno".

El presente trabajo fue revisado, corregido y aprobado por el siguiente tribunal:

……..... PhD. Lourens Poorter	ASESOR
……..... PhD. Lincoln Quevedo	ASESOR
……..... MSc. Roberto Quevedo	TRIBUNAL
……..... Ing. Andrés Coimbra	TRIBUNAL
……..... Ing. Gregorio Cerrogrande	TRIBUNAL
……..... PhD. Lincoln Quevedo	DIRECTOR DE CARRERA DE INGENIERÍA FORESTAL
……..... MSc. Nelson Rodríguez	DECANO DE LA F.C.A.

Santa Cruz- Bolivia
2005

AGRADECIMIENTOS

A Dios por haberme sostenido en todo este tiempo, por haber revelado un poco más de su ser. Por gracia El ha hecho que este y que prosiga en sus caminos, luchando la buena batalla, hasta alcanzar la estatura de su hijo.

A mi familia por su apoyo brindado en todos estos largos años de estudio y por que ellos fueron el instrumento para darme apoyo cuando estuve desvalido.

A mis asesores, el Dr. Lourens Poorter por las interminables horas de ayuda que me brindó, por todos los consejos que me dio en el desarrollo de esta tesis, y al Dr. Lincoln Quevedo por sus valiosas observaciones en la elaboración de esta tesis, por su voluntad demostrada para con la exitosa culminación de este estudio.

Al Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF) por haberme permitido usar sus instalaciones para la realización de esta tesis. En especial a la Dra. Marielos Peña y al MSc Bonifacio Mostacedo por brindarme sus consejos y amistad.

A todas las demás personas que de una u otra manera me ayudaron, y los pongo como otros, no por que no sean dignos de ser nombrados si no que la lista sería tan larga que no me bastaría solo una hoja para nombrarlos. ¡GRACIAS!

DEDICATORIA

A los que están y estuvieron muy cerca de mí.

CONTENIDO

APROBACIÓN ii
AGRADECIMIENTOS iii
DEDICATORIA iv
CONTENIDO v
LISTA DE CUADROS Y FIGURAS vii
RESUMEN viii
1. INTRODUCCIÓN 1
2. OBJETIVOS 3
2.1. Objetivo general 3
2.2. Objetivos específicos 3
3. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA 4
3.1. Cambios climáticos y el efecto invernadero 4
3.2. Bosques como fuentes y sumideros de CO_2 5
3.3. La fotosíntesis y su dependencia de la luz 5
3.4. Disponibilidad de luz en el bosque 6
3.5. Efecto de la luz en el crecimiento y supervivencia de las plantas en el bosque 7
3.6. Efecto de la luz en la morfología 8
3.7. Efecto de la luz en la fisiología 9
3.8. Tolerancia a la sombra 10
3.9. Manejo de bosques 12
4. MATERIALES Y MÉTODOS 14
4.1 Descripción de la zona de estudio 14
4.2. Metodología 15
4.2.1. Diseño 15
4.2.2. Especies 16
4.2.3. Experimento de luz 17
4.2.4. Experimento de crecimiento 17
4.2.5. Toma de datos 17
4.2.6. Análisis estadísticos 19
5. RESULTADOS 21

5.1. Resultados generales 21
5.1.1. Altura 21
5.1.2. Peso total 22
5.1.3. Raíz 22
5.1.4. Tallo 22
5.1.5. Hojas 23
5.1.6. Cotiledones 23
5.1.7. Área foliar específica 23
5.1.8. Área foliar relativa 23
5.1.9 Tasa de asimilación 26
5.1.10 Tasa de crecimiento relativo en biomasa 26
5.2. Factores morfológicos y fisiológicos que influyen en el crecimiento. 28
6. DISCUSIÓN 31
6.1. Evaluación del crecimiento y la morfología de 16 especies arbóreas en dos condiciones de luz 31
6.2. Determinación del potencial de captura de dióxido de carbono 34
6.3. Características morfológicas y fisiológicas que determinan la tasa de crecimiento 36
7. CONCLUSIONES 39
8. RECOMENDACIONES 41
LITERATURA CITADA 42

LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadros

Cuadro 1**.** Resumen de las especies estudiadas……...……..……16

Cuadro 2. Parámetros usados. Abreviaciones y significados de cada variable…….17

Cuadro 3. Análisis de ANDEVA de los factores (Especie, Luz y especie x luz) sobre las variables morfológicas……..…….21

Cuadro 4. Regresión linear en 10% de luz…….……28

Figuras

Figura 1. Sitios de recolección de semillas……...….14

Figura. 2. Crecimiento en 1% y 10% de luz……..……..…….….25

Figura. 3. Tasa de asimilación en 1% y 10% de luz…….....26

Figura. 4. Tasa de crecimiento relativo de biomasa en 1% y 10% de luz……...……..27

Figura 5. Relación entre tasa de crecimiento relativo en biomasa y las características morfológicas y fisiológicas para 16 especies arbóreas…….…….30

Figura 6. Tasa de crecimiento relativo en 10 % de luz para 16 especies……..…….34

RESUMEN

La quema de combustibles fósiles y la quema del bosque por incendios forestales, chaqueo, o deforestación, incrementa los niveles de CO_2 en la capa de ozono. Al ser eliminadas las masas boscosas se disminuye también la capacidad de capturar CO_2. Este estudio tiene como objetivo evaluar el potencial de captura de dióxido de carbono de especies arbóreas, para así contrarrestar el aumento de CO_2 en la atmósfera y su efecto invernadero

Este estudio fue realizado en la ciudad de Santa Cruz de la Sierra (16º S, 61º W) en las inmediaciones del Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF). La ciudad cuenta con una precipitación media anual de 1500 mm/año. La recolección de semillas se realizó en la concesión forestal La Chonta ubicada en la provincia de Guarayos (bosque en transición Chiquitano Amazónico), con una precipitación anual de 1560 mm. y, en la propiedad de la empresa maderera INPA ubicada a 60 Km. al NE de la localidad de Concepción (Bosque seco chiquitano) con una precipitación anual de 1100 mm.

Se estudió el crecimiento y el potencial de captura de dióxido de carbono de 16 especies en invernadero. Para ello se realizó un experimento de crecimiento en dos condiciones de luz (1 y 10%). Se realizaron dos cosechas a las 2 y 10 semanas después de haber sido transplantadas y llevadas a los invernaderos. Se dividió las plantas en componentes importantes tales como raíz, tallo y hojas, para luego secarlos y determinar su peso seco. También se determinó las áreas foliares relativas y especificas, mediante el escaneado y la posterior digitalización y determinación del área de las mismas.

La luz tuvo un efecto significativo en todas las variables menos en proporción de peso de la planta en hojas (Cuadro 3). El factor especie tuvo un efecto significativo en todas las variables y la interacción especie luz tuvo un efecto significativo en todas las variables menos en la proporción de peso de la planta en tallo (Cuadro 3).

En términos del peso total de biomasa, las plantas crecieron 4 veces más en luz (10% de luz) que en sombra (1% de luz). Todas las especies tuvieron significativamente más biomasa en la luz excepto sirari (*Guibortia chodatiana*) azucaro de INPA (*Spondias mombin*) y gargatea (*Jacaratia spinosa*).

El área foliar por unidad de peso en hoja (área foliar especifica) y el área foliar por unidad de peso de planta (área foliar relativa) fueron mayor en 1% de luz, porque las plantas intentan así captar mas luz en la sombra, donde la cantidad de luz es un factor limitante para el crecimiento. La proporción de peso en raíz fue mayor en 10% de luz, porque las plantas intentan así captar mas agua y nutrientes, los cuales son los factores limitantes cuando hay suficiente luz.

Las especies que invirtieron sus recursos en sus estructuras morfológicas fotosintéticas invirtieron menos en su sistema radicular. Heliófitas efímeras como *Urera caracasana* invierten más en hojas para aumentar su crecimiento, mientras esciófitas totales como *Alibertia verrucosa* invierten más en raíces para guardar carbohidratos y aumentar su supervivencia.

Se encontró que la proporción de peso en tallo y la proporción de peso en cotiledón no tuvieron un efecto sobre la tasa de crecimiento relativo en biomasa. En cuanto a la proporción de peso en raíz, tuvieron una mayor tasa de crecimiento relativo de biomasa las que invirtieron menos en raíces Ej. *Urera caracasana*. En cuanto a la tasa de asimilación, el análisis de las medias nos indica que todas las especies que crecieron en la 10% de luz tuvieron una mayor tasa de asimilación, excepto Gargatea (*Jacaratia spinosa*). El área foliar relativa mostró una dependencia con la tasa de crecimiento relativo en biomasa.

1. INTRODUCCIÓN

Bolivia se considera uno de los países con mayor diversidad de plantas en Latinoamérica por que tiene una gran variabilidad climática, latitudinal y altitudinal. En Bolivia confluyen distintos tipos de bosque con una superficie aproximada de 439.432 Km^2, desde los mas secos (bosque chaqueño) hasta los mas húmedos (bosque amazónico) los cuales tiene un grán potencial de brindar servicios ambientales como captura de CO_2 y otros como la explotación de recursos maderables y no maderables (Navarro 1997, citado por Mostacedo 2003). También no olvidemos de los servicios sociales, como las áreas de esparcimiento, paisajismo y turismo.

Sabemos que la concentración atmosférica del CO_2 ha sufrido un considerable aumento en el siglo 20, especialmente en sus últimas décadas. Antes del comienzo de la revolución industrial la concentración de CO_2 en la atmósfera era de unas 280 partes por millón de la mezcla de gases del aire y a principios del siglo XXI alcanza hoy unas 375 ppm. Estos incrementos en la concentración de CO_2 son preocupantes y debemos buscar preservar nuestros bosques, por que estos contrarrestan el aumento de CO_2 al capturarlo en la biomasa de los árboles que están creciendo ya sea en condiciones naturales o en plantaciones de producción de madera, postes, etc.

La luz es un factor limitante para el crecimiento de las plantas. En el bosque húmedo hay solo un 1% a 10 % de luz en el sotobosque (Donoso 1994)

La intensidad de la luz afecta el tamaño y la forma de las hojas diferencialmente. Asimismo las plantas que crecen a altas intensidades de luz serán más gruesas que aquellas a bajas intensidades (Lira 1994).

El grado de tolerancia a la sombra o la demanda de luz de las especies es una clave importante en el manejo de la regeneración natural de las especies arbóreas. Por lo tanto los requerimientos de las especies en términos de disponibilidad de agua y luz deben ser tomados en cuenta en el desarrollo de programas de agroforesteria o en planes de manejo forestal para el bosque (Hayashida *et al.* 2001).

Se pretende demostrar las requerimientos de luz de 16 especies que serán tomadas en cuenta en esta tesis y como responden estas a dos intensidades de luz. Por que la luz es el factor que limita en mayor grado la sobrevivencia y crecimiento de los plantines en el sotobosque.

La importancia de determinar el potencial de captura de dióxido de carbono de 16 especies, radica en conocer el valor ecológico, social y económico que prestan y que podrían tener estas especies a futuro como especies captoras de dióxido de carbono. Especies con alto crecimiento podrían ser favorecidas con tratamientos silviculturales en bosques bajo manejo o plantadas en plantaciones de especies nativas con múltiples usos (madera, carbón, captura de CO_2, etc.).

Así también, con este estudio se podría dar nuevas luces a cerca de que o cuales de estas 16 especies son las que tienen una alto potencial de capturar CO_2, para así dar un valor agregado al bosque. Se podría impulsar la conservación de estas áreas desde un punto de vista de manejo, integrando estos factores o posibilidades a los ya conocidos (productos no maderables).

También nos daría algunas pautas de cuales de estas especies nativas tienen un alto incremento en biomasa, y son aptas para establecer en plantaciones forestales o en tratamientos silciculturales.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

- Evaluar del crecimiento y el potencial de captura de dióxido de carbono, de dieciséis especies arbóreas en dos condiciones de luz.

