

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES

CAMPUS IZTACALA

"Ecofisiología de plántulas de Epiphyllum phyllanthus, en la
Isla de Barro Colorado, República de Panamá."

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

PRESENTA:

SILVIA PATRICIA BERMEJO GUEVARA

REYES IZTACALA, DICIEMBRE DE 1993



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

Agradecimiento	
Resumen	
I. Introducción	4
II. Objetivos	6
III. Antecedentes	7
1. Definición y clasificación de epífitas	7
2. Ecología y fisiología de epífitas	8
3. Metabolismo ácido de las crassuláceas	11
IV. Descripción del área de estudio	17
V. Descripción de <u>Epiphyllum phyllanthus</u>	20
VI. Materiales y Métodos	22
1. 1era etapa	
Diseño experimental	22
1.1 Variables de crecimiento	27
1.2 Variables fisiológicas	27
2. 2da etapa	
Diseño experimental	30
2.1 Variables fisiológicas	31
VII. Resultados	34
1. 1era etapa	
1.1 Variables de crecimiento	34
1.2 Variables fisiológicas	44
2. 2da etapa	
2.1 Variables fisiológicas	56
VIII. Análisis de Resultados	67
1. 1era etapa	
1.1 Variables de crecimiento	67
1.2 Variables fisiológicas	69
IX. Conclusiones	77
X. Apéndice	79
XI. Bibliografía	85

INDICE DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1:	12
Bioquímica del Metabolismo Acido de las Crasulaceas.	
Figura 2:	14
Fases del Metabolismo MAC	
Figura 3:	18
Mapa de ubicación del laboratorio de trabajo en el monumento natural de Barro Colorado y su localización en la República de Panamá.	
Cuadro 1:	24
Valores de temperatura y humedad relativa. 1era etapa	
Cuadro 2:	25
Disposición de tratamientos en el invernadero. 1era etapa	
Figura 4:	26
Densidad de flujo de fotones para fotosíntesis.	
Diagrama de flujo 1:	29
1era etapa	
Figura 5:	32
Rangos de temperatura para cada tratamiento. 2da etapa.	
Cuadro 3:	33
Disposición de tratamientos en el invernadero. 2da etapa.	
Diagrama de flujo 2:	34
2da etapa	
1era etapa	
Figura 6:	35
Biomasa total (gramos).	
Figura 7:	37
Biomasa de la raíz (gramos).	
Figura 8:	39
Razón de la biomasa tallo raíz (gramos).	
Figura 9:	40
Biomasa del tallo (gramos)	
Figura 10:	41
Largo del tallo (gramos).	

Figura 11:	42
Ancho del tallo (gramos).	
Figura 12:	43
Area del tallo (cm ²).	
Figura 13:	45
Contenido Relativo de agua (CRA).	
Figura 14:	46
Suculencia (mol H ₂ O m ⁻²).	
Figura 15:	47
Transpiración (mmol H ₂ O m ⁻² d ⁻¹).	
Figura 16:	48
Conductancia (m d ⁻¹)	
Figura 17:.....	52
Acidez Titulada antes del amanecer (mmol H ⁺ m ⁻²).	
Figura 17a :	50
Acidez Titulada (mmol H ⁺ m ⁻²) para tratamientos de Riego antes del amanecer y al atardecer.	
Figura 17b:	51
Acidez Titulada (mmol H ⁺ m ⁻²) para tratamientos de Sequía antes del amanecer y al atardecer.	
Figura 18:	53
Acidez Titulada al atardecer (mmol H ⁺ m ⁻²) al atardecer.	
Figura 19:	54
Potencial Hídrico antes del amanecer (MPa).	
Figura 20:	55
Potencial Hídrico al atardecer (MPa).	
Figura 21:	57
Presión Osmótica antes del amanecer (MPa).	
Figura 22:	58
Presión Osmótica al atardecer (MPa).	

2da etapa

Figura 23:	59
Contenido relativo de agua (CRA).	
Figura 24:	60
Suculencia (mol H ₂ O m ⁻²).	

Figura 25:	62
Acidez Titrada (mmol m^{-2}).	
Figura 26:	63
Potencial Hídrico (MPa).	
Figura 27:	64
Presión Osmótica (MPa).	
Figura 28:	66
Transpiración ($\text{mmol m}^{-2} \text{h}^{-1}$).	

" Pero, si me domesticas, mi vida estara como iluminada."
Conoceré un ruido de pasos que será diferente a cualquier otro.
Los otros pasos hacen que me meta bajo la tierra. El tuvo me
llamará fuera de la madriquera, como una música. !Y además, mira!
¿Ves, allá los campos de trigo? Yo no como pan. El trigo para mí
es inútil. Los campos de trigo no me recuerdan nada. Y eso.- !es
triste! Pero tu cabello tiene el color del oro. !Entonces será
maravilloso cuando me hayas domesticado! El trigo, que es dorado,
me recordará a ti..."

Agradezco, sabiendo de antemano sabiendo que
hay cosas que no pueden ni deben pagarse con
un simple agradecimiento, sin embargo,
ustedes saben que los amo y que no sólo ocupan
un gran espacio en mi mente y corazón
sino también en mis acciones.

Por todo su cariño, apoyo, comprensión y enseñanzas.

gracias por compartir su esencia conmigo.

Chelita y Mario.

Lilianita. Víctor Hugo. Profra. Alma Arcelia. Ing. Oris Acevedo.

Med. Cir. Mario Alberto. Ing. Rosa Murillo.

Biol. Raúl Zaragoza. Med. Cir. Graciela Chávez. Lic. Claudia

Manzanilla. Lic. Patricia Molina. Biol. Beatriz Rubio.

Profra. Leticia Martínez. Familia Acevedo Teylor. Salvador

Giovanni. A mis niños.

A mis queridos amigos y compañeros Rainer Wirth, Herve
Cochard, James Dalling, Troy Midley y Omar Lopez.

Mi más especial agradecimiento y cariño para tí...

mi querida BCI

Mil gracias Panamá.

De igual forma hago extensivo mi agradecimiento para las personas e instituciones que me brindaron ayuda en la elaboración de éste trabajo y a lo largo de mi formación profesional.

Universidad Nacional Autónoma de México.

Escuela Nacional de Estudios Profesionales -Iztacala.

Con todo mi respeto, admiración y cariño a los Biol. Jose Luis Andrade T, Enrique Godinez C, Amaya Gonzalez y Antonia Hernandez T.

Smithsonian Tropical Research Institute y la Sociedad Grant Mellon.

Sra. Georgina De alba, Ing. Oris Acevedo y a todo el cuerpo administrativo de la Isla Barro Colorado en Panama.

Universidad de los Angeles California.

Park S. Nobel.

RESUMEN

El comportamiento ecofisiológico de la epífita Epiphyllum phyllanthus (Cactacea), fue comparado en plántulas obtenidas a partir de semillas de frutos colectados de plantas adultas en la Isla de Barro Colorado, República de Panamá. En una primera etapa a dichas plántulas les fueron asignados dos tratamientos de humedad al sustrato: Riego (capacidad de campo) y Sequía, con diferentes niveles de intensidad luminosa: Alta, Media, Media baja y Baja 4 meses dentro del invernadero, registrando un característico comportamiento MAC, como una estrategia fotosintética a su hábitat relativamente xérico en la copa de los árboles. Los resultados muestran el más óptimo crecimiento y desarrollo fisiológico en el tratamiento de riego al sustrato e intensidad luminosa media; mientras tanto los tratamientos de sequía son capaces de sobrevivir por largos períodos de estrés hídrico (4 meses) comunes en éste tipo de bosque al tiempo que aún pueden presentar un crecimiento radicular.

En una segunda etapa, plántulas colectadas en forma similar se sometieron a 3 niveles de humedad al sustrato: Riego (capacidad de campo); Sequía recuperación; y Sequía, todas estas bajo intensidad luminosa media por 4 semanas para posteriormente proporcionar un riego recuperación a el tratamiento Sequía recuperación, donde se observó en un período de 24 horas de iniciado el riego, un restablecimiento parcial de la apertura estomática, y transpiración, con eficaz respuesta ante cambios ambientales por la raíz. El comportamiento fisiológico fue casi totalmente restablecido al de un tratamiento con riego constante, por lo que las plántulas de Epiphyllum phyllanthus estrés hídrico presentan un típico comportamiento MAC constitutivo, con gran plasticidad ante temporadas alternantes de sequía del sustrato.

I. INTRODUCCION

El bosque húmedo tropical presenta el más alto rango de especies animales y vegetales que cualquier otro ecosistema (Jacobs, 1988). Este tipo de bosques se presenta a manera de cinturón alrededor de la Tierra (aunque interrumpido), bisectando a nivel del ecuador hacia ambos hemisferios, hasta los 23°30' latitud Norte, 23°30' latitud Sur y a una altitud aproximadamente de 0 a 1000 msnm. Aunque diversos autores explican que los límites reales del mundo tropical son difíciles de establecer, debido a ciertos factores físicos, resultando impreciso el punto de vista biogeográfico, ciertamente no rebasan los trópicos geográficos (Richards, 1957; Jacobs, 1988).