2.2. Objetivos específicos

- Evaluar el crecimiento y la morfología de especies arbóreas en dos condiciones de luz de 1% y 10%.
- Evaluar el potencial de crecimiento y la captura de dióxido de carbono.
- Determinar las características morfológicas y fisiológicas que determinan la tasa de crecimiento de las especies.

3. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

3.1. Cambios climáticos y el efecto invernadero

Los gases de invernaderos artificiales (Dióxido de carbono, metano, oxido nitroso, ozono, compuestos clorofluorcarbonados) motivan el recalentamiento del planeta. Los microgases como CO_2 y otros atrapan el calor de los rayos del Sol cuando son reflejados por la superficie del planeta, causando un aumento de temperatura o efecto invernadero (Leggett *et al.* 1994).

Los gases de efecto invernadero provienen de casi todas las actividades humanas. Son consecuencia de las centrales eléctricas, de la industria energética, de las fábricas, oficinas y hogares, del uso del transporte, de algunos métodos de cultivo y de la deforestación (Leggett *et al.* 1994).

La acción del hombre ha cambiado las cosas al punto que el CO_2 está aumentando su contenido en la atmósfera, incorporando cada año nada menos que unos 7.000 millones de toneladas. Los combustibles fósiles aportan aproximadamente un 70% de los 7.000 millones (Carrasco 2000).

La concentración atmosférica de dióxido de carbono (CO_2) ha sufrido un considerable aumento en el siglo XX, especialmente en sus últimas décadas. Antes del comienzo de la revolución industrial la concentración de CO_2 en la atmósfera era de unas 280 partes por millón de la mezcla de gases del aire y a principios del siglo XXI alcanza hoy unas 375 ppm. (Cuello y Tola 1995).

Este aumento de microgases ha causado un incremento de temperatura de 0.5º C, y si no se reduce drásticamente estas emisiones, la temperatura de la tierra aumentará hacia el año 2100, en 5ºC, con graves consecuencias para la vida (Leggett *et al.* 1994).

El mundo está en peligro de perder sus bosques. Las selvas húmedas tropicales, especialmente las de la cuenca del Amazonas en Sudamérica, están siendo destruidas a una velocidad de unos 12 millones de hectáreas cada año (Erickson 2000).

3.2. Bosques como fuentes y sumideros de CO_2

La alta tasa de deforestación de los bosques tropicales y subtropicales, es una fuente importante del incremento de CO_2. Sólo en Bolivia entre los años 1993 – 2000 se ha deforestado 1.892.332 hectáreas (1.7% de la superficie total del país), con un promedio anual de 270.000 hectáreas. La superficie deforestada aumentó en un 89% con respecto a la superficie desmontada determinada en 1993. Este proceso podría agravarse por la enorme presión social de nuevos actores que pretenden asentarse en el departamento de Santa Cruz y que pueden causar una deforestación aún más elevada que las cifras dadas hasta el 2000 (Rojas *et al.* 2000).

Los bosques son uno de los mayores captadores de dióxido de carbono después del plancton del mar. Esto nos lleva a observar la gran importancia que juegan los bosques a la hora de fijar CO_2.

Un servicio ambiental de gran relevancia en orden global que brinda la vegetación del bosque consiste en absorción de CO^2, producción de oxígeno mediante el proceso de fotosíntesis, por medio del cual el dióxido de carbono que absorben las plantas verdes es fijado como biomasa orgánica (Izko y Burneo 2001).

De tal forma, la concentración excesiva de dióxido de carbono se reduce, y por lo tanto, disminuye el efecto invernadero, cuyas consecuencias económicas y humanas pueden ser incalculables. A pesar de que este servicio beneficia a la comunidad local, nacional e internacional, su pago es generalmente más aceptado por países industrializados (Izko y Burneo 2001).

3.3. La fotosíntesis y su dependencia de la luz

El dióxido de carbono que se fija durante el proceso de fotosíntesis es transformado en compuestos de carbono, elementos esenciales para la construcción del tejido vegetal. La economía del carbón de una planta está regulada no sólo por la tasa fotosintética de sus hojas, sino también por la cantidad de luz que estas logran interceptar, la disposición geométrica de las hojas y por la distribución de la biomasa dentro de la planta misma. Por otro lado la tasa de

fotosíntesis depende también de la radiación fotosintética activa (PAR por sus siglas en ingles) que llega hasta las hojas de la planta, que esta entre 400 a 700 nm. (Chazdon y Montgomery 2002).

3.4. Disponibilidad de luz en el bosque

La estructura del bosque (altura del dosel, área basal, densidad de fustes), en particular afecta las condiciones luminosas y determinan tanto la cantidad de luz que cae en un punto dado del sotobosque, como la calidad de la misma. A su vez, otros factores que afectan la cantidad de luz en el bosque son: la latitud, nubosidad, grado de cobertura de la vegetación, la estructura y composición del dosel (Hogan y Machado 2002).

Latitud: conforme cambia la latitud, cambia también el ángulo del sol con respecto a la superficie de la tierra con lo cual varia el área horizontal sobre la cual se distribuye la energía solar incidente. A medida que nos alejamos del Ecuador se observa, también una mayor variabilidad, a lo largo del año, en el número de horas diarias de luz solar. En cuanto mayor es la latitud, más extensa es la zona del piso del bosque que resulta iluminada por un claro.

Nubosidad: Las nubes afectan la cantidad de luz y aumentan su variabilidad espacio-temporal. Las nubes pueden reducir la transmisión de luz atmosférica hasta el 20%. La cantidad de luz solar que reflejan las nubes (radiación difusa) puede ser mayor que la que refleja un cielo despejado (radicaron directa). Así es más posible que haya más luz en el sotobosque cuando el cielo está nublado que cuando está despejado (Hogan y Machado 2002).

Grado de cobertura de la vegetación: El dosel del bosque tropical capta la mayor parte de la radicación solar incidente. En general, el sotobosque tropical recibe solamente un 2% de la radiación total que incide sobre el dosel, y de un 50% a un 80% de esa radiación es producto de los llamados “destellos de luz”; estos destellos tienen un tiempo de duración que va de segundos a minutos.

La variabilidad vertical de luz existente entre el dosel y el sotobosque determina, como factor ecológico, la distribución de las especies que viven en distintos niveles del dosel, y como

factor evolutivo, las adaptaciones que tengan (Terborgh 1985, citado por Hogan y Machado 2002)

Estructura y composición del dosel.- En el bosque tropical húmedo, el índice de área foliar (IAF) (área foliar total por unidad de área) oscila, normalmente entre 6 y 8 m^2 de hojas por cada m^2 de suelo (Leigh 1975; citado por Hogan & Machado 2002). Esto implica que la mayoría del área foliar proyectada verticalmente se encuentra a la sombra de otras.

En Costa Rica se observó que en transectos de 100 m de largo, en los que la altura del dosel variaba poco, el sotobosque era básicamente oscuro; en cambio–cuando la altura del dosel presentaba una gran variabilidad a lo largo del mismo intervalo espacial (lo que sugiere que el transecto paso por fases de claro y en fases de dosel serrado), los niveles de radiación solar variaron, igualmente, hasta en 2 y 3 veces (Clark *et al.* 1996, citado por Hogan & Machado 2002). La composición florística del dosel también puede afectar las condiciones de luz del sotobosque.

3.5. Efecto de la luz en el crecimiento y supervivencia de las plantas en el bosque

En el sotobosque, la disponibilidad de energía luminosa es un factor limitante para la fotosíntesis. La capacidad para responder favorablemente a la luz fluctuante se atribuye más a los ajustes morfológicos que la planta puede tener que a la cantidad de luz que ellas dispongan (Chazdon y Montgomery 2002).

La abundancia de las especies en diferentes estados sucesionales se presentó en concordancia con el grupo de especies (gremio) (Louman *et al.* 2002).

Las condiciones de luz pueden variar drásticamente durante la vida de un árbol, ya que el bosque es un sistema dinámico que se encuentra en constante cambio de estructura y composición; y por lo tanto la cantidad de luz en un punto dado puede cambiar dramáticamente (Chazdon y Montgomery 2002).

Tanto la apertura como el cierre de un claro son procesos relativamente rápidos comparados con el tiempo de vida de los árboles. Aún cuando no se produzcan claros el régimen lumínico aumenta a medida que el árbol crece hacia el dosel. Por lo tanto,

esperaríamos que los árboles fuesen capaces de aclimatarse a diferentes regímenes lumínicos en tal manera que aumente su tasa de crecimiento (Fetcher *et al*. 1987)

En condiciones con alta radiación y una escasez de agua, uno puede esperar que las plantas inviertan más biomasa en sus raíces para captar agua, compensando así la alta transpiración. Hayashida *et al.* (2003), realizaron un experimento de crecimiento de tres especies en 3 y 25% de luz en la que, Mara (*Swietenia macrophylla*) fue la única especie que tuvo la más alta proporción de biomasa en raíces (proporción de peso en raíces, PPR) en 25% de luz, en comparación de 3% de luz. En condiciones de poca luz uno puede esperar que las plantas inviertan más biomasa en sus hojas para captar una mayor cantidad de luz. Especies como (*Swietenia* y *Bertholletia*) tuvieron una proporción de peso en hoja (PPH) más alta en 3% de luz (Hayashida *et al* 2003).

Las plantas en los claros necesitan invertir más en un crecimiento rápido en altura que en diámetro del tallo, para prevenir que las plantas vecinas las sobrepasen. Pero esto se da generalmente en especies pioneras (heliófitas) que demandan mayores cantidades de iluminación para desarrollarse, en las secundarias (esciófitas) estas pueden permanecer postergadas por mas tiempo, por ello ellas invierten sus recursos mas en hojas que en altura del fuste (Van Rijsoort *et al.* 1993).

En un estudio realizado sobre plantines de castaña (*Bertholletia excelsa*) en el norte de Pando se demostró un ligero incremento en crecimiento cuando se las expuso a niveles de mayor radiación. La luz tuvo un efecto menor en la morfología de los brinzales, mientras que en la ontogenia (tamaño) de la planta tiene un efecto mayor (Bloemen y Huiszoon 1994).

3.6. Efecto de la luz en la morfología

Muchas de las características morfológicas y fisiológicas de las hojas, como el tamaño, la coloración y el grado de pubescencia pueden repercutir en los procesos de intercambio de energía con el ambiente, en otras palabras pueden modificar su balance de energía (Hogan y Machado 2002).

Las hojas que crecen en la sombra muestran un grosor menor que las hojas que crecen al sol, y el número de cloroplastos por área, así como el contenido de clorofila por cloroplasto es mayor en las hojas de sombra. Estas hojas son, delgadas, por que tienen un bajo volumen de células por unidad de área y con un número también bajo de cloroplastos por unidad de área (Chazdon y Montgomery 2002).

Así también la luz tiene un efecto en la cantidad de clorofila: Primero, cuanto menor es la disponibilidad de luz, mayor es la cantidad de clorofila que se necesita para captar la energía suficiente para realizar la fotosíntesis; y segundo, en condiciones de poca luminosidad, las plantas presentan hojas más delgadas para que los cloroplastos no se superpongan y queden, así, expuestos a una mayor intensidad lumínica, cosa que ocurriría si estuviera apilados en hojas de mayor grosor (Hogan y Machado 2002).

En cuanto a la coloración de las hojas encontramos que el color "plateado" de las hojas, absorbe cerca del 44% de la luz solar incidente, mientras que la mayoría de las hojas de color verde normalmente absorben el 85 y el 90% de la luz incidente (Melchor *et al.* 1994 citado por Hogan y Machado 2002).

3.7. Efecto de la luz en la fisiología

Uno de los factores que determina la sobrevivencia de los plantines en el sotobosque es la capacidad que muestran algunas especies para responder a los cambios ambientales y la capacidad de otras para aprovechar los destellos de luz (sunflecks), la efímera cantidad de radiación solar directa que logra penetrar el dosel y llegar al sotobosque (Chazdon y Montgomery 2002)

El tiempo total diario que corresponde a los destellos de luz es muy variable, normalmente oscila entre 20 a 60 minutos. La proporción del total diario de carbono fijado por fotosíntesis debido exclusivamente a estos fugaces destellos pude alcanzar hasta un 40% y un 60% (Chazdon 1988, citado por Hogan y Machado 2002).

La capacidad fotosintética de las especies del sotobosque se encuentra, limitada en gran medida por la baja concentración de enzimas fotosintéticas y compuestos de transporte de

electrones que muestran sus hojas por unidad de área (Anderson y Osmond 1987, citado por Chazdon y Montgomery 2002). Sus hojas son, por lo general, delgadas, con un bajo volumen de células por unidad de área y con un número también bajo de cloroplastos por unidad de área. Esta concentración reducida ayuda a mantener bajos los costos metabólicos de construcción foliar y de mantenimiento de las funciones fisiológicas.

3.8. Tolerancia a la sombra

En bosques húmedos tropicales, se reconocen 4 gremios ecológicos, los cuales difieren en su tolerancia a la sombra; las heliófitas efímeras, heliófitas durables, esciófitas parciales y esciófitas totales. Las plantas *heliófitas efímeras* (o pioneras) dadas sus características juegan un papel fácilmente reconocible en la rápida colonización y ocupación de los sitios abiertos; producción a una edad precoz de una gran cantidad de semillas ampliamente diseminadas y presentes, vivas y enterradas, en el banco de semillas del suelo tanto de bosques primarios como de parcelas cultivadas; alta capacidad fotosintética en buena iluminación permitiendo un crecimiento muy rápido con la asignación de una porción relativamente alta de los recursos conseguidos a la producción de mas hojas y a la reproducción (Finegan y Delgado 1997). Los géneros importantes de heliófitas efímeras son *Cecropia, Heliocarpus, Ochroma y Trema* entre otros.

Las especies *Heliófitas durables* (HD) no llegan tan rápidamente a los sitios abiertos como las heliófitas efímeras, pero se apoderan de dichos sitios después de que las efímeras desaparecen y los ocupan por un periodo mucho mas largo. La capacidad fotosintética de las heliófitas durables es intermedia y el crecimiento rápido, el patrón de asignación de recursos produciendo una capacidad de incremento diametrito anual de hasta 2-3 cm. y maderas moderadamente livianas o moderadamente pesadas (P.E.B. de 0.3 – 0.45).

Las semillas de las HD varían de tamaño entre pequeñas y medianas. Por lo general llevan pocas reservas para mantener a la plántula recién emergida y los cotiledones son fotosintéticos y deben encontrar buenas condiciones de iluminación (Finegan & Delgado 1997). Ejemplos de Heliófitas durables son representadas por especies bien conocidas como *Cedrela odorata, Ceiba pentandra, Swietenia sp.*

Las esciófitas (E) crecen en condiciones de poca luz, como las que existen en el sotobosque. El aparato fotosintético de las E se satura a niveles relativamente bajos de iluminación y que el PCL es bajo. Sin embargo en condiciones de bosque natural, probablemente todas las esciófitas tienen la capacidad de aumentar su crecimiento al abrirse un claro en el bosque. El patrón general de asignación de recursos es de un crecimiento más lento y mayor inversión en la producción de estructuras permanentes más durables que las de las heliófitas. Esto es puesto en evidencia por la mayor fuerza y densidad de las maderas (de moderadamente pesadas a muy pesadas, P.E.B. 0.45 – 0.9) (Finegan & Delgado 1997). Las esciófitas están representadas por los géneros *Virola, Carapa, Lecythis spp, Pentaclera macroloba*

En el sotobosque la sobrevivencia a largo plazo exige un crecimiento lento y conservador; por ello, resulta útil reducir al mínimo los costos de construcción foliar (Chazdon 1986, citado por Chazdon y Montgomery 2002).

Por lo general, las especies de plantas "pioneras" presentan una mayor incidencia de ataques por parte de los herbivoros que las especies adaptadas a vivir en condiciones de menor luminosidad, y es que las hojas de las primeras son menos duras y tienen un mayor contenido de agua y una menor concentración de compuestos químicos como fenoles y taninos (Hogan y Machado 2002).

En cuanto a la biología de las semillas y de la germinación, el patrón más importante es de cotiledones que funcionan como órganos de almacenamiento de reservas y que permiten el crecimiento en condiciones adversas de sombra (Finegan y Delgado 1997).

El daño que les provocan los herbívoros y los patógenos a las plantas de los bosques tropicales ha obligado a estas a desarrollar defensas cada vez mas eficaces: entre las que tenemos la producción de metabolitos secundarios, defensas físicas, calidad nutritiva, expansión foliar rápida, verdecer tardío, la alteración de su fenología, modificaciones morfológicas.

Producción de metabolitos: los taninos y terpenos son dos tipos de defensas químicas muy utilizadas y muy eficaces contra los herbivoros y los patógenos. Otro grupo son los alcaloides

constituyen otro grupo importante de metabolitos secundarios la cafeína y la nicotina figuran entre los mas conocidos y su función es atacar el sistema nervioso de los herbivoros. Otros compuestos que imitan las hormonas de los insectos e interfieren con su crecimiento y desarrollo. Algunas plantas producen aminoácidos tóxicos y algunas hasta contienen cianuro (Harborne 1988, citado por Barone y Coley 2002).

Defensas físicas: Entre estas están la producción de estructuras rígidas y flexibles como espinas y vellos. Algunos vellos obstaculizan la llegada del insecto al tejido foliar, otros tienen forma de garfio y pueden destrozar las partes blandas de una oruga.

Calidad nutritiva: esta calidad tiene una gran influencia en el crecimiento y en la sobrevivencia de los herbívoros por ejemplo una hoja joven y en pleno crecimiento carece de fibra por lo que su contenido de agua y nitrógeno suele ser mayor que el de la hoja madura (Coley y Cursar 1996, citado por Barone y Coley 2002).

Expansión foliar rápida.- como las hojas jóvenes son las que reciben más daño, las plantas pueden reducir el herbivorismo haciendo que sus hojas se expandan con gran celeridad (de esta forma los herbivoros que se especializan en hojas jóvenes tendrán dificultades para encontrarlas).

3.9. Manejo de bosques

Desde le punto de vista de la silvicultura, una de las preocupaciones más grandes para el manejo forestal sostenible en Bolivia es el desarrollo de sistemas silviculturales que conlleven a la regeneración posterior al aprovechamiento (Mostacedo y Frederiksen 1999).

La silvicultura puede aumentar la regeneración y tasa de crecimiento de los árboles, mejorar la calidad y rentabilidad de los rodales, y reducir los daños a la masa remanente. Los problemas potenciales para la regeneración incluyen tasa altas de depredación de semillas o poca germinación, falta de disponibilidad de luz debido al tamaño reducido de los claros, y producción irregular o deficiente de semillas (Frederiksen y Peralta 2001).

Una de las estrategias para el enriquecimiento de los bosques tropicales es el plantado de plantines de especies de alto valor comercial. En un experimento de enriquecimiento en

fajas con mara (*Swietenia macrophylla*) realizado en Bolivia se obtuvo que la supervivencia de los plantines plantados en claros limpiados fue 0.61, y de 0.4 en los claros no limpiados. Estos resultados apoyan a la hipótesis de que la luz tiene una gran importancia para la sobrevivencia de la mara. Además que se determinó el incremento en altura de 0.5 m por año (Panfil *et al.* 2001).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Descripción de la zona de estudio

Los invernaderos fueron instalados en ciudad de Santa Cruz (16º S, 61º W), en los predios del IBIF. La ciudad cuenta con una precipitación media anual de 1500 mm/año. Ubicada en la región oriental de Bolivia, limita al norte con el departamento de Beni y la República de Brasil; al sur con el departamento de Chuquisaca y la República de Paraguay; al este con la república de Brasil y al oeste con los departamentos de Beni, Cochabamba y Chuquisaca. Topografía solo un tercio del departamento está compuesto por montañas y el restante son llanuras, con una altura promedio de 420 m.s.n.m.

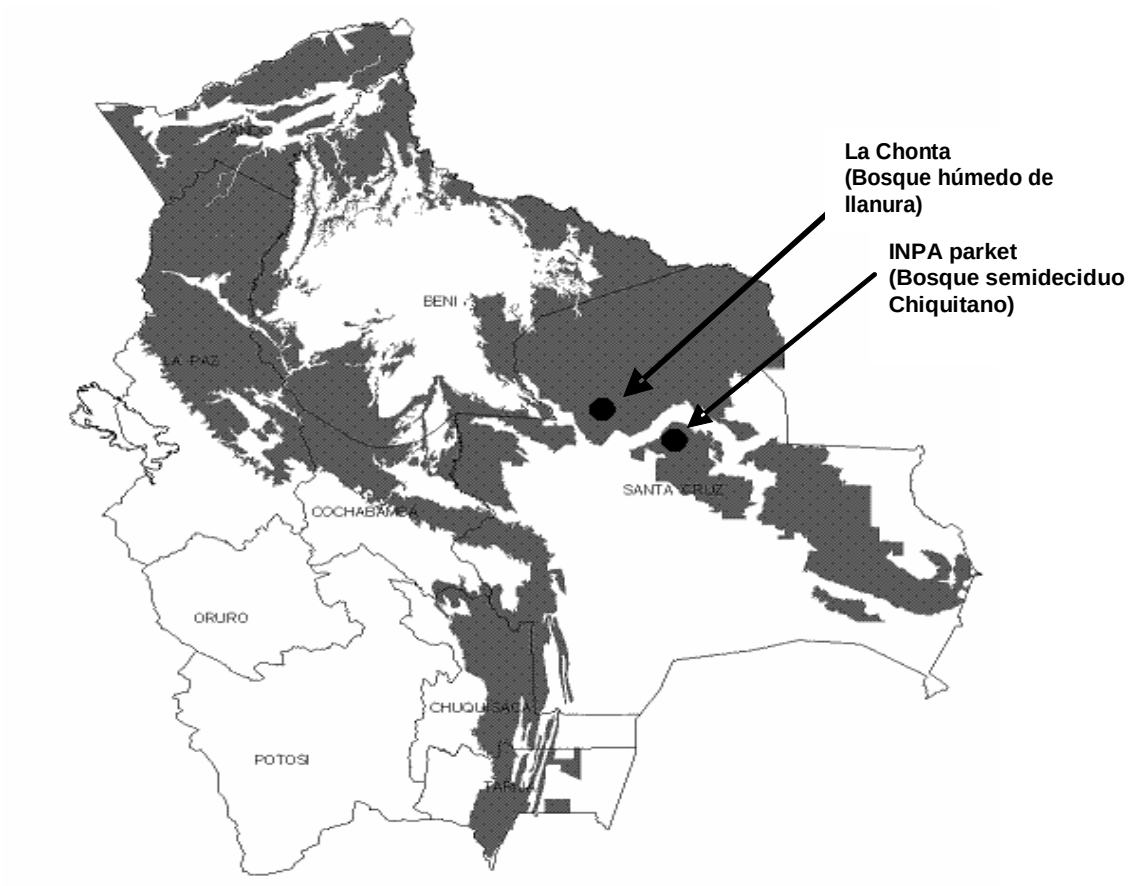

Figura 1. Sitios de recolección de semillas, concesión forestal "La Chonta Ltda"., Empresa privada "INPA parket Ltda."

4.2. Metodología

Para este estudio se hizo un análisis de crecimiento de 16 especies arbóreas en vivero en dos condiciones de luz (1 y 10 % de luz natural). Para el análisis de crecimiento se usó la metodología de Hunt (1978), se detalla en el texto y se puntualiza a continuación:

- Recolectar el material (semillas)
- Selección y sembrado en bandejas de 3x20x30 cm.
- Repique a masetas de 100 ml (cuando empiezan a salir sus primeras hojas).
- Colocar las masetas en las dos condiciones de luz (1 y 10% de luz natural en vivero).
- Separar las plantas en componentes relevantes (raíz, tallo, hoja y cotiledón si los hubiera) a la segunda y décima semana después de haber sido colocadas en los viveros.
- Realizar el análisis estadístico (dependiente de los objetivos).