El bosque húmedo tropical representa actualmente de 9 a 11 millones de Km², aproximadamente el 30% de todos los bosques del mundo. A partir de mediados de los años 70, comenzó un declive de 11 000 Km² por año estimando su pérdida en un 37% para América Latina, 41% en Asia y el 51.6% para África (Jacobs, 1988).

Jacobs (1988) y Mabberley (1983) definen a estos bosques como siempre verdes, higrófilos, y con una marcada estacionalidad. Su temperatura promedio es de 26°C y una precipitación de 4000 mm anuales en bosques de América Latina y 1500 mm para Asia y África. Presentan como principal característica vegetación de tipo leñosa y de grandes dimensiones, formando un túpido dosel, tan denso, que es imposible ver desde arriba el interior de esta aparente alfombra verde. Sin embargo, las especies con alturas de 30 a 50 metros no son las únicas dominantes, existen también

abundantes trepadoras, como lianas, enredaderas y epifitas (Richards, 1957).

Estas últimas trepadoras, las epifitas, constituyen aproximadamente de 30% a 50% de la flora vascular de algunos bosques neotropicales y 10% de todas las especies de plantas vasculares (Benzing, 1990). Para Jacobs (1988) se les define como plantas que crecen sobre otras plantas sin tener contacto con el suelo, siendo el hábitat epifítico el más seco y con mayor luminosidad dentro de los bosques tropicales húmedos, lo que representa en el dosel un sitio estratégico para el establecimiento de estas plantas (Medina et al., 1989).

Más de un 50% de las epifitas vasculares presentan el llamado metabolismo ácido de las crasuláceas (MAC) el que esta medianamente compuesto de miles de especies pertenecientes a la familia Orquidaceae, algunos cientos por Bromeliaceae, y en menor cantidad por Cactaceae (Winter et al., 1983). Sin embargo MAC es posiblemente el tipo de fotosíntesis de todas las cactáceas epifitas (Lüttge, 1989), que suman 120 de las 1600 especies que se reportan en esta familia, en donde la mayoría de las cactáceas epifitas poseen tallos planos y sin espinas, lo que les permite aprovechar al máximo la luz en sus habitats sombreados (Nobel y Hartsock, 1990).

Existen pocos estudios sobre las cactáceas epifitas y prácticamente ninguno sobre el establecimiento y la fisiología de estas plantas en sus estadios más tempranos. Por lo tanto, consideramos oportuna la investigación sobre condiciones de

crecimiento en plántulas y los factores que las afectan.

II. OBJETIVOS

1.0 Determinar el comportamiento ecofisiológico y crecimiento de un primer lote de plántulas de Epiphyllum phyllanthus (Cactaceae), en la Isla de Barro Colorado, República de Panamá, a partir de los siguientes objetivos particulares.

1.1 Delinear los patrones de crecimiento de plántulas de E. Phyllanthus sometidas a los siguientes tratamientos:

- a) Humedad del sustrato; Riego (R); y Sequía (S).
- b) Intensidad luminosa; alta (1); media (2); media baja (3); y baja (4).

1.2 Delinear el comportamiento fisiológico de los tratamientos propuestos en el objetivo particular 1.1.

1.3 Establecer las condiciones de luz y humedad del sustrato óptimas en el desarrollo integral de las plántulas en base a los objetivos particulares 1.1 y 1.2

2.0 Determinar (basandose en lo anterior) el comportamiento fisiológico en un segundo lote de plántulas de E. phyllanthus a partir del siguiente objetivo particular.

2.1 Delinear los patrones fisiológicos de conducta en base a los siguientes tratamientos

- a) Humedad del sustrato: Riego (R), Sequía (S); y Sequía recuperación (Sr); con intensidad luminosa media para cada uno.

III. ANTECEDENTES

1. Definición y clasificación de Epífitas.

Las epífitas son plantas que crecen sobre árboles sin tener contacto con el suelo, presentan adaptaciones especiales para vivir en el dosel donde germinan, enraizan y nacen frente a severos contrastes ambientales (Jacobs, 1988 ; Benzing, 1990).

Las epífitas son responsables, en mucho, de la diversidad biótica del bosque húmedo tropical, pues son capaces de sostener hasta 30 000 000 de especies de insectos (Erwin, 1983), poblar con 416 individuos un árbol de 14 metros de altura como en el bosque de Liberia y dar vivienda a un sin número de líquenes, musgos, hongos, bacterias, protozoarios y artrópodos (Johansson, 1974).

La clasificación de epífitas se ha basado en muchos parámetros, dependiendo del hábitat, clima, y tipo de sustrato (Jacobs, 1988). De acuerdo a Benzing (1990) se clasifican en base al tipo de hospedero (forofito) que utilizan como soporte: (a). heterótrofas, plantas que subsisten con contenidos de xilema, reservas y parte de carbono obtenido del hospedero, por lo que se les define como parásitas, y (b). autótrofas, epífitas que habitan sustratos leñosos sin extraer nutrientes de los tejidos de su hospedero y que a su vez se subdividen en:

1) Accidentales.- no poseen modificaciones especiales para vivir en el dosel, pero pueden ocupar cavidades de los árboles, si es que por alguna razón su semilla llegarán hasta ahí.

2) Facultativas.- pueden habitar tanto en el suelo como en el dosel todo depende donde encuentren condiciones ambientales favorables.

3) Hemiepifitas.- aquellas que sólo establecen sus tallos en el hospedero pudiendo comenzar en el suelo pero despues pierden contacto con el.

4) Epifitas verdaderas.- ni sus tallos ni raices presentan contacto con el suelo y estan especializadas para vivir en el dosel.

Aunque se sabe que no actúan en forma parásita, todavía no se tiene comprobado en un 100% que nunca toman nutrientes del hospedero. Ruinen en 1957 refutó el hecho mostrando que la raíz de algunas epifitas penetran la corteza del hospedero conectando su tejido a esté (Jacobs, 1988) y por otra parte Nadkarni (1986) encontró que algunos árboles tienen raices aéreas en los sustratos epifiticos resultando mutualismo en la mayoría de los casos.

2. Ecología y Fisiología de Epifitas

Las epifitas verdaderas habitan extensos biotopos, principalmente el dosel de bosques húmedos tropicales las contienen, pocas taxas en sitios secos pero no necesariamente en baja abundancia (Benzing, 1990) y en bosques montañosos (Medina, 1987).

El hábitat epifitico aparece como adaptación propia a los árboles, y es probablemente la existencia de hábitats

relativamente xerófitos en sus copas lo que les ha permitido la diferenciación de varias familias extraordinariamente ricas en especies (Medina, 1987). Se han llegado a estimar hasta 29 500 especies de epífitas, incluyendo hemiepífitas, distribuidas en 63 familias de plantas en bosques tropicales (Gentry y Dodson, 1987). EL éxito de su abundancia y distribución la deben a numerosas características que presentan como adaptación al medio. Por ejemplo debido a que el tiempo para obtener el agua es muy corto han desarrollado habilidades para obtenerla en forma rápida y almacenarla en sus tejidos (propiedad denominada succulencia), logrando un efectivo proceso fotosintético (Winter et al., 1983) y pudiendo sobrevivir a altos rangos de desecación principalmente epífitas de las familias Cactaceae y Bromeliaceae (Medina et al., 1989).

Winter (1983) demostró que la proporción de epífitas MAC aumenta con el incremento de luz disponible. Aunque podría pensarse que sólo prefieren altos índices de luz estas plantas, a éste respecto, Medina (1989) tiene reportado que una cactácea epífita, Epiphyllum hookeri que por lo general ocupa hábitats muy expuestos (15 mol/m² día), es capaz de crecer bajo intensidades de luz muy por debajo de la exposición plena.

Retomando la idea de Winter (1983), se sabe que las altas intensidades de luz favorecen la acumulación de carbohidratos en cloroplastos y citoplasma, siendo para las epífitas MAC un fenómeno imprescindible para completar su proceso fotosintético. Las epífitas pueden presentar 3 diferentes caminos vía

fotosíntesis dependiendo de sus suministros de luz y agua siendo una minoría tipo C_4 , en forma considerable tipo C_3 , MAC constitutivas y MAC inducibles (Medina, 1987). Las MAC constitutivas son aquellas plantas que realizan una fijación significativa de CO_2 en condiciones naturales con buen suministro de agua y luz, siendo capaces de ampliar su horario de transpiración de nocturno a diurno y las MAC inducibles son aquellas plantas que se ven en la necesidad de adoptar este mecanismo al encontrarse sometidas a un estrés de sequía (Medina, 1987; Winter et al., 1983).