4.2.1. Diseño

Dentro del diseño experimental para este estudio se tomaron en cuenta los siguientes puntos.

- Luz. Las intensidades tomadas en cuenta son de 1 y 10% de luz, por que son estas condiciones las que existen en el sotobosque y en los claros después de un aprovechamiento forestal.
- Se colocaron 10 plantines por especie en los cuatro viveros, dos viveros o casetas por cada condición de luz (1 y 10 %), en total los plantines fueron 40 por especie (2 niveles de luz por 2 casetas por 10 plantas por caseta). Se realizaron dos cosechas. La primera se la realizó a la segunda semana después de que los plantines fueron llevados al vivero. Luego se realizó una segunda cosecha de los plantines a las ocho semanas después de la primera cosecha.

4.2.2. Especies

Dependiendo del tipo de metabolismo fotosintético, las plantas superiores pueden clasificarse en C3, C4 y CAM. Todas las especies consideradas en este estudio son C3.

Se seleccionaron 16 especies maderables y no maderables (Cuadro 1) del bosque seco chiquitano y bosque en transición chiquitano-amazónico. El criterio utilizado para la selección fue el de abundancia o si la especie es maderable o mayor número de individuos ocurrentes.

Cuadro 1. Especies estudiadas, incluyendo sus nombres comunes, códigos, nombres científicos, familias, usos Nmad= no maderable, Mad= maderable; y sus respectivos gremios. HD = Heliófita durable, HE = Heliófita efímera, EP = Esciófita parcial, ET = Esciófita total.

Especie	Cod.	Nombre cientifico	Familia	Usos	Gremio
Ajo - ajo	Gall	*Gallesia integrifolia* (Sprengel) Harms.	Phytolaccaceae	Mad	HD
Aliso	Styg	*Stylogyne ambigua* (Martz). Mez	Myrsinaceae	Nmad	HD
Azucaro de INPA	Spoi	*Spondias mombin* L.	Anacardiaceae	Mad	HD
Azucaro de Chonta	Spoc	*Spondias mombin* L.	Anacardiaceae	Mad	HD
Cafecillo	Marg	*Margaritaria nobilis* L. F.	Euphorbiaceae	Nmad	H
Cari - Cari	Aca	*Acacia sp.*	Mimosaceae	Mad	HD
Conservilla	Alib	*Alibertia verrucosa* S. Moore	Rubiaceae	Nmad	HD
Gargatea	Jac	*Jacaratia spinosa* (Aubl.) A. DC.	Caricaceae	Nmad	HE
Curupau	Ana	*Anadenathera colubrina* (Vell. Conc.) Benth	Mimosaceae	Mad	HD
Leche - Leche	Sapi	*Sapium glandulosum* (L.) Morong	Apocynaceae	Nmad	H
Momoqui	Cae	*Caesalpinea pluviosa* DC.	Caesalipaceae	Mad	HD
Pica - Pica	Ure	*Urera caracasana* (Jacq.) Griseb.	Urticaceae	Nmad	HE
Roble	Amb	*Amburana cearensis (* Allemao*)A.C. Smith*	Meliaceae	Mad	HD
Sirari	Gui	*Guibourtia chodatiana* (Hassl.) J . Leónard	Caesalipaceae	Mad	HD
Tajibo morado	Tab	*Tabebuia impetiginosa* (C. Martius ex A. DC.) Standley	Bignoniaceae	Mad	HD
Tarara colorada	Pla	*Platymiscium ulei* Harms	Fabaceae	Mad	HD
Uvilla	Trem	*Trema micranta* (L.) Blume	Cecropiaceae	*Nmad*	HD

La recolección de semillas se realizó en la Concesión Forestal La Chonta ubicada en la provincia de Guarayos (bosque en transición Chiquitano Amazónico). Con una precipitación anual de 1560 mm. y en la propiedad de la empresa maderera INPA ubicada a 60 Km. al NE de la localidad de Concepción (Bosque seco chiquitano) con una precipitación anual de 1100 mm. Para la mejor comprensión de las abreviaciones y las unidades de las variables están detalladas en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Parámetros usados. Abreviaciones y significados de cada variable**.**

Variable	Significado	Unidades
P. P. R.	Proporción de peso en raíz	g/g
P. P. T.	Proporción de peso en tallo	g/g
P. P. H.	Proporción de peso en tallo	g/g
P. P. C.	Proporción de peso en cotiledón	g/g
AFE	Área foliar especifica	cm^2/g
AFR	Área foliar relativa	cm^2/g
TA	Tasa de asimilación	g/m^2/día
TCRA	Tasa de crecimiento relativo en altura	cm/cm/día
TCRB	Tasa de crecimiento relativo en biomasa	mg/g/día

4.2.3. Experimento de luz

El número total de plantines por especie fue de 40, luego se los llevó a las cuatro casetas (viveros), de 10 plantines en cada una de ellas. Los invernaderos cuentan con condiciones de luz que se asemejen a la de los claros naturales del bosque o creados por el aprovechamiento forestal. Dos de los invernaderos están al 1% de luz y los otros dos están al 10% de luz (luz natural). Los invernaderos están en una posición norte-sur en las inmediaciones de las oficinas del IBIF.

4.2.4. Experimento de crecimiento

Las semillas recolectadas se las hizo germinar en el vivero ubicado en la cuidad de Santa Cruz (16º S, 61º W). El sustrato que se usó en las macetas fue traído desde las empresas forestales de la Chonta e INPA para luego ser mezcladas en una proporción de 1:1 respectivamente. Cuando las semillas germinaron se los repicó en una maceta de 200 ml, con un sustrato en proporciones de ½ de suelo ribereño, ¼ de mantillo traído del bosque en transición amazónica y ¼ de mantillo traído del bosque seco chiquitano.

4.2.5. Toma de datos

Se realizó en dos etapas o cosechas.

1^{era} Cosecha. Se realizó la primera cosecha a unas dos semanas después de que las plantas fueron transplantadas y llevadas a las casetas de 1 y 10 % de luz, en cuanto desarrollaron sus primeras hojas. Se llevó a cabo una primera cosecha unas semanas después de haber sido transplantadas, asegurando así que las plantas estaban aclimatizadas al nuevo ambiente de luz. 2da cosecha. Se realizó cuando los plantines ya llevaban ocho semanas después de la primera cosecha.

En las cosechas se separó las raíces de los tallos y se tomaron los datos de altura de tallo, número de hojas, número de cotiledones (si los hubiera), peso seco, se determinó el área foliar mediante el escaneado de las hojas (Canon portable lasertej 2000, Cannon Inc. Tokio, Japan) y usando el programa Pixels 1.3.

Después de obtener los datos se determinó la biomasa: pesando hojas, tallos, cotiledones y raíz, luego se determinó el Peso total y con este se calculó las proporciones relativas de raíz, tallo, cotiledón, hoja. La tasa de crecimiento relativo de biomasa (Cuadro 2) (en mg/g/d) se determinó usando la formula (Hunt 1978).

$$TCRB = 1000\left(\frac{\ln B_2 - \ln B_1}{t}\right)$$

Donde. B_1 y B_2 es la biomasa promedio (en g) de las plantas en la primera y segunda cosecha, y t el tiempo (en días) entre las dos cosechas.

Por otro lado la tasa de asimilación en (g / m^2/ día) se la determinó usando la siguiente formula (Hunt 1978).

$$TA = \left[\left(\frac{B_2 - B_1}{t}\right) x \left(\frac{\ln A_2 - \ln A_1}{A_2 - A_1}\right)\right]$$

Donde. A_1 y A_2 es el área foliar promedio en (en m^2) de las plantas en la primera y segunda cosecha.

Después se determinó el área foliar relativa (AFR = en cm^2/g), que es el área foliar relativa por peso total de la planta y el área foliar especifica (AFE en cm^2/g) que es el área

foliar por peso de hoja. El AFR nos muestra que área foliar se produce por un gramo de planta y el AFE nos demuestra cuanta área de hoja se hace con un gramo de hoja.

También se determinó la tasa de crecimiento relativo en altura (TCRA.) expresada en mm/m/d para esto se uso la siguiente formula (Hunt 1978).

$$TCRA = 1000 \; x \left(\frac{\ln H_2 - \ln H_1}{t} \right)$$

Donde H son las alturas de primera y segunda cosecha y t el tiempo entre las dos cosechas expresado en días.

4.2.6. Análisis estadísticos

Para la determinación del primer objetivo se realizó un análisis de variancia (ANDEVA) para determinar la influencia de los factores especie y luz sobre el crecimiento y morfología de las plantas. Para este análisis se usó las 12 especies con suficientes plantas sobrevivientes (n >=5) en cada condición de luz. Este resultó en la exclusión de 4 heliófitas efímeras las cuales no sobrevivieron en 1% de luz. Para determinar las respuestas generales de las plantas a la luz se determinó para cada variable los promedios en sombra y luz para todas las especies en conjunto.

Después se determinó con una prueba de t si cada especie individualmente respondió significativamente a la luz.

Para el cálculo de la TCRB y TA se usó las medias en biomasa y área foliar de las especies en cada condición de luz. Por lo tanto ya no se pudo usar un ANDEVA para evaluar si las especies respondieron significativamente a la luz, porque ya no hubo repeticiones. En este caso se usó especies en lugar de planta como unidad de repetición, y mediante una prueba de t pareada se determinó si las especies en general respondieron significativamente a la luz.

Para el tercer objetivo (el efecto de variables morfológicas y fisiológicas en el crecimiento de las especies) se seleccionaron las 16 especies con suficientes individuos sobrevivientes (n>5) en 10% de luz. En tal manera se pudo incluir 4 especies heliófitas más, que son muy relevantes para el objetivo del estudio, porque tienen una alta tasa de crecimiento

y potencial de captura de carbono. Mediante un análisis de correlación de Pearson y una regresión se determinó la dependencia de la tasa de crecimiento relativo en biomasa (TCRB) en las características morfológicas y fisiológicas. El coeficiente de determinación (r^2) indica la variación en TCRB explicada por esta variable para 16 especies.

5. RESULTADOS

5.1. Resultados generales

La luz tuvo un efecto significativo en todas las variables menos en proporción de peso en hojas (Cuadro 3). El factor especie tuvo un efecto significativo en todas las variables y la interacción especie-luz tuvo un efecto significativo en todas las variables menos en proporción de peso en tallo, raíz y en área foliar específica. El modelo explicó en promedio 60% de la varianza, con un mínimo de 45% y un máximo de 95%. Esto nos demuestra que los modelos son bastante explicativos. En peso total y número de hojas, los plantines crecieron casi tres veces más en la luz que en la sombra. Pero no así en las demás variables por que en algunas de ellas se observó el caso contrario como por ejemplo: en proporción en tallo hubo una mayor altura en sombra (1% de luz) que la luz (10% de luz), esto debido al geotropismo positivo del tallo.

Cuadro 3: Análisis de ANDEVA, mostrándonos el grado de influencia (F y P) de los factores especie y luz, sobre el crecimiento y morfología de plantas y los promedios en sombra y luz. Se muestra también la proporción de la varianza explicada (r^2). P= Proporción

Factores	Especie		Luz		Esp x luz		r^2	Sombra	Luz	Razón
								1%	10%	
Variable	F	P	F	P	F	P				
Altura (cm)	38.5	0.001	77.5	0.001	3.2	0.001	0.76	8.3	12.0	1.4
Peso total (mg)	7,9	0,001	114,1	0,001	3,4	0,001	0,55	143	580	4
P. raíz (g/g)	22,8	0,001	45,6	0,001	1,3	0,3	0,64	0,175	0,255	1.5
P. tallo (g/g)	8,5	0,001	21,5	0,001	1,9	0,046	0,45	0,305	0,258	0.8
P. cot (g/g)	262,7	0,001	57,4	0,001	21,6	0,001	0,95	0,080	0,041	0.5
P. hojas (g/g)	36,3	0,001	0,2	0,641	4,2	0,001	0,74	0,440	0,446	1
AFE (cm2/g)	15,7	0,001	24,7	0,001	1,4	0,166	0,55	513	385	0.7
AFR (cm2/g)	19,5	0,001	30,8	0,001	3,1	0,001	0,61	266	192	0.7
Hojas (#)	37,9	0,001	223	0,001	8	0,001	0,82	4,168	7,429	1.8

5.1.1. Altura

Se encontró que la luz tuvo un efecto significativo en el crecimiento en altura (ANOVA, $p<0.001$; Cuadro 3). Las plantas en luz crecieron 12 cm en promedio y las que se desarrollaron en la sombra crecieron 8 cm (Cuadro 3). El factor especie tuvo un efecto significativo (ANOVA, $p< 0.001$; Cuadro 3) y hubo una interacción significativa entre luz y

especie (ANOVA, $p<0.001$; Cuadro 3). Todas las especies respondieron significativamente a la luz menos: curupaú (*Anadenanthera macrocarpa*), momoqui (*Caesalpinia pluviosa*), tajibo (*Tabebuia impetiginosa*) (Fig. 2a)

5.1.2. Peso total

Se encontró que la luz tuvo un efecto significativo en el peso total (ANOVA, $p<0.001$; Cuadro 3); las plantas en 10% de luz crecieron 4 veces más que en comparación con las plantas en 1 % de luz (Cuadro 3). La influencia de la luz sobre el incremento de biomasa no fue igual para todas las especies; hubo un interacción significativa entre luz y especie (ANOVA, $p<0.001$). Nueve especies respondieron significativamente a la luz (Fig. 2b) y tres no tuvieron una respuesta significativa: sirari (*Guibortia chodatiana*) azucaro de INPA (*Spondias mombin*) y gargatea (*Jacaratia spinosa*).

5.1.3. Raíz

Encontramos que la luz tuvo un efecto significativo en la proporción de peso en raíz (ANOVA, $p<0.001$, Cuadro 3); en promedio las plantas en 10% de luz tuvieron un 26% de su biomasa en raíz, en comparación con 18% en la sombra (Cuadro 3). El efecto de la luz fue igual para todas las especies; hubo una interacción significativa entre especie y luz (ANOVA, $p = 0.3$). En la prueba de ***t*** se obtuvo que ocho de las doce especies respondieron significativamente a la luz (Fig. 2c).

5.1.4. Tallo

La luz tuvo una influencia significativa en la proporción de peso en tallo (ANOVA, $p< 0.001$; Cuadro 3). Las plantas en la sombra tuvieron 31% de biomasa en tallo, en comparación con 26% en la luz (Cuadro 3). Hubo una interacción significativa entre especie y luz (ANOVA, $p=0.046$; Cuadro 3). Una prueba de ***t*** al nivel de especies individualmente mostró que solo tres especies respondieron significativamente a la luz (Fig. 2d).

5.1.5. Hojas

La luz no tuvo un efecto significativo en la proporción de peso en hojas (ANOVA, p=0.64, Cuadro 3). Las plantas en las dos condiciones de luz (1% y 10 %) tuvieron una misma proporción de biomasa en hoja (Cuadro 3). Hubo una interacción entre especie y luz (ANOVA, p<0.001). Sirari (*Guibortia chodatiana*) y Ajo-ajo (*Gallesia integrifolia*) tuvieron una proporción de peso en hoja más alta en la luz, mientras cari cari blanco (*Acacia sp*) y roble (*Amburana cearensis*) tuvieron una proporción más alta en la sombra. Las otras especies no respondieron a la luz (Figura 2e).

5.1.6. Cotiledones

La luz tuvo un efecto significativo en la proporción de peso en cotiledones (ANOVA, p<0.001, Cuadro 3). Se encontró dos veces más biomasa en los cotiledones en 1% de luz que en 10% de luz (Cuadro 3). Especie tuvo un efecto significativo (ANOVA, p<0.001) dado que solo cuatro especies mantuvieron sus cotiledones después de ocho semanas (Figura 2f), mientras que las otras especies consumieron todas las reservas y dejaron caer sus cotiledones antes de las ocho semanas.

5.1.7. Área foliar específica

La luz tuvo un efecto significativo en el área foliar específica (ANOVA, p < 0.001, Cuadro 3); las plantas en la sombra tuvieron un AFE casi dos veces mas grande que las de la luz (Cuadro 1). La influencia de la especie sobre el incremento de el área foliar específica fue significativa (ANOVA, p < 0.001, Cuadro 3). La interacción especie y luz no tuvieron un efecto significativo sobre el AFE (ANOVA, p = 0.17). Seis de las doce especies respondieron significativamente a la luz (Figura 2g).

5.1.8. Área foliar relativa

La luz tuvo un efecto significativo en el área foliar relativa (ANOVA, p < 0.001, Cuadro 3); las plantas en la sombra tuvieron un AFR de 266 cm^2/g en comparación de 192 cm^2/g en la luz (Cuadro 3). La especie tuvo una influencia significativa en el incremento del AFR (ANOVA, p < 0.001); También hubo una interacción significativa entre especie y luz

(ANOVA, $p < 0.001$., Cuadro 3); La prueba de ***t*** demostró que la luz tuvo un efecto significativo en cuatro de las doce especies (Figura 2h).

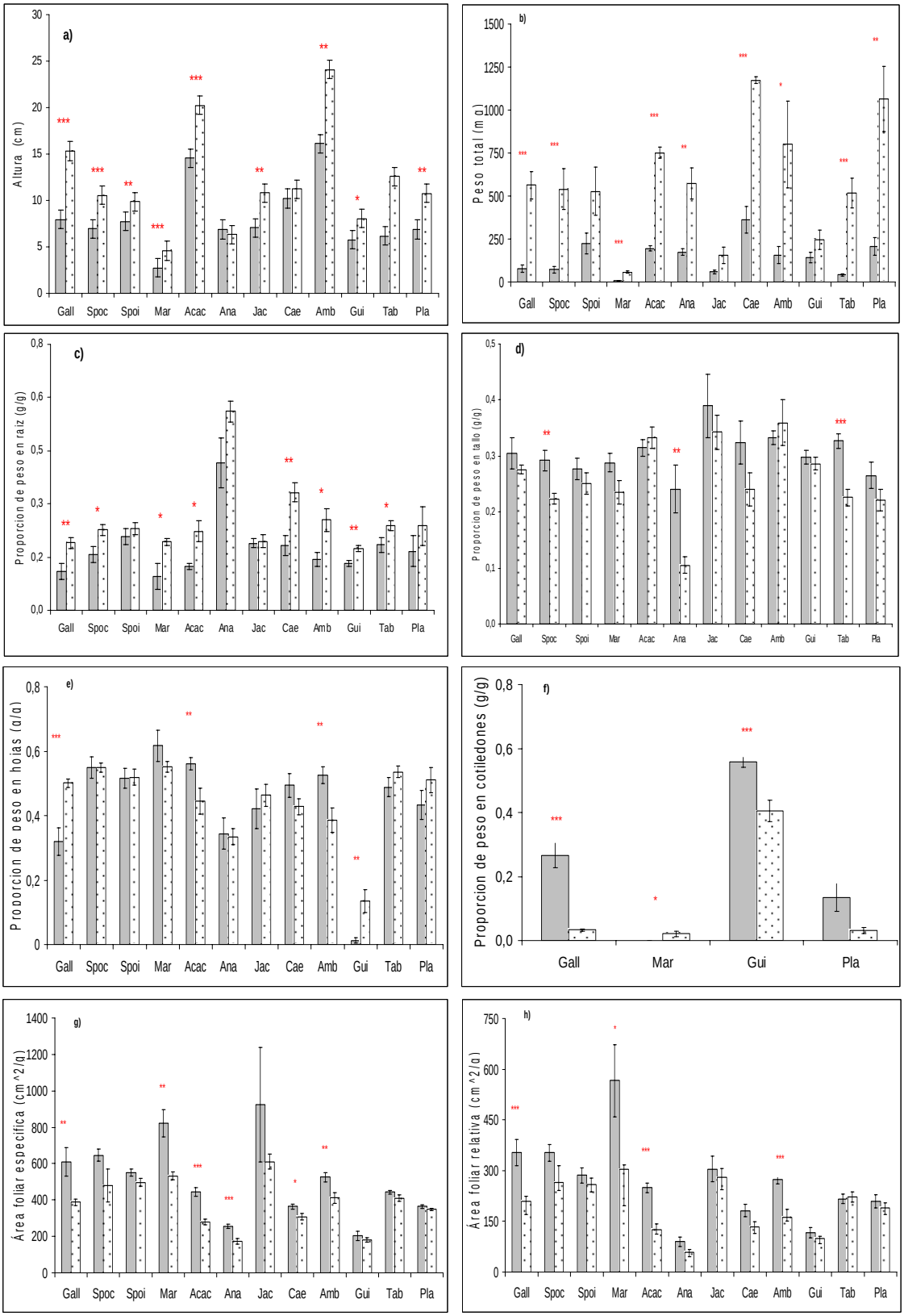

Figura. 2. Crecimiento en 1% ■ y 10% □ de luz. Se muestra promedios y errores típicos. Así mismo indican diferencias para una especie entre tratamientos (prueba de ***t***; * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$). Para los códigos de las especies ver cuadro 1.

5.1.9 Tasa de asimilación

El análisis de las medias muestra cómo respondieron las doce especies en las dos condiciones de luz, y cómo afecta esto en su tasa de asimilación. Todas las especies que crecieron en 10% de luz tuvieron una mayor tasa de asimilación (prueba de t pareada: t = 4.67, P = 0.001, n = 12), menos gargatea (*Jacaratia spinosa*). Algunas especies como azucaro (*Spondias mombin*), curupau (*Anadenanthera macrocarpa*) y sirari (*Guibortia chodatiana*) incluso tuvieron una tasa de asimilación negativa en 1 % de luz (Figura 3).

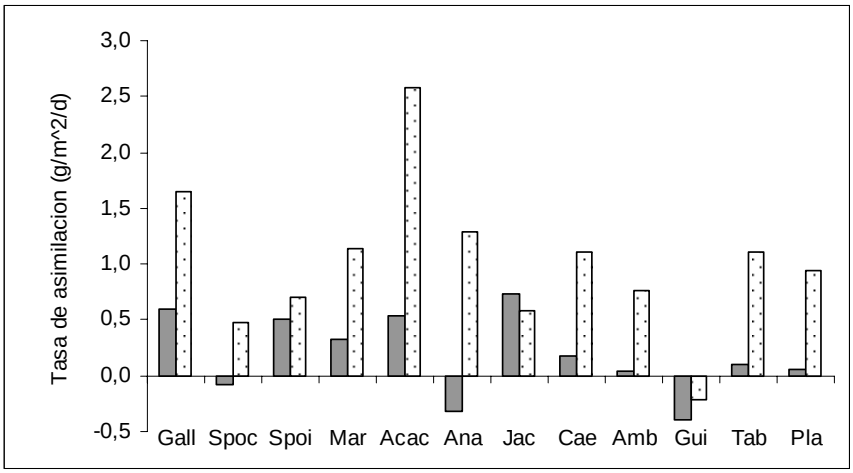

Figura 3. Tasa de asimilación en 1% ■ y 10% □ de luz. Se muestra promedios. Así mismo muestra que especie respondió significativamente a la luz (prueba de t pareada: t = 4.67, (0.001, n = 12). Para ver los códigos de las especies ver cuadro 1.

5.1.10 Tasa de crecimiento relativo en biomasa

Todas las especies tuvieron un desarrollo significante en la 10% de luz (prueba de t pareada, t = 3.47, P = 0.005, n=12), menos sirari (Guibortia chodatiana), algunas especies como azucaro (*Spondias mombin*), curupau (*Anadenanthera macrocarpa*), tuvieron una tasa de crecimiento relativo en biomasa decreciente en 1% de luz (Figura 4).