La literatura ecofisiológica ha demostrado fehacientemente que el metabolismo MAC le confiere a las plantas que lo poseen, una mayor eficiencia de uso de agua en la asimilación del carbono, ya que la fijación de CO_2 ocurre durante la noche, cuando el déficit hídrico planta-aire es menor. Sin embargo, la supervivencia de plantas MAC en zonas xéricas depende probablemente en mayor grado de la anatomía de los órganos fotosintéticos, la cual se caracteriza por la presencia de una hipodermis muy poco permeable al agua, y baja densidad estomática (Medina, 1987 ; Sinclair*, 1983). A éste respecto la conductancia estomática, incluye efectos en los espacios aéreos intercelulares, estomas y la cutícula, prácticamente se define como el control de los estomas, ya que cuando estos están cerrados la conductancia de vapor de agua es cercano a cero y al contrario es muy alta cuando se encuentran abiertos, por lo que la conductividad es aproximadamente proporcional a el área del poro estomático por

unidad de área de la planta. (Nobel, 1986).

En cuanto a el tipo fotosintético MAC, Nobel y Hartsock (1990) reportan en un estudio (de seis diferentes especies de cactáceas epífitas), que el porcentaje nocturno de CO_2 se incrementa en máximos rangos de 2 a 3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, debido a la radiación fotosintéticamente activa que ocurre durante el día, mostrando además relación directamente con la succulencia (masa de agua por unidad de área): siendo mayor para aquellas especies con mayor fijación de CO_2 .

3. Metabolismo Acido de las Crasuláceas.

Para las cactáceas epífitas, los tallos suculentos son ciertamente una adaptación para sobrevivir en ambientes con falta de agua por largos períodos, además de una alta eficiencia de uso de agua acompañada simultáneamente de un comportamiento específico de los estomas, como el tender a abrirse por la noche y a cerrarse durante el día (Medina et al., 1989).

Debido a lo anterior, como puede observarse en la figura 1, la fijación de CO_2 atmosférico es nocturno, via la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEP), siendo éste inicialmente fijado en el citosol, formando como producto inicial oxalacetato que es rápidamente convertido a malato, para ser finalmente almacenado en la vacuola de la célula como ácido málico y a algunos otros ácidos orgánicos (Medina et al., 1989). De ahí que otra cualidad de hecho la más característica de las plantas MAC es la alta concentración de ácidos, mientras, más malato se

produce. Una mayor acidez del clorénquima ocurre durante la noche. El malato producido debe esperar la luz del día para ser transportado de nuevo al citoplasma donde es descarboxilado enzimáticamente y el CO_2 es liberado e incorporado a carbohidratos a través del ciclo de Calvin (Gibson y Nobel, 1986).

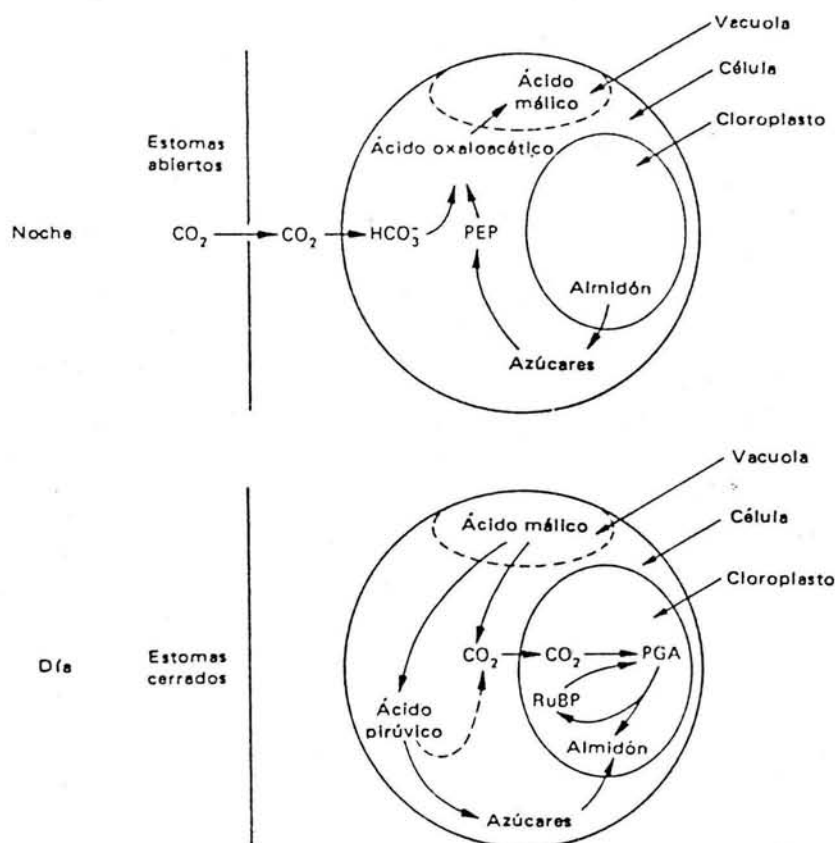


Figura 1: Esquema de la bioquímica de MAC durante tiempo de de noche (antes del amanecer) y tiempo de luz (al atardecer), indicando los componentes celulares y las reacciones involucradas en las células del clorénquima celular. PEP, Fosfoenolpiruvato; DAA, oxalacetato. (Bidwell, 1990).

La abundancia de ^{13}C en el tejido fotosintético es un criterio

propio de plantas MAC. La fijación de CO_2 a través de la enzima PEP-carboxilasa lleva a una baja discriminación del isótopo de carbono pesado del aire, en contraste con la fijación de CO_2 a través de la enzima ribulosa difosfato carboxilasa (RuBP). Por lo que la incorporación del CO_2 fijado durante la noche a la materia orgánica sintetizada durante el día siguiente, resulta con valores elevados de ^{13}C (Medina *et al.*, 1989).

El funcionamiento de todo éste sistema bioquímico denominado MAC presenta cuatro fases (figura 2): Fase I; período de obscuridad en el que la fijación nocturna de CO_2 se convierte en ácido málico, vía oxalacetato almacenándolo en la vacuola. La inicial "C4" carboxilación, es catalizada por la fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPc) en una simple reacción de carboxilación. Durante esta fase, la conductancia estomática es marcada esencialmente por la eficiencia en el uso de el agua. Fase II; comienzo del período de iluminación e inicio de un incremento en la conductancia estomática, etapa de tránsito de la carboxilación C4 fase oscura a una carboxilación C3 en una fase no oscura catalizada por la Ribulosa bifosfato carboxilasa (RUBISCO), siendo una útil combinación de toma de CO_2 directamente incorporada dentro de los productos de fotosíntesis, y liberando CO_2 como el resultado de la descarboxilación de el ácido málico. Fase III; período de baja conductancia estomática. Siguiendo la descarboxilación por una a una de las enzimas málicas o PEP carboxinasa, el CO_2 es refijado vía RUBISCO e incorporado vía C3. La fotorespiración es suprimida por este

efectivo mecanismo de concentración de CO_2 , fijación de CO_2 externo a través de RuBP-carboxilasa al desacidificarse los tejidos fotosintéticos. Fase IV; siguiendo con la descarboxilación de la acumulación nocturna de ácidos málicos, la presión parcial interna de CO_2 también declina y la conductancia estomática después puede incrementarse. El dióxido de carbono puede ser tomado directamente vía RUBISCO, con un incremento concomitante en los rangos de transpiración cuando la presión del aire de la hoja es alta. Hacia el final de esta fase la carboxilación doble (fase II) puede ocurrir otra vez.

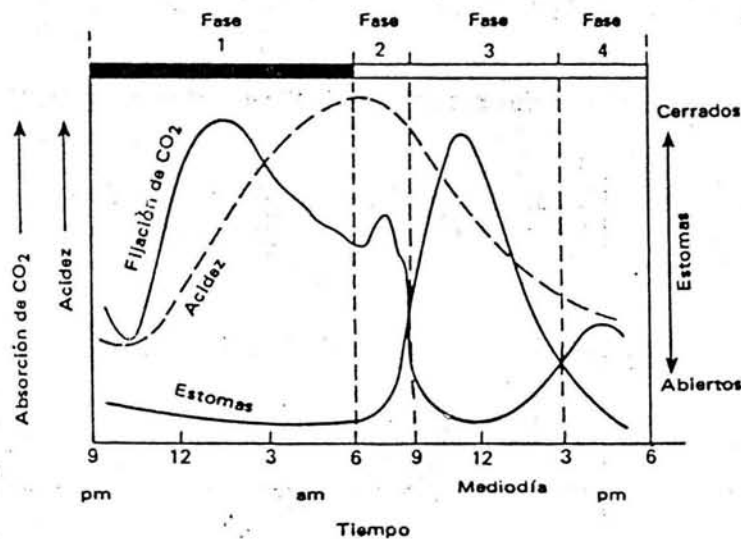


Figura 2: Relaciones entre los rangos de fijación del CO_2 , contenido de ácido málico, y resistencia estomática mostrando las fases del metabolismo MAC. (Tomada de Bidwell, 1990)

En cuanto a la transpiración, es prácticamente nula durante el día con un incremento nocturno a causa de la apertura estomática, la cual presenta relación con la temperatura ya que por la noche no debe ser tan alta como de día (Gibson y Nobel, 1986). Aunque para una planta MAC crecida bajo un régimen ambiental determinado, la curva de fijación nocturna de CO_2 sigue un patrón unimodal con un óptimo a una temperatura intermedia entre la máxima y la mínima típicas del ambiente en cuestión, puede demostrarse en experimentos fisiológicos, que la temperatura óptima para la fijación nocturna puede cambiar de acuerdo al régimen térmico durante el crecimiento teniendo esta adaptación una importancia ecológica en las zonas subtropicales donde ocurren marcados cambios estacionales en las temperaturas nocturnas y en menor grado en los trópicos (Nobel y Hartsock, 1981; Medina y Osmond, 1981).

La mayoría de los hábitats clásicos de plantas MAC están caracterizados por marcados déficits hídricos diarios o estacionales presentando estas plantas un jugo vacuolar muy diluido, con potenciales osmóticos rara vez inferiores a -1.5 MPa (Walter, 1973; Sinclair^b, 1983). Las plantas con este metabolismo no toleran bajos potenciales hídricos, y poseen un aparato estomático muy sensible a la sequedad del aire circundante. Los déficits moderados de la presión de vapor del aire, como ocurren durante todo el año en zonas áridas tropicales, provocan en plantas MAC constitutivas, una reducción significativa de la apertura estomática, en la acidificación nocturna y en

consecuencia en la fijación diurna y nocturna de CO_2 . Para el caso de las MAC inducibles el estrés de sequía provoca el desarrollo de la fijación nocturna de CO_2 , aumentando la acidificación nocturna y los valores de ^{13}C , probablemente como una consecuencia de la disminución de la contribución de la fijación diurna de CO_2 externo al balance de carbohidratos de la planta (Medina, 1987). De igual forma las tensiones xilemáticas son mayores durante la noche, como consecuencia de la mayor pérdida de agua, causando una baja en la presión osmótica que es típica de plantas suculentas, independientemente del tipo fotosintético que presentan.

La exposición de plantas MAC a altas intensidades luminicas por el día, es también benéfica y necesaria ya que favorecen la descarboxilación del ácido málico acumulado en las vacuolas durante la noche y a su vez la acumulación de carbohidratos en cloroplastos y citoplasma.

Bajo éstas condiciones se considera que el metabolismo MAC tiene gran significado para la supervivencia de plantas superiores en zonas con déficits hídricos marcados, por dos razones principales: mayor eficiencia en el uso del agua y protección contra la fotoinhibición (Medina *et al.*, 1989).

IV. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

La isla de Barro Colorado (9°9'N, 79°51'W), donde se localiza el invernadero de trabajo, es una colina de 1500 hectareas que sobresale 137 mts del lago Gatun y 165 mts del nivel del mar, en la parte central del canal de Panamá (figura 3; Leigh *et al.*, 1990). Dicha isla es artificial y fué creada cuando la cuenca del Río Chagres fue represada hace 75 años para construir el Canal de Panamá (Hubbell y Foster, 1987). Presenta una cima amplia y plana de basalto, de la que irradian crestas y valles con rocas sedimentarias y restos volcánicos. Los suelos de menos de 50 cm de profundidad son ricos en arcilla, permiten la permeabilidad y alta humedad, pero al llegar la estación lluviosa (abril-diciembre) la precipitación satura el suelo, provocando con el flujo superficial de saturación, escorrentías y tasas de erosión de 0.75 milímetros anuales, por lo que se forman depósitos con la tierra deslizada (Leigh *et al.*, 1990).

El clima presenta un promedio anual de 27°C y una variación diurna de 8°C, siendo el potencial de evapotranspiración de cerca de 12 cm por mes (Dietrich *et al.*, 1982). La precipitación anual es de 2600 mm de la que el 90% corresponde a la estación lluviosa (Windsor *et al.*, 1989).

El bosque de Barro Colorado es tan alto y verde que bien puede confundirse con un verdadero bosque húmedo tropical, aunque en realidad es un bosque semicaducifolio que impone temporadas alternas de abundancia y hambruna a herbívoros, frugívoros y a sus depredadores, siendo una de las características más

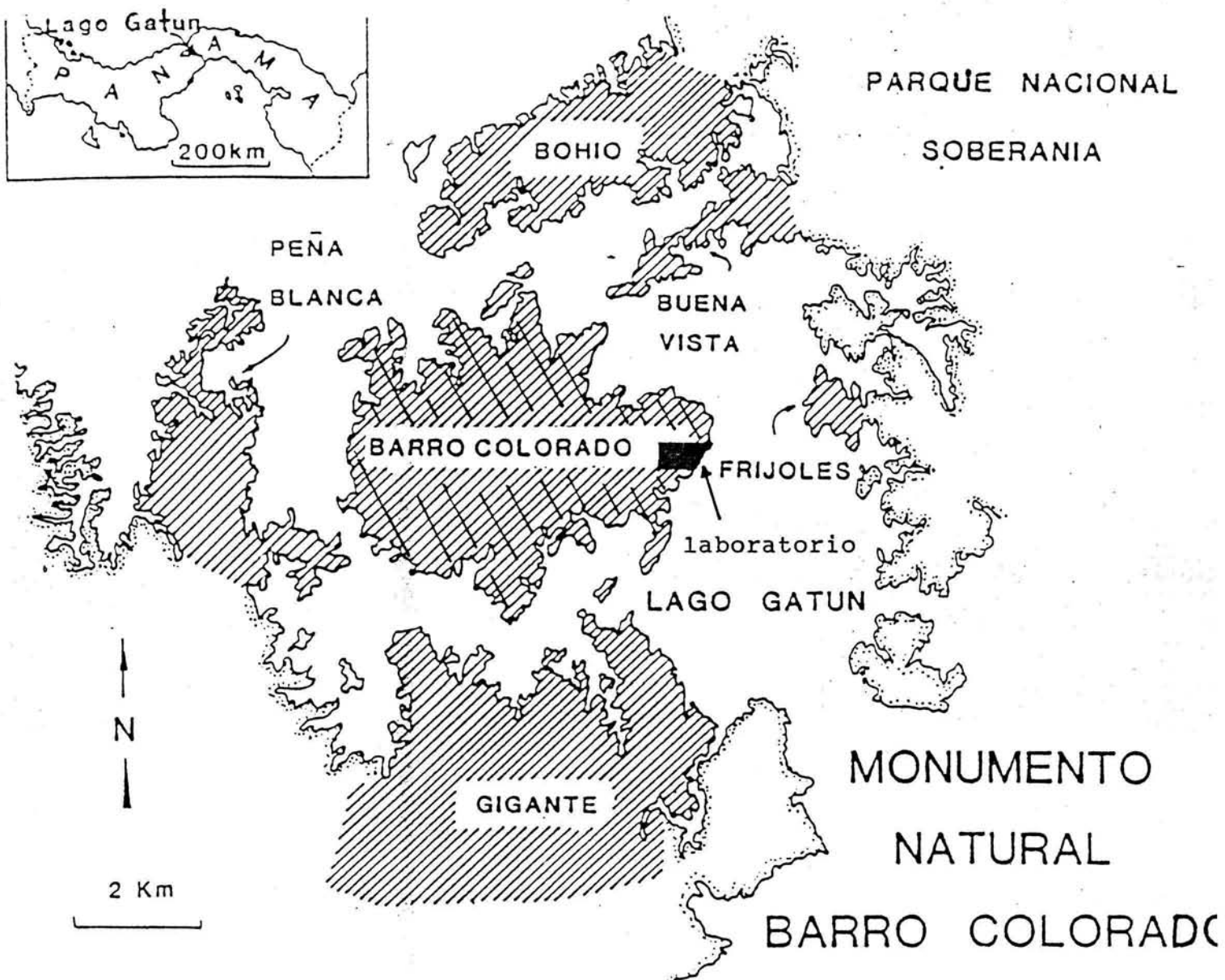


Figura 3: Mapa del monumento natural de Barro Colorado, esta reserva incluye cinco penínsulas: peña blanca, bonio, buena vista, frijoles, gigante y la Isla de Barro Colorado donde al noreste se ubica el laboratorio e invernadero de experimentación. Cuadro sup. Localización del monumento en la República de Panamá. (Tomado de Gentry, 1990)

extraordinarias de este bosque la diversidad de especies de árboles que coexisten en él (Leigh et al. 1990); siendo la flora listada por Croat en 1978 de 126 familias, 719 géneros y 1407 especies.

V. DESCRIPCION DE Epiphyllum phyllanthus

La familia Cactaceae consiste aproximadamente de 122 géneros con 1600 especies (Gibson y Nobel, 1986). Los cactus son poseedores de interesantes y hermosos tallos y flores los que atraen la atención de científicos, jardineros y coleccionistas de todas partes del mundo. Son claramente nativos del nuevo mundo, con mayor abundancia en la parte septentrional del Sur de América y de América central a el norte de México (Nobel, 1988).