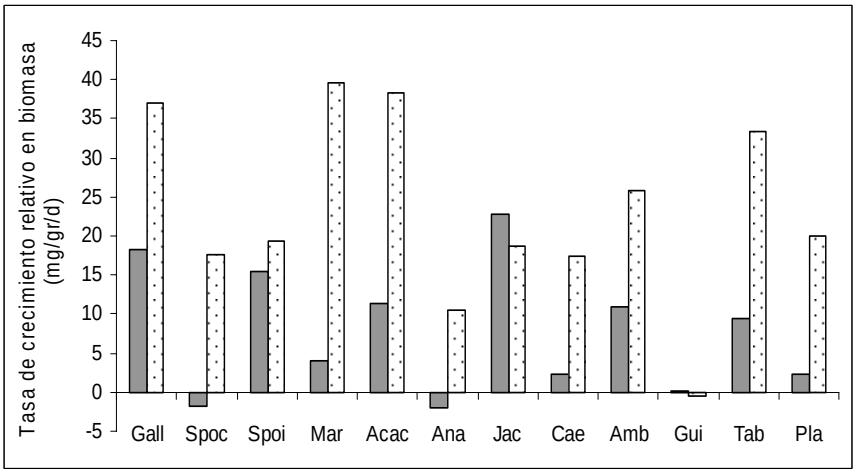

Figura 4. Tasa de crecimiento relativo en biomasa en 1% ■ y 10% □ de luz. Se muestra promedios. También nos muestra que especie respondió significativamente a la luz (prueba de t pareada, t = 3.47, P = 0.005, n=12). Para ver los códigos de las especies ver cuadro 1.

5.2. Factores morfológicos y fisiológicos que influyen en el crecimiento.

Se realizó un análisis de regresión lineal (Cuadro 4), en el cual se obtuvo que la proporción de peso en tallo (PPT) y la proporción de peso en cotiledón (PPC) no tuvieron un efecto significativo sobre la tasa de crecimiento relativo en biomasa (TCRB). Para todas las demás variables, si tuvieron un efecto significativo. La varianza tuvo una media de 40%, con un valor mínimo de 10% y un máximo 71%, nos demuestra que los modelos son bastante explicativos.

Cuadro 4. Regresión linear en 10% de luz, mostrándonos valores de p y la r^2 de las variables sobre la tasa de crecimiento relativo en biomasa TCRB. (PP= Proporción de peso, AF= Área foliar, TA= tasa de asimilación, TCRA= tasa de crecimiento en altura).
P= Proporción.

Variable	F	P	r 2
P. Raíz (g/g)	6.2	0.025	0.29
P. Tallo (g/g)	3.5	0.082	0.19
P. Hoja (g/g)	10.7	0.005	0.42
P. Cotiledón (g/g)	1.7	0.209	0.10
AFE (cm2/g)	4.9	0.043	0.25
AFR (cm2/g)	10.1	0.006	0.40
TA	34.6	0.000	0.71
TCRA	34.3	0.000	0.70

La proporción de peso en raíz nos indica que a mayor inversión en la tasa de crecimiento relativo de biomasa (TCRB) menor será la inversión en proporción de peso en raíz. La varianza nos esta explicando solo un 29% de la totalidad de variables que intervienen en TCRB (Cuadro 4). La especie Pica pica de la Chonta (*Urera caracasana)* es la especie que mayor TCRB tuvo, en comparación con conservilla (*Alibertia verrucosa*) que fué la especie que invirtió mas en raíz que en sus estructuras morfológicas fotosintéticas (Fig. 5a).

La dependencia de la tasa de crecimiento relativo en biomasa (TCRB) con la proporción de peso en tallo no fue significativa (p= 0.082; Figura 4b). Por otro lado, la dependencia de la proporción de hoja con la TCRB fue significativa (p = 0.005; Fig. 5c).

No hubo una dependencia significativa entre proporción de cotiledón y TCRB (p = 0.209; Figura 5d). El área foliar especifica no mostró una dependencia significativa y positiva con la TCRB (p = 0.043, r^2=0.25) (Figura 5e).

El área foliar relativa mostró una dependencia significativa y positiva con la TCRB ($p = 0.006$, $r^2 = 0.40$) (Figura 5f). Hubo una dependencia significativa entre la Tasa de asimilación y TCRB ($p < 0.001$, $r^2 = 0.71$) (Fig. 5g).

Hubo una dependencia significativa entre la Tasa crecimiento relativo en altura y TCRB ($p < 0.001$, $r^2 = 0.70$) (Figura 5h).

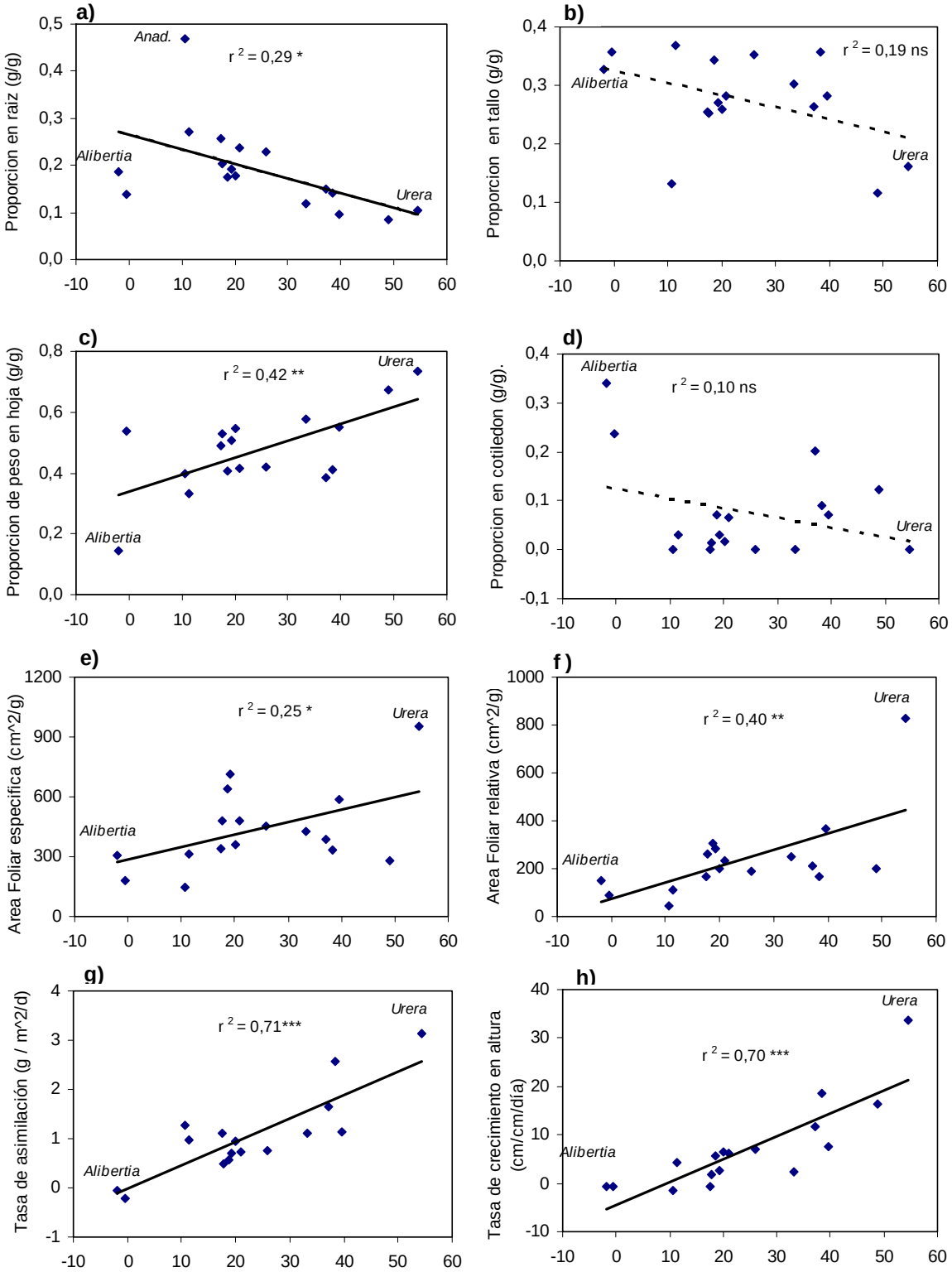

Figura 5. Relación entre tasa de crecimiento relativo en biomasa (TCRB) y las características morfológicas y fisiológicas para 16 especies arbóreas creciendo en 10% de luz. Se muestra regresión linear, la varianza explicada (r^2) y la significancia.

6. DISCUSIÓN

6.1. Evaluación del crecimiento y la morfología de 16 especies arbóreas en dos condiciones de luz

Para tener una comprensión más amplia de las aptitudes de las especies para capturar CO_2 hay que conocer la respuesta de la estas especies a la luz, y cómo afecta la luz en su crecimiento y morfología, porque se sabe que la luz y la morfología de las plantas determinan su crecimiento (Poorter 1999, Slot 2004).

La proporción de peso en la raíz, en la condición 10% de luz fue mayor que en la condición de 1% de luz (Cuadro 1), puesto que las plantas necesitan un mayor número de raíces para poder captar más agua y nutrientes. En tal manera que ellas puedan compensar la pérdida de agua por transpiración dada la gran cantidad de radiación que ellas reciben en 10% de luz. Estos resultados concuerdan un estudio realizado por Hayashida *et al.* (2001), quien encontró que la proporción de peso en raíz entre 3 y 25% de luz, fue más alta para *Swietenia, Cedrela* y *Bertholletia* en 25%. También concuerdan con los resultados obtenidos por Van Rijsoort *et al.* (2003), Zuidema *et a.l* (1999) en el que se encontró que plantines de *Bertholletia* tuvieron más raíces en condiciones más altas de luz (100 % de luz).

La proporción de peso en tallo en la condición de 1% de luz fué mayor que en la condición de 10% de luz (Cuadro 3). Esto refleja una adaptación de las plantas a través de sus cualidades fototrópicas. Para crecer más en altura y así tener una mayor probabilidad de encontrar más luz, en 1 % de luz ellas invierten más recursos en tallo. Poorter (1999) encontró que para algunas especies la PPT era más grande en la sombra, y para otras en la luz. Esta contradicción quizás se deba a aspectos genotípicos de las especies, o que el nivel de sombra era mas extremo en el presente estudio (1% de luz) y las plantas deben invertir todo lo que pueden en sus estructuras morfológicas o estarán destinadas a morir.

Solo tres de las doce especies mantuvieron sus cotiledones hasta la segunda cosecha. Todas las especies que mantuvieron sus cotiledones poseen la cualidad de tener cotiledones fotosintéticos y esto hace que pueden contribuir al balance de carbono de las plantas. La proporción en cotiledones en la 1% de luz fue mayor que las de 10% de luz (Cuadro 3), por

que las plantas se encuentran aletargadas por la falta de luz. Esto hace que ellas traten de hacer durar sus reservas el mayor tiempo posible, esperando mejores condiciones de luz.

Se esperaría que la proporción de peso en hoja (PPH) hubiera sido mayor en 1% de luz que en 10% de luz, por que las plantas tratan de invertir más en hojas con el fin de captar más luz. Sin embargo no fue así, ambas condiciones de luz tuvieron una proporción de peso en hoja similar (Cuadro 3). En un estudio realizado por Hayashida *et al.* (2001) con *Swietenia, Cedrela* y *Bertholletia* se encontró que *Swietenia* y *Bertholletia* tuvieron una PPH más alta en 3% de luz que en 25% de luz. En otro estudio realizado con 15 especies amazónicas se encontró que a medida que disminuye la radiación la PPH aumenta (Poorter 1999).

El área foliar específica (AFE) indica la cantidad de área de hoja que se construye con un gramo de hoja. El AFE en 1 % de luz fue mayor que en 10% de luz, esto por que las plantas en la sombra usan su biomasa foliar lo mas eficientemente posible y amplían (estiran) al máximo su área foliar, para así poder tener una mayor superficie expuesta a los rayos solares y poder captar mayor cantidad de estos. Lusk y Pozo (2002) encontraron que la el AFE fue mayor en la luz. Esta contradicción quizás se deba a los diferentes niveles de luz tomados en cuenta es este estudio.