Tipicamente están destinados a ambientes xéricos encontrando su mayor abundancia en desiertos, sin embargo el bosque húmedo tropical mantiene altos rangos de humedad, es capaz de presentar miembros de la familia Cactaceae localizados a la altura del dosel donde gozan de un hábitat semejante a condiciones xéricas (Medina et al., 1989). En los bosques húmedos tropicales la familia Cactaceae presenta baja diversidad: Como en Liberia, Johansson en 1974, investigó 153 especies de epifitas en 47 especies de árboles entre las que se encontró 3 géneros de dicha familia (Jacobs, 1988), y para la Isla de Barro Colorado en La República de Panamá se reportan 2 géneros con 3 especies, las cuales son epifitas y están adaptadas para vivir en el dosel (Croat, 1978).

La flora consiste en 126 familias y 1407 especies donde las epifitas ocupan, después de hierbas, árboles y arbustos el cuarto lugar con 165 especies aproximadamente (Gentry, 1990). De éstas como ya de mencionó sólo 3 especies son cactáceas epifitas:

Rhipsalis baccifera, y Epiphyllum phyllanthus con dos

variedades (Croat, 1978).

Epiphyllum ptylanthus (L) Haw. var columbiense

es la más abundante de las 2 variedades y por ello la utilizada para esta investigación. es una epífita sin hojas. con tallos verdes, glabrosos y usualmente flexibles y pendientes, con flores a lo largo del margen del tallo de 7.5 - 11 cm de largo; filamentos de blancos a amarillos, muchos tépalos exteriores, frutos de 10 a 20 cm de largo rosados al madurar y generalmente ubicada a gran altura del dosel (Croat, 1978).

VI. MATERIALES Y METODOS

1era etapa

Diseño experimental

Previo a la primera etapa experimental fue necesario hacer pruebas de germinación en donde se determinó la metodología de trabajo con las semillas de ésta especie, que presentaron una germinación del 96% a los 4 días de sembradas.

Para iniciar el estudio se colectaron frutos de plantas ubicadas en el dosel aproximadamente a 25 metros de altura en árboles cercanos al laboratorio en la Isla de Barro Colorado. Las semillas se lavaron y colocaron aproximadamente 35 por cajas petri sobre papel toalla y agua destilada a 30°C en el laboratorio.

Una vez obtenido el 1er brote fueron sembradas en arena y suelo rico en arcilla (con adecuado drenaje) en proporción 1:1 (mezcla previamente esterilizada por una hora a 210°C) permaneciendo en iguales condiciones en el invernadero de humedad relativa $88.42\% \pm 0.58$, temperatura $29.1^\circ\text{C} \pm 0.14$ como máxima y $23.4^\circ\text{C} \pm 0$ como mínima e intensidad luminosa promedio de $31.50 \text{ W/m}^2 \pm 1.03$ ó 4482.57 PAR (Radiación fotosintéticamente activa) ± 164.73 , hasta alcanzar una talla de 3 cm aproximadamente para ser resembradas.

Las plántulas a los 3 meses de edad fueron resembradas y organizadas en 64 unidades experimentales, cada unidad experimental consistió de una maceta con arena y suelo en proporción y condiciones similares a las anteriores y 2

plántulas, permaneciendo todos los tratamientos en iguales condiciones en el invernadero de humedad relativa y temperatura (cuadro 1), así como en el mantenimiento, limpieza y observaciones en general que se efectuaron a diario, y el riego cada tercer día para los grupos que lo requerían.

Los datos de humedad, temperatura y radiación solar de los días de muestreo fueron obtenidos de el laboratorio del Programa de Ciencias Ambientales del Instituto Smithsonian.

Factores de estudio

Los tratamientos fueron asignados al azar para cada unidad al igual que el lugar de cada grupo dentro del invernadero durante los 4 meses de experimentación (cuadro 2). Los factores de estudio correspondientes fueron: A) humedad del sustrato, con dos niveles: riego (R) (a capacidad de campo) y sequía (S) cuyos promedios de potencial hídrico del suelo fueron: $-0.017 \text{ MPa} \pm 0.016$ para riego y $< 2 \text{ MPa}$ para sequía (a los 22 días de iniciado el tratamiento), y B) intensidad luminosa, con cuatro promedios: 1. ($6.44 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) alta; 2. ($3.74 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) media; 3. ($2.82 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) media baja y 4. ($1.21 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \pm 3.66$) baja (figura 4). Utilizando capas con mallas plásticas y un medidor de cuantos (LI-COR Li-189) se establecieron los niveles de intensidad luminosa típica de un día soleado como lo recibió cada tratamiento, siendo en total 8 tratamientos, 4 de luz con riego y 4 de luz con sequía cada uno con una réplica para controlar el

MES	Humedad relativa (%)		Temperatura (°C) Máx - Mín	
1ro	65.5	+1.5	29.6	23.5
2do	68	+6.0	30.3	23.9
3ro	64.4	+10	31.6	24.3
4to	82.4	+10	31.3	24.5

Cuadro 1: Condiciones climatológicas que recibieron todos los tratamientos de plántulas de Epiphyllum phyllanthus, durante los 4 meses de experimentación en la 1era etapa. (proporcionados por el laboratorio del programa de ciencias ambientales del Instituto Smithsonian).

S4a	R2b	S2b	R2a	R1a	S1a	R4b	S1b
R1b	S4b	R4a	R3b	S3b	S2a	R3a	S3a

Cuadro 2. Distribución seleccionada al azar para cada tratamiento en la 1era etapa experimental dentro del invernadero donde: (R) riego; (S) sequía; (1) intensidad luminosa alta; (2) intensidad luminosa media; (3) intensidad luminosa media baja; (4) intensidad luminosa baja; (a) y (b) repeticiones para cada tratamiento .

Densidad de flujo de fotones para fotosíntesis

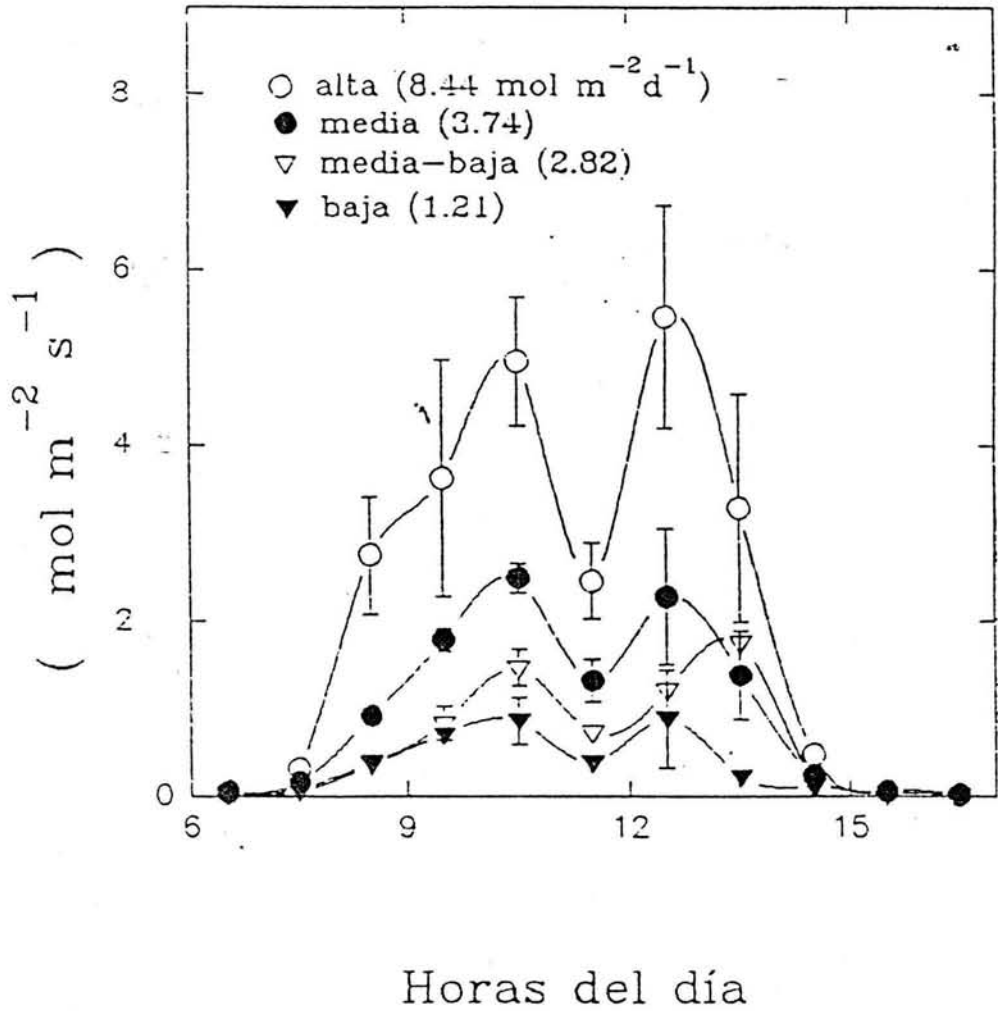


Figura 4: Densidad de flujo de fotones para fotosíntesis ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), registrados para cada nivel de intensidad luminosa, como lo recibieron plántulas de Epionyllum phyllanthus en cada tratamiento.

efecto de la heterogeneidad en el invernadero.

Las variables de crecimiento y las variables fisiológicas se determinaron mediante una previa calendarización que se especifica y ejemplifica en cada caso por el Diagrama de flujo 1.

1.1 Variables de crecimiento

Los datos morfométricos, largo y ancho del primer tallo y de los nuevos tallos se obtuvieron semanalmente con ayuda de una cinta métrica.

Biomasa total, biomasa de la raíz, biomasa del tallo y razón de la biomasa raíz-tallo se tomaron mensualmente al sacrificar la plántula separando el tallo de la raíz para deshidratarlos en un horno a 65°C por un período de 15 días.

La succulencia se determinó matemáticamente calculando el contenido de agua (CRA) entre la unidad de área del tejido tomado mensualmente.

$$\text{Succulencia} = \text{CRA} - r^2$$

El análisis de estas variables sólo se efectuó observacional con el auxilio de las gráficas.

1.2 Variables fisiológicas.

La presión osmótica (π) se determinó con un osmómetro de

presión de vapor (Wescor 5500), el potencial hídrico (ψ) por una cámara de presión (Soilmosture equipment corp.) y el contenido de ácidos por titulación (Nobel y Hartsock, 1963) con un potenciómetro (Corning 220). Estas tres variables fueron determinadas al atardecer (período entre las 17:00 y 18:00 horas) y antes del amanecer (período entre las 4:00 y 5:00 horas) cada 30 días durante 4 meses y sólo en estos casos se efectuó un análisis estadístico de varianza (ANOVA). Es necesario aclarar que en cada uno de estos muestreos se registraban datos de unidades experimentales seleccionadas al azar las cuales el mismo día eran sacrificadas para obtener su peso seco, por lo que deberá entenderse que cada siguiente muestreo registra datos en cada tratamiento de diferentes unidades experimentales a las anteriores.

Para medir el contenido relativo de agua (CRA), una muestra de tejido de 5 mm de diámetro, fue introducido en un vial perfectamente saturado de agua destilada durante 3 horas en donde con auxilio de una balanza analítica (Ainsworth 100A) se obtenía el peso fresco, el peso saturado y el peso seco del tejido, éste último después de deshidratarlo en un horno a 65°C por 5 días.

La transpiración se determinó cada mes por diferencia de pesos con una balanza semianalítica (Setra 5000L) cada hora en períodos de 24 horas para lo que fue necesario sellar perfectamente cada maceta evitando la fuga de H_2O . El área de la plántula fue necesaria se determinó por el método gravimétrico (comparación de áreas similares en papel con pesos conocidos), a fin de conocer

Diagrama de Flujo 1

1era etapa

Objetivo: Determinar el comportamiento ecofisiológico y crecimiento de un primer lote de plántulas de Epiphyllum phyllanthus (Cactaceae) en la isla de Barro Colorado, república de Panamá.

Colección de Frutos

Obtención de semillas y lavado

Germinación (35 semillas por caja petri)

Siembra (arena-suelo 1:1)

Unidades experimentales
(8 tratamientos con 4 unidades experimentales y una replica)

Factores de estudio

Humedad del sustrato	Intensidad luminosa
(R) riego	(1) alta
(S) sequia	(2) media
	(3) media baja
	(4) baja

Variables de Respuesta

Crecimiento	Fisiológicas
- talla (ancho y largo)	-Presión osmótica
- Biomasa (total	-Potencial hídrico
raíz	-Acidez titulable
tallo	-CRA
tallo-raíz)	-Transpiración
- Suculencia	-Conductancia
- Area	

la transpiración por superficie.

En el caso de la conductancia se determinó matemáticamente a partir de la transpiración: según Nobel 1986, si la transpiración describe la cantidad de salida de agua en unidad área de la hoja por unidad de tiempo.

$$\text{es decir } J = g \cdot AC$$

$J = \text{transpiración}$
 $g = \text{conductancia estomática}$
 $AC = \text{humedad relativa}$

Obteniendo la conductancia a partir:

$$g = J - AC$$

2da etapa

Diseño experimental

Se obtuvieron 54 nuevas unidades experimentales de igual forma que las primeras alimentadas en esta ocasión con fertilizante (HYPONEX 30.10.10), ésta medida fué tomada para prever que todas las plántulas se encontrarían en similares condiciones de nutrición con lo que se aseguraría y aceleraría su crecimiento nunca siendo de interés evaluar su efecto en el experimento.

Nuevamente todo el 2do lote contaba con similares circunstancias de humedad relativa 73.4% \pm 10 y temperatura de 31.5 °C \pm 0.15 como máxima y 24.4 °C \pm 0.6 como mínima.

A los 50 días aproximadamente de edad las plántulas iniciaron los siguientes tratamientos: A) humedad del sustrato, con tres niveles: 1) riego (R); 2) sequía (S); y 3) sequía-recuperación (Sr) en condiciones de luz media 3.74 mol m⁻² s⁻¹ siendo en total 9 grupos con 6 unidades cada uno y manteniéndose en similares

condiciones de humedad relativa 62.4 % y temperatura (figura 3) durante el tiempo de crecimiento. Su disposición dentro del invernadero por un mes de crecimiento fue asignada al azar (cuadro), contando con un mantenimiento, limpieza y observaciones en general a diario y el riego cada tercer día para los grupos que lo requerían.

El diseño experimental de esta etapa puede observarse en el diagrama de flujo 2.

2.1 Variables fisiológicas

En esta segunda etapa, se calculó presión osmótica, potencial hídrico y contenido de ácidos por titulación tanto al atardecer como antes del amanecer y para el contenido de agua y la succulencia sólo en una de estas ocasiones, utilizando la metodología descrita en el primer experimento.

Finalmente con los resultados obtenidos en esta etapa se trabajó con un tercer grupo de experimentación similar al anterior, con plántulas obtenidas simultáneamente a las anteriores de 75 días aproximadamente de edad. De él se obtuvo por tratamiento transpiración durante 64 horas a ya que se deseaba observar el tiempo en que se alcanzaría una comportamiento similar entre riego constante y el grupo de sequia recuperación, utilizando nuevamente la metodología ya anteriormente descrita.

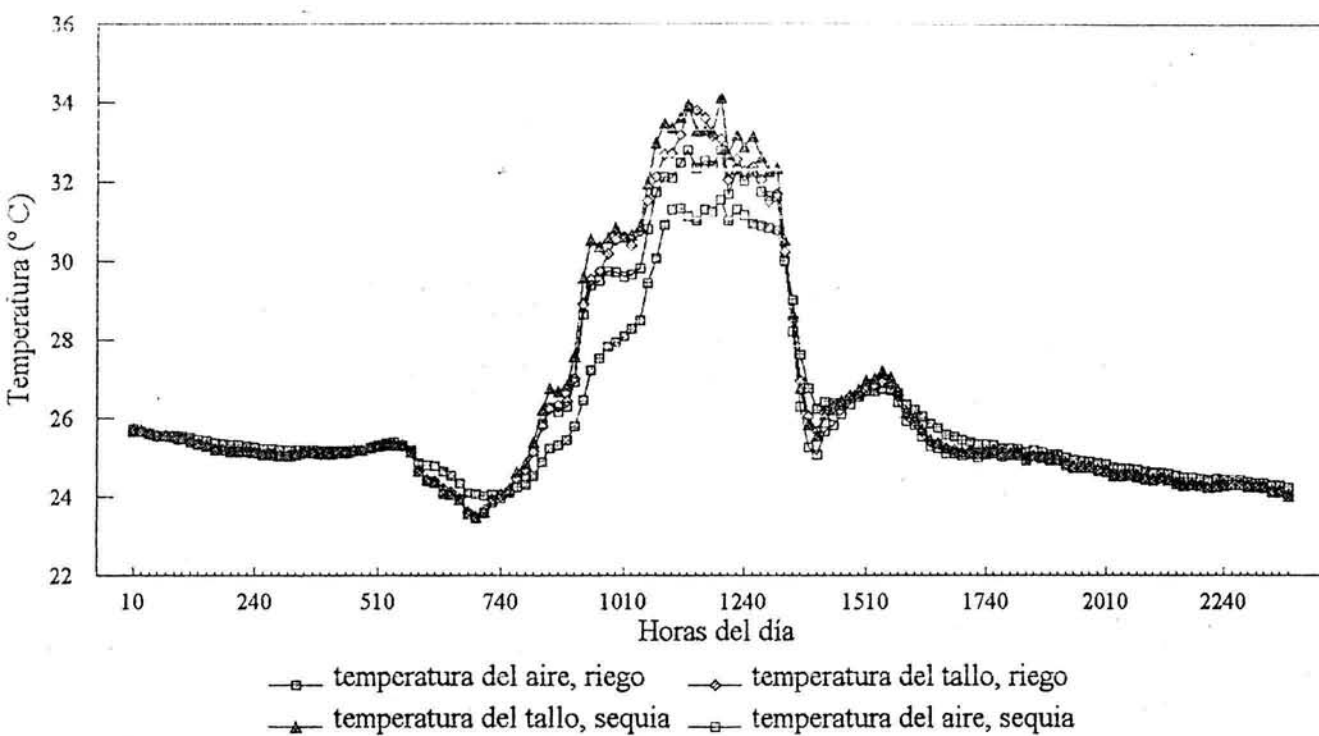


Figura 5: Temperatura registradas para la 2da etapa de experimentación con los tratamientos (R) riego; (Sr) sequia recuperación; y (S) sequia, en plántulas de Epiphyllum phyllanthus.