El área foliar relativa (AFR) es, el área foliar que se produce por un gramo de biomasa de planta. En 1 % de luz el área foliar relativa es mayor que en 10 % de luz esto debido a que la planta en la búsqueda de más luz, estira su lámina foliar hasta lo máximo. Esto es concordante con lo encontrado con Hayashida *et al.* (2003), quienes encontraron que las plantas de *Bertholletia, Swietenia* y *Cedrela* en 3% de luz tuvieron un área foliar relativa mayor que en 25% de luz. También Van Rijsoort *et al*. (2003) encontró que *Bertholletia* tuvo un aumento del área foliar relativa en la sombra.

El padrón más importante es que para nueve especies la tasa de asimilación (TA) aumenta con la luz. Por que a mayor disponibilidad de luz mayor capacidad de fotosíntesis (Slot 2004). En 1% de luz encontramos tres especies que tuvieron una TA negativa lo que quiere decir que están consumiendo sus reservas, perdiendo biomasa. Quizás este efecto se ha observado por que estas especies son de bosque chiquitano, las cuales no están adaptadas a sobrevivir en condiciones de poca radiación solar El efecto del aumento de la TA es mucho

más fuerte que la reducción en AFR en la luz, y por esto las plantas crecen más rápido con más luz. La TA determina la respuesta de las plantas a la luz (Poorter 2001, Lusk y Pozo 2002).

La tasa de crecimiento en biomasa (TCB) en 10% de luz fue mayor para todas las especies esto por que al haber más luz, las plantas logran sintetizar más azucares, y así traducir estas en biomasa. Datos similares fueron encontrados por Slot (2004) donde en 10% de luz las plantas tuvieron una mayor TCRB. Datos que apoyan estos resultados fueron encontrados por Lusk y Pozo (2002) donde la TCB fue mayor en la luz (43 mg/g día^{-1}).

6.2. Determinación del potencial de captura de dióxido de carbono

Para evaluar la potencial de las especies para captar CO^2 podríamos comparar las especies en base de su peso total (Fig. 4b). Sin embargo, esto nos puede dar datos no confiables, por que especies que cuentan con mayor cantidad de almidones en sus embriones darán plantines más grandas y las especies con pocas reservas (semillas pequeñas) darán plantines de menor tamaño. Y como el crecimiento absoluto depende del tamaño inicial de la planta, esto nos muestra automáticamente que las especies con semillas grandes crecen más rápido.

La tasa de crecimiento relativo nos muestra mejor cual especie es la que puede tener un mayor potencial de crecimiento (Figura 5), puesto que nos demuestra que especie será la que mayor capacidad de captura de CO_2 tendrá pero en el tiempo. En esta sección se dividió las especies en 3 grupos en base a su tasa de crecimiento relativo en Biomasa (TCRB). Las especies que demostraron tener mayor capacidad de producción de biomasa fueron *Urera caracasana y Trema micranta*. Estas especies pueden fijar mucho carbono a corto plazo pero no a largo puesto que son especies que viven entre 15 a 30 años, además que gran parte de su biomasa esta en las hojas. Esta podrá rápidamente ser devuelto a la atmósfera mediante la descomposición de las mismas y se preferiría que este carbono sea capturado en las estructuras más durables (lignificadas) como el xilema.

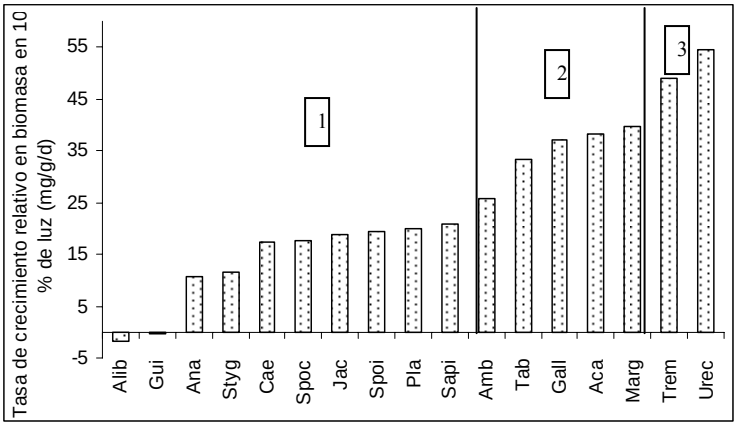

Figura 6. Tasa de crecimiento relativo (TCRB) en 10 % de luz para 16 especies. Las líneas verticales nos muestran las tres categorías en base a la TCRB.

Las especies pioneras son las que explotan en forma oportunista la alta densidad de flujo de fotones que prevalece en los claros (Chazdon y Montgomery 2003). Pero esto

resultaría en un equilibrio entre el CO_2 emitido (mediante la alta tasa de recambio de las hojas y su descomposición) y el CO_2 capturado mediante la fotosíntesis. Además que las dos especies son pioneras de corta vida que viven por 15 a 30 años y tienen madera de baja densidad que se descompone muy rápido. La mejor forma de capturar carbono, es en las estructuras lignificadas. Esto nos lleva a buscar especies maderables con crecimiento rápido a mediano (el grupo 2) pero con madera más persistente, como *Tabebuia impetiginosa, Amburana cearensis, Gallesia integrifolia* y otras.

6.3. Características morfológicas y fisiológicas que determinan la tasa de crecimiento

La tasa de crecimiento relativo en biomasa (TCRB) disminuyó con la proporción de peso en raíz (PPR); las especies que invirtieron menos en raíz llegaron a obtener más biomasa. A primera vista es un hallazgo contradictorio, por que uno esperaría que si las especies invierten más en sus raíces, pueden captar más agua y nutrientes para su crecimiento. Slot (2004), Bloor y Grubb (2003) obtuvieron que la PPR no tuvo un efecto significativo sobre la TCRB de las especies como *Cedrella fissilis*, *Swietenia macrophylla*, *Triplaris americana, Cariniana ianerensis*.

Hay una relación ("trade off" por su traducción en ingles.) entre la inversión en biomasa en órganos subterráneos y aéreos, por que son las hojas las que representan la máquina fotosintética de la planta y que determina el crecimiento. Especies esciófitas como *Alibertia verrucosa* invirtieron mas en raíz que en sus estructuras morfológicas fotosintéticas para guardar su almidón en un lugar seguro, para poder rebrotar después en el caso de daños. En contraste, especies heliófitas como *Urera caracasana* invierten más en sus estructuras morfológicas fotosintéticas como hoja y tallo, para poder alcanzar y captar más rayos solares, así traducir estos en un mayor desarrollo de biomasa a través de la fotosíntesis. Claro está que estos resultados están limitados por que en este experimento agua y nutrientes no fueron los factores abióticos limitantes para el desarrollo de las plantas (Figura 2a).

En cuanto a la proporción de peso en tallo (PPT), la tasa de crecimiento relativo en biomasa (TCRB) no mostró una dependencia respecto a la PPT. Datos similares fueron encontrados por Bloor y Grubb (2003) y Slot (2004).

La TCRB demostró una dependencia fuerte con la proporción de peso en hoja (PPH). Especies como *Urera* con PPH más alta también tiene la TCRB más alta, en contraste *Alibertia* tuvo PPH más bajo y una TCRB también bajo. *Urera* tiene la ventaja de invertir mas en hojas y así poder captar mas luz para traducir esto en biomasa, esto da una idea de el porque las especies heliófitas como *Urera* pueden llegar a tener un incremento muy rápido de su biomasa. En otro estudio con 15 especies arbóreas de la Amazonia Boliviana se encontró también que la PPH tenia un efecto positivo en el crecimiento de las especies (Poorter 1999),

mientras en un estudio realizado con especies de bosque seco y bosque húmedo se encontró que la PPH no tuvo una marcada influencia en la TCRB (Slot 2004).

Esperaríamos que si las especies consumen sus cotiledones se pueden desarrollar con mayor rapidez sus estructuras morfológicas fotosintéticas para así poder tener más posibilidades de traducir la poca luz que recibieron en más crecimiento en biomasa, pero no fue así. Géneros como *Gallesia* y *Guibourtia* prefieren mantener sus cotiledones para poder sobrevivir con esta área foliar adicional, hasta que las condiciones de luz sean más favorables.

En cuanto al área foliar específica (AFE) se observó que el incremento de la TCRB está en una íntima proporcionalidad con el AFE (Cuadro 2). Especies que tienen una mayor TCRB también tienen un AFE elevado. El área foliar especifica es cuanto de área de hoja se hace por gramo de hoja. Observamos que las plantas invierten en aumentar al máximo su AFE para poder tener una mayor superficie de contacto con los rayos solares, para captar más luz. Otros estudios encontraron también que el AFE es un determinante importante de la TCRB de las especies (Poorter 1999, Lusk y Pozo 2001).

Entre la TCRB y el área foliar relativa (AFR) observamos que sí hubo una relación positiva entre ellos. Es decir que a mayor AFR tendremos una TCRB también mayor. El área foliar relativa es cuanto de área de hoja se hace por gramo de biomasa total de la planta (hoja, tallo, raíz). Muestra cuán eficiente es la planta en distribuir su biomasa en superficie foliar. Tener una AFR alta se ve traducido en mayor superficie foliar, por consiguiente le da a la planta más capacidad de captar una mayor cantidad del flujo de fotones existente en el entorno, para así usar los fotones capturados en la fotosíntesis. Osunkoya (1994), Poorter (1999), Bloor y Grubb (2003) encontraron que el AFR tuvo una relación positiva con la TCRB. Slot (2004) obtuvo que las plantas que crecieron en 1% de luz tuvieron una relación menor con la TCRB que las que crecieron en 10% de luz.

Se encontró que a mayor tasa de asimilación (TA) también habrá una mayor TCRB. La TA al parecer esta relacionada con la cantidad de luz que reciba la planta y por la capacidad de adaptación fenotípica y genotípica, que estas tienen. Por que a mayor cantidad de luz mayor disponibilidad de este recurso abiótico para realizar fotosíntesis. Por eso se esperaría que la TA es un determinante más importante de la TCRB de las especies en condiciones más altas

de luz (Poorter 1999). Slot (2004) Bloor y Grubb (2003) obtuvieron datos contrastantes con esto, por que en sus estudios la TA no tuvo una influencia sobre la TCRB en la luz, pero si en la sombra.

La tasa de crecimiento en altura (TCRA) también guardó una relación con la TCRB. Indica que a mayor TCRA mayor también será la TCRB. Las especies que mayor altura alcanzaron fueron *Urera*, *Acacia* y *Jacaratia*. Entonces si resulta difícil medir biomasa, también se puede medir la altura para calcular el potencial de captura de carbono. Slot (2004) encontró que las especies que desarrollaron en luz intermedia (10%) tuvieron una fuerte correlación entre la TCRB con la TCRA.

El mejor predictor de la Tasa de crecimiento relativo en biomasa (TCRB) es la tasa de asimilación (TA) ($r = 0.71$, Cuadro 2). Después fue la TCRA ($r^2 = 0.70$) luego esta PPH con $r^2 = 0.42$. Slot (2004) encontró en su experimento que el mejor predictor de la TCRB fue la el área foliar específica, seguido del área foliar relativa. Pero Bloor y Grubb (2003) encontraron que la tasa de crecimiento relativo fue también el mejor predictor de la TCRB.

7. CONCLUSIONES

- La luz tuvo una marcada influencia en todas las variables morfológicas fisiológicas y en el crecimiento. Demostrándonos así la importancia y el papel que la luz tiene en el comportamiento y crecimiento de los plantines en el bosque.

- Se encontró que en términos del peso total de biomasa, las plantas crecieron 4 veces más en la luz (10% de luz) que en la sombra (1% de luz). Todas las especies tuvieron significativamente más biomasa en la luz excepto sirari (*Guibortia chodatiana*) azucaro de INPA (*Spondias mombin*) y gargatea (*Jacaratia spinosa*).