Sb	Sr	Sa	S	Srb
R	Ra	Sra	Rb	

Cuadro 3. Distribución seleccionada al azar para cada tratamiento en la 2da etapa experimental dentro del invernadero donde: (R) riego; (S) sequía; (Sr) sequía-riego de recuperación; (a) y (b) repeticiones para cada tratamiento .

Diagrama de Flujo 2

2da etapa

Objetivo: Determinar el comportamiento fisiológico de un segundo lote de plántulas de Epiphyllum phyllanthus (Cactaceae), basandose en condiciones de intensidad luminosa media (8.44 mol m⁻² s⁻¹) y humedad del sustrato con riego constante, en la isla de Barro Colorado, república de Panamá.

Colección de Frutos

Obtención de semillas y lavado

Germinación (35 semillas por caja petri)

Siembra (arena-suelo 1:1)

Unidades experimentales
(3 tratamientos con 6 unidades experimentales y dos replica)

Factores de estudio

Humedad del sustrato	Intensidad luminosa
(R) riego	
(S) sequía	(2) media
(Sr) sequía recuperación	

Variables de Respuesta

Crecimiento	Fisiológicas
- Suculencia	-Presión osmótica
	-Potencial hídrico
	-Acidez titulable
	-CRA
	-Transpiración

VII. RESULTADOS

1era Etapa

1.1 Variables de crecimiento

Durante los primeros cuatro meses de experimentación pueden observarse ciertas diferencias entre los grupos (R) y (S). La biomasa total, es decir de cada plántula completa (figura 6) muestra que los grupos (R) incrementaron hasta 2 y 3 veces su biomasa inicial al cabo de los 4 meses de experimentación en tanto que los grupos de sequía sólo en un 50% en los rangos más elevados al cabo del tiempo señalado. Al comparar ambas gráficas (A) y (B) de la misma figura, en el 4to mes puede observarse que el error estándar de R4 y R1 se sobreponen con los valores de los grupos (S), por lo que no se observa diferencia significativa entre estos.

En la gráfica (A), puede notarse un comportamiento constante o ligeramente incrementado de los valores conforme al tiempo en cada grupo. Para el tratamiento R2 aunque su error estándar se observa traslapado con los demás grupos (R), también es cierto que es él quien alcanza los valores más altos.

Para el gráfico (B), los grupos aunque ya se mencionó que no muestran rangos tan altos como los grupos (R), también se incrementan o muestran constantes.

*Es necesario abrir un parentesis aclaratorio para hacer nuevamente incipiente en que cada una de las líneas gráficas por tiempo, presentan datos de plántulas seleccionadas por

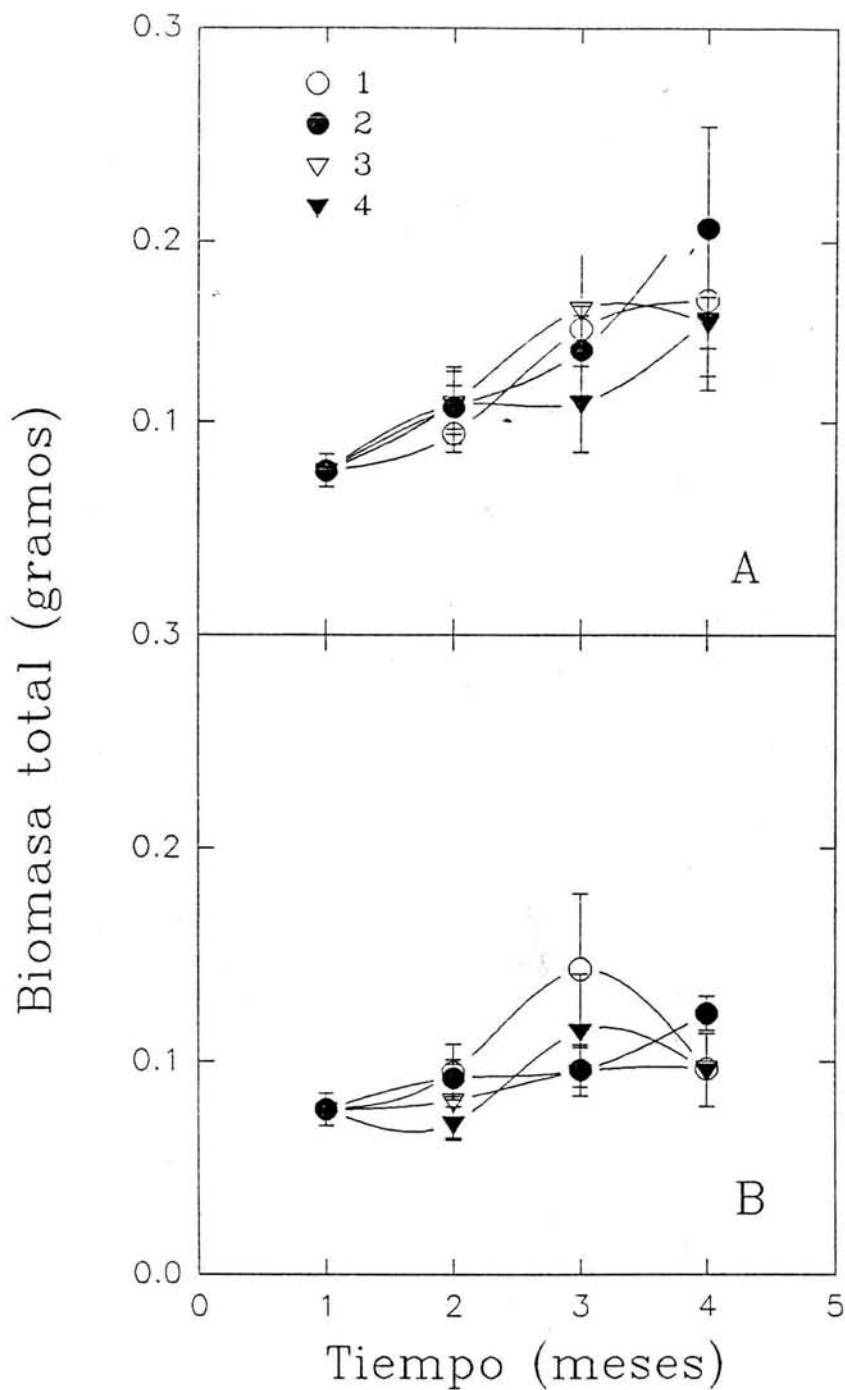


Figura 6. Biomasa total de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus* a lo largo de 4 meses de tratamiento: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía; expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

tratamiento al azar, las que el mismo día de toma de datos eran sacrificadas; por lo que no debe inferirse que las reducciones de valores son "ilógicas reducciones naturales de tejido", sino más bien, sólo indican que el resto de las plántulas de cada grupo que no fueron sacrificadas sino hasta la siguiente toma, no incrementaron su crecimiento en 30 días mostrandolo líneas constantes o reducidas entre cada tiempo.

Por ejemplo el error estándar de los tratamientos S1, S3 y S4 si se sobreponen con el resto de sequía de el 3er al 4to mes, se deberá entender que dichos grupos al paso de la toma 3 a 4 al no ser sacrificadas, mantuvieron su biomasa constante, es decir en 30 días no aumento su peso seco.

En cuanto a la raíz (figura 7) a primera vista muestran un incremento para los grupos (R), sin que exista diferencia significativa entre estos pues sus errores estándares se traslapan unos a otros, sin embargo su biomasa se duplica desde el segundo mes de tratamiento y 3 veces más su peso al final del experimento en los rangos más altos que son nuevamente alcanzados por R2.

Los grupos (S) por su parte se muestran ligeramente constantes para los tratamientos S3 y S4 durante los 4 meses de tratamiento y con un incremento para S1 y S2 en donde logran duplicar su biomasa inicial hasta el 4to mes.