- La luz no tuvo un efecto en la proporción de biomasa que las plantas invierten en hojas (proporción de peso en hojas), pero en cuanto al número de hojas sí hubo una marcada diferencia; las plantas que crecieron en 10% de luz tuvieron 2 veces más hojas que las plantas que crecieron en 1 % de luz.

- El área foliar por unidad de peso en hoja (área foliar especifica) y el área foliar por unidad de peso de planta (área foliar relativa) fueron mayor en 1% de luz, porque las plantas intentan así captar mas luz en la sombra, donde la cantidad de luz es un factor limitante para el crecimiento. La proporción de peso en raíz fue mayor en 10% de luz, porque las plantas intentan así captar más agua y nutrientes, los cuales son los factores limitantes cuando hay suficiente luz

- Las especies *Urera caracasana* y *Trema micranta* tuvieron mayor tasa de crecimiento relativo en biomasa, seguidas por *Acacia sp*, *Gallesia integrifolia* y *Tabebuia impetiginosa*, lo que indica que estas especies tienen una alta capacidad para fijar dióxido de carbono

- Se observó que las especies que invirtieron sus recursos en sus estructuras morfológicas fotosintéticas invirtieron menos en su sistema radicular. Heliófitas efímeras como *Urera caracasana* invierten más en hojas para aumentar su crecimiento, mientras esciófitas totales como *Alibertia verrucosa* invierten más en raíces para guardar carbohidratos y aumentar su supervivencia.

- La tasa de crecimiento relativo en biomasa de las especies fue positivamente correlacionado con la proporción de peso en hojas, área foliar específica, área foliar relativa, y la tasa de asimilación de las especies. En cambio, la proporción de peso en raíces tuvo un efecto negativo en el crecimiento de las especies, mientras la proporción de peso en tallo y la proporción de peso en cotiledón no tuvieron ningún efecto.

- La tasa de asimilación fue la variable que explicó más a cerca de cual es el factor morfológico y fisiológico que influye en el crecimiento de las especies.

8. RECOMENDACIONES

1. Hubo una relación estrecha entre el crecimiento relativo en biomasa y el crecimiento relativo en altura. Se recomienda evaluar el crecimiento relativo en altura para brinzales y latizales en el bosque por más tiempo, para poder extrapolar en una mejor manera los resultados de este estudio de invernadero a la realidad en el campo.

2. Se recomienda evaluar estas especies y otras especies nativas por más tiempo en bosque, para así ponderar la importancia de las especies propuestas en este estudio como potenciales captoras de CO_2, y así incrementar la lista de especies nativas que cuenten con estas características.

3. Casi todas las especies crecen mas rápido (y captan más CO_2) con un aumento de luz. Para fijar más carbono se recomienda abrir el dosel en el bosque, usando los claros creados por el aprovechamiento forestal, mediante tratamientos de liberación o de "thinning".

4. Definir políticas de aprovechamiento o de recuperación de bosques con estas especies y otras posibles especies que resultarían de estudios posteriores (como la protección y/o incentivación de plantaciones con especies nativas) para favorecerlas, y así tener mayor potencial de captura de CO_2.

5. De las especies evaluadas, *Acacia sp*, *Gallesia integrifolia* y *Tabebuia impetiginosa* son especies heliófitas y maderables con alta potencial de capturar CO_2 y con una vida larga. En consecuencia, en proyectos de plantaciones para fines de fijación de carbono se recomienda usar estas especies.

6. Las especies mensionadas en la figura 5, tienen en común que son heliófitas durables. Entonces si se quiere tener en el bosque este tipo de especies como Tabebuia o Amburana, se recomienda trabajar con recuperación de áreas impactadas y otros tratamientos silviculturales como liberación, para que puedan tener una mayor iluminación y una mejor captura de CO2. También se debería considerar las plantaciones de enriquecimiento y/o plantaciones extensivas, por que al ser heliófitas durables no necesitan de sombra en su fase inicial. El éxito de estos tratamientos estaría ligado al costo que puede representar el valor de fijación de carbono.

LITERATURA CITADA

Anderson, J.M., Osmond, C.B. 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. *In* Kyle, D. J., Osmond C. B., Arnetzen, C.J. (Eds). Topics in photosynthesis. Elservier, The Netherlands, pp. 1 – 38.

Bloemen, S., Huiszoon, A. 1994. Morfología de plantines y brinzales de *Bertholletia excelsa* en relación a la disponibilidad de la luz y a la fase del desarrollo. *In* Poorter, L. (Ed.) Investigaciones ecológicas forestales y socioeconómicas en el norte de la amazonia boliviana. Resúmenes de tesis 1995 – 1999. ROMAB. Informe Técnico Nº 3, Riberalta, Bolivia. pp. 36-38.

Bloor, J.M.G., Crubb, P.J. 2003. Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. Journal of Ecology 91: 77 – 85.

Barone, J A., Coley, D. P. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. *In* Guariguata, M. R., Catan, G. H. (Eds). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Editorial Tecnológica de Costa Rica, pp. 465 – 492.

Camacho, O., Cordero, W., Martínez, I., Rojas, D. 2001. Tasa de deforestación del departamento de Santa Cruz, Bolivia 1993 – 2000. BOLFOR., Superintendencia forestal., Santa Cruz, Bolivia

Carrasco, G. 2000. Introducción a la ingeniería del medio ambiente. Editorial U.N.O., Santa Cruz, Bolivia.

Chazdon, R.L. 1986. Physiological and morphological basis of shade tolerant in rain forest understory palms. Revista Príncipes 30: 92 – 90.

Chazdon, R.A., Montgomery, R.A. 2002. La adquisición de carbono en las plantas. *In* Guariguata, M.R., Catan, G.H. (Eds.) Ecología y conservación de bosques neotropicales. Editorial Tecnología de Costa Rica., pp. 225 – 250.

Clark, D.B., Clark, D.A., Rich, S., Oberbauer, S. F. 1996. Landscape scale evaluation of understory light and canopy structure – methods and application in a neotropical lowland rain forest. Canadian Journal Of Forest Research **26**: 747 – 757.

Cowling, A.J. 1995. The significance of seedling size and growth rate of tropical rain forest tree seedlings for regeneration in canopy openings. Parthenon Publishing. pp. 1 – 17.

Cuello, J., Tola, J. 1995. Atlas mundial del medio ambiente preservación de la naturaleza. Editorial Cultural S.A., España.

Donoso, P. 1994. Ecología forestal: EL bosque y su medio ambiente. Editorial Universitaria, Chile.

Ericsson, J. 1992. El efecto invernadero el desastre de mañana, hoy. Editorial McGraw Hill, Madrid, España

Fetcher, N.; Oberbauer, S.F.; Rojas, G. Strain, B.R. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. Revista Biología tropical 35(1): 97 - 110

Finegan, B., Delgado, D. 1997. Los ambientes forestales tropicales y el ajuste de las especies vegetales. *In.* Finegan, B. (Ed.) Bases ecológicas para el manejo de bosques tropicales y biodiversidad II. Centro agronómico agrícola tropical. Costa Rica, pp. 2 - 15

Harborne, J. B. 1988. Introducction to Ecologycal Biochemistry. Academia Press, USA.

Hayashida, Y. 1996. Influencias de la disponibilidad de agua y luz en el crecimiento de: *Swietenia macrophylla* King (Mara), *Cedería odorata* L. (Cedro) y *Bertolletia excelsa* H.B.K. (Castaña) en fase de vivero. *In* Poorter, L. (Ed). Investigaciones ecológicas forestales y socioeconómicas en el norte de la amazonia boliviana. Resúmenes de tesis 1995 – 1999. PROMAB. Informe Técnico Nº 3, Riberalta, Bolivia. pp. 62 -66.

Hayashida, O., Boot, R.G.A., Poorter, L., 2001. Influencia de la disponibilidad de agua y luz en el crecimiento y la morfología de plantines de *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Bertolletia excelsa.* Ecología en Bolivia. 35: 51 – 60.

Hogan, K.P., Machado, J.L. 2002. La luz solar: consecuencias biológicas y su medición. *In* Guariguata, M, R., Catan, G. H. (Ed.) Ecología y conservación de bosques neotropicales. Editorial Tecnología de Costa Rica., pp.119 – 144.

Hunt, R. 1978. Plant growth analysis. Edward Arnold, London.

Izko, X., Burneo, D. 2003.Herramientas para la valoración y manejo forestal sostenible de los bosques sudamericanos. Editorial UICN-SUR, Quito, Ecuador.

Leggett, J., Tálamo, E., Ferring, R. 1994. El aire contaminado. Revista Operación Tierra: 20-21.

Lira, S, R. 1994 Fisiología vegetal. Editorial Trillas, DF, México.

Louman, B. 2001. Sistemas silciculturales. Louman, B., Quiroz, D., Nilsson, M. (Ed.) Silvicultura de bosques latifoliados húmedos con énfasis en América Central. Editorial CATIE. (Serie técnica. Manual técnico/CATIE; no. 46) Costa Rica. pp. 81 127

Luz, a.C., Pozo, A. 2001. Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: gas exchange and biomass distribution correlates. Jornal Austral Ecologyc 27: 173 – 182.

Mostacedo, B., Fredericksen, T.S. (Eds.) 2001. Regeneración y silvicultura de bosques tropicales en Bolivia. Editorial El País, Santa Cruz, Bolivia.

Mostacedo, B., Frederiksen, T.S., Gould, K., Toledo, M. 1999. Comparación de la respuesta de las comunidades vegetales a los incendios forestales en los bosques tropicales secos y húmedos de Bolivia. Editorial El país, Santa Cruz, Bolivia.

Mostacedo, B., Herrera, J.C., Fredericksen, T.S. 1999. Memorias del curso: Metodología de investigación en Ecología Vegetal. Editorial El País, BOLFOR. Santa Cruz Bolivia

Mostacedo, B., Justiniano J., Toledo, M., Fredericksen, T.S. 2003 Guía dendrológica de especies forestales de Bolivia. 2da. Edición. Editorial El País, Santa Cruz, Bolivia.

Navarro, G. 1997. Contribución a la clasificación ecológica y florística de los bosques de Bolivia. Revista Boliviana de Ecología y Conservación 2: 3 – 37.

Osunkoya, O.O., Ash, J.E., Hopkins. M.S., Graham, A.W. 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. Journal of Ecology 82: 149-163.

Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a Light gradient: the relative importance of morphological and a physiological traits. Functional Ecology 13: 396 – 410.

Poorter, L. 2001 Light-dependent changes in allocation and their effects on the growth of rain forest tree species. Functional Ecology 15: 113-123

Rojas, D., Martínez, I., Cordero, W., Contreras, F. 2003. Tasa de deforestación de Bolivia 1993-2000 BOLFOR, Superintendencia Forestal, Santa Cruz, Bolivia.

Slot, M. 2004. Comparative growth analysis of seedling of 13 wet and dry tropical forest tree species: the relative importance of physiological and morphological traits in deep shade and moderate light. Msc. thesis. Department of Biology, University of York, UK.

Terborgh, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forest. Revista American Naturalist 126: 760 – 776.

Van Rijsoort, J., Ugueto, S., Zuidema, P. 1993. Almendro (*Bertholletia excelsa*): estructura de poblaciones en un bosque tropical y crecimiento de plántulas en diferentes intensidades de luz. *In* Poorter, L. (Ed). Investigaciones ecológicas forestales y socioeconómicas en el norte de la amazonia boliviana. Resúmenes de tesis 1995 – 1999. PROMAB. Informe Técnico Nº 3, Riberalta, Bolivia 2003.pp. 23 – 27.

Zuidema, A.P., Dijkman, W., Van Rijsoort, J. 1999. Crecimiento de plantines de *Bertolletia excelsa* H.B.K. en función de su tamaño y la disponibilidad de luz. Revista Ecología en Bolivia 33: 23 – 35.