Sin embargo al sobreponer las gráficas (A) y (B) no existe diferencia significativa entre Riego-Sequía ni las diferentes intensidades luminosas debido a los altos errores estándares de

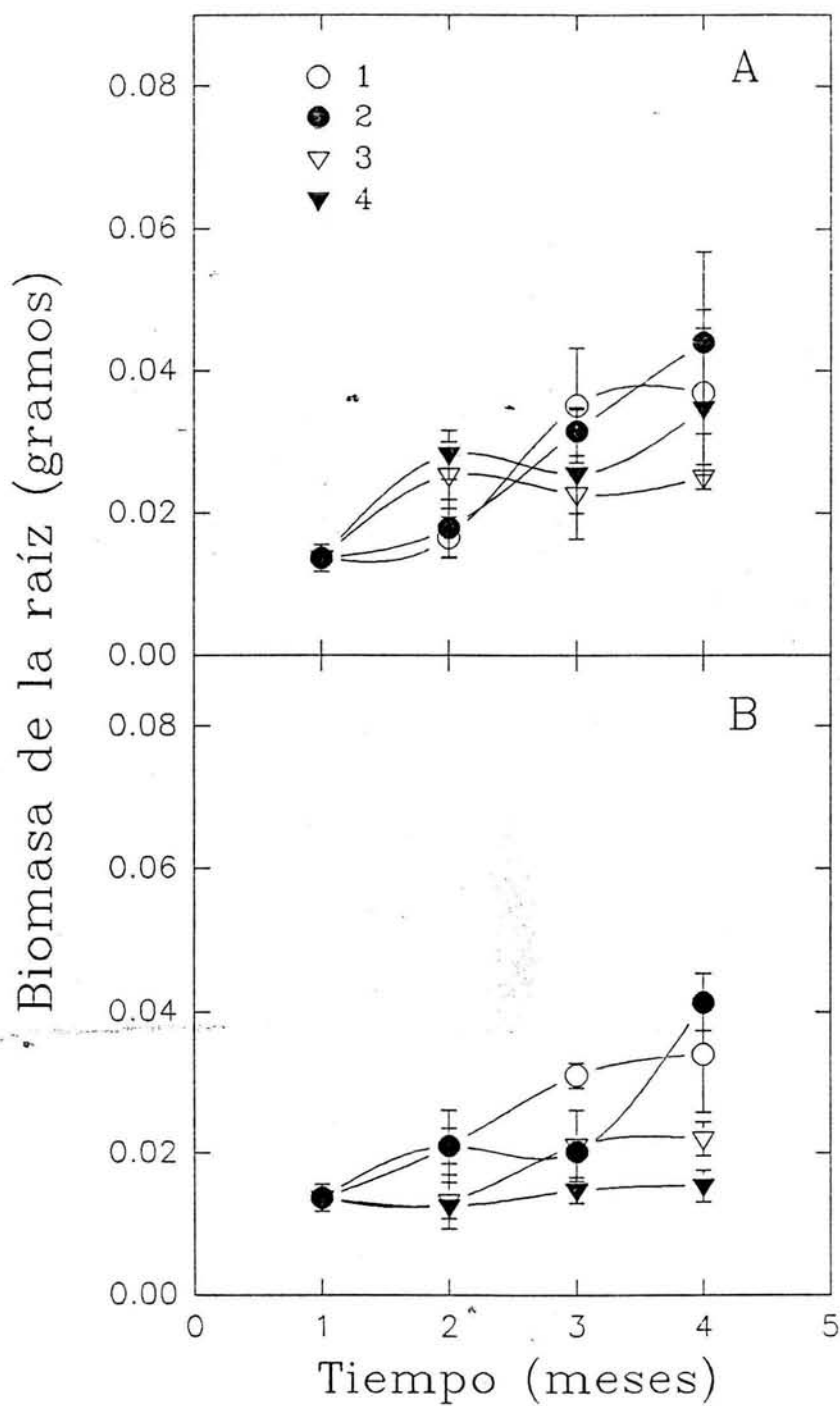


Figura 7. Biomasa de la raíz de plántulas de Epiphyllum phyllanthus a lo largo de 4 meses de tratamiento: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

cada uno.

Aunque aparentemente sequía incrementa la razón de la biomasa tallo raíz (figura 8), no existe diferencia significativa pues los errores estándares de los grupos (R) se trasponen a estos a excepción de los grupos S1 y S2 al final de la sequía, debiendo ser estos 2 grupos los más secos pues recibían dentro de los "secos" la mayor intensidad luminosa, por lo que al mismo tiempo es interesante marcar que aún en condiciones de sequía las raíces de estos grupos (S1 y S2) continúan creciendo al cabo de éste tiempo.

El tallo de grupos (S) mantienen su peso constante (figura 9) mientras por su parte los grupos (R) hasta triplican su biomasa inicial en los valores más altos, al sobreponer las gráficas (A) y (B) pueden observarse que únicamente existen diferencias precisamente en el último mes debido a la humedad independientemente de la intensidad luminosa, esto concuerda con el largo (figura 10) y ancho del tallo (figura 11) en los que aunque los errores estándares para ambos gráficos (A y B) de ambas figuras se sobreponen, también es claro que los valores mayores de ancho y largo del tallo se observan en los grupos (R) y para (S) se mantienen constantes.

En el área (figura 12) se observa claramente una constancia en los grupos de (S) a lo largo de la experimentación, en el caso de riego (A) los valores más altos se alcanzan en el cuarto mes llegando hasta 3 veces su área inicial a excepción de R2 donde desde el 3er mes sufre un marcado decremento que llega inclusive

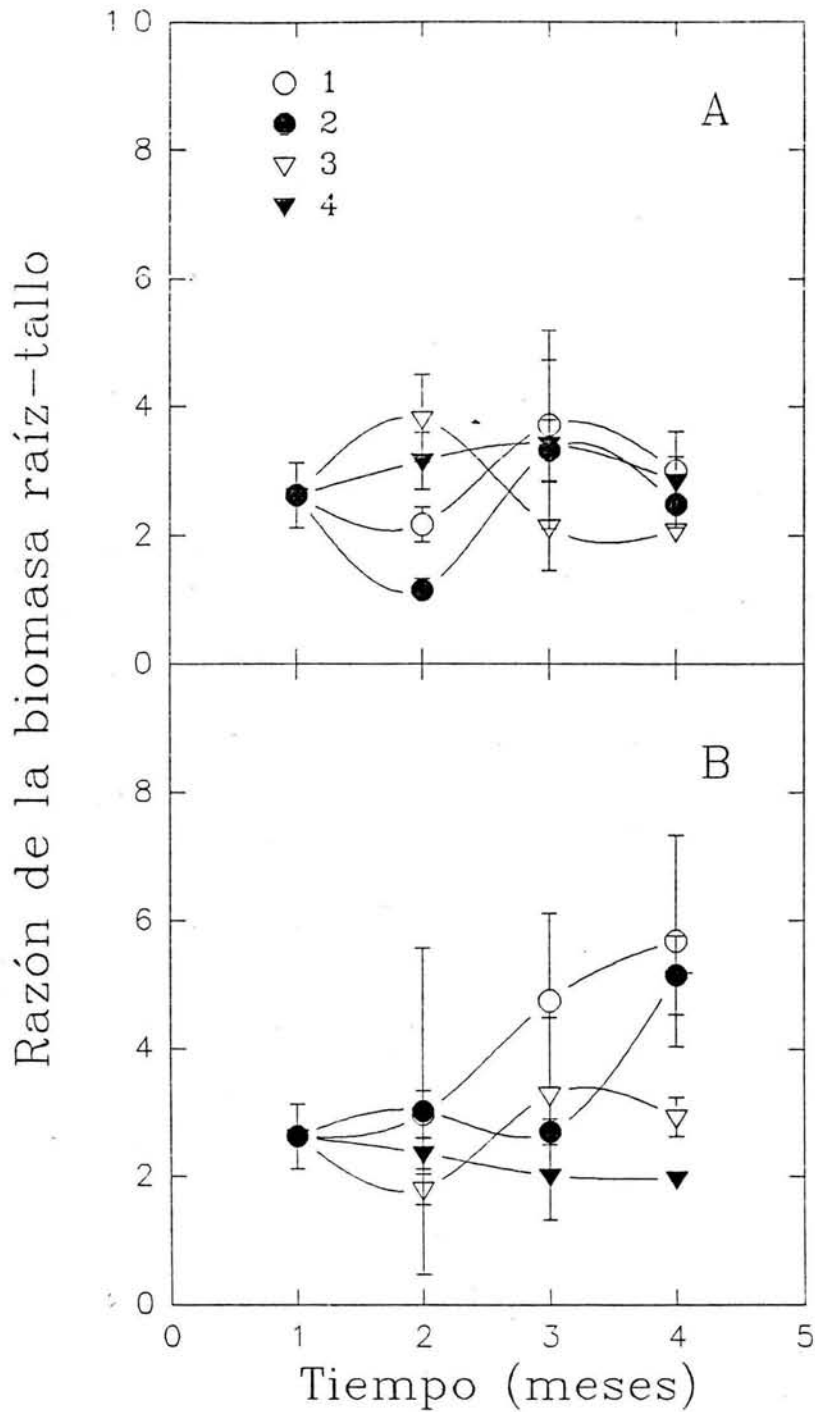


Figura 8. Razón de la biomasa raíz-tallo de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus* a lo largo de 4 meses de tratamiento: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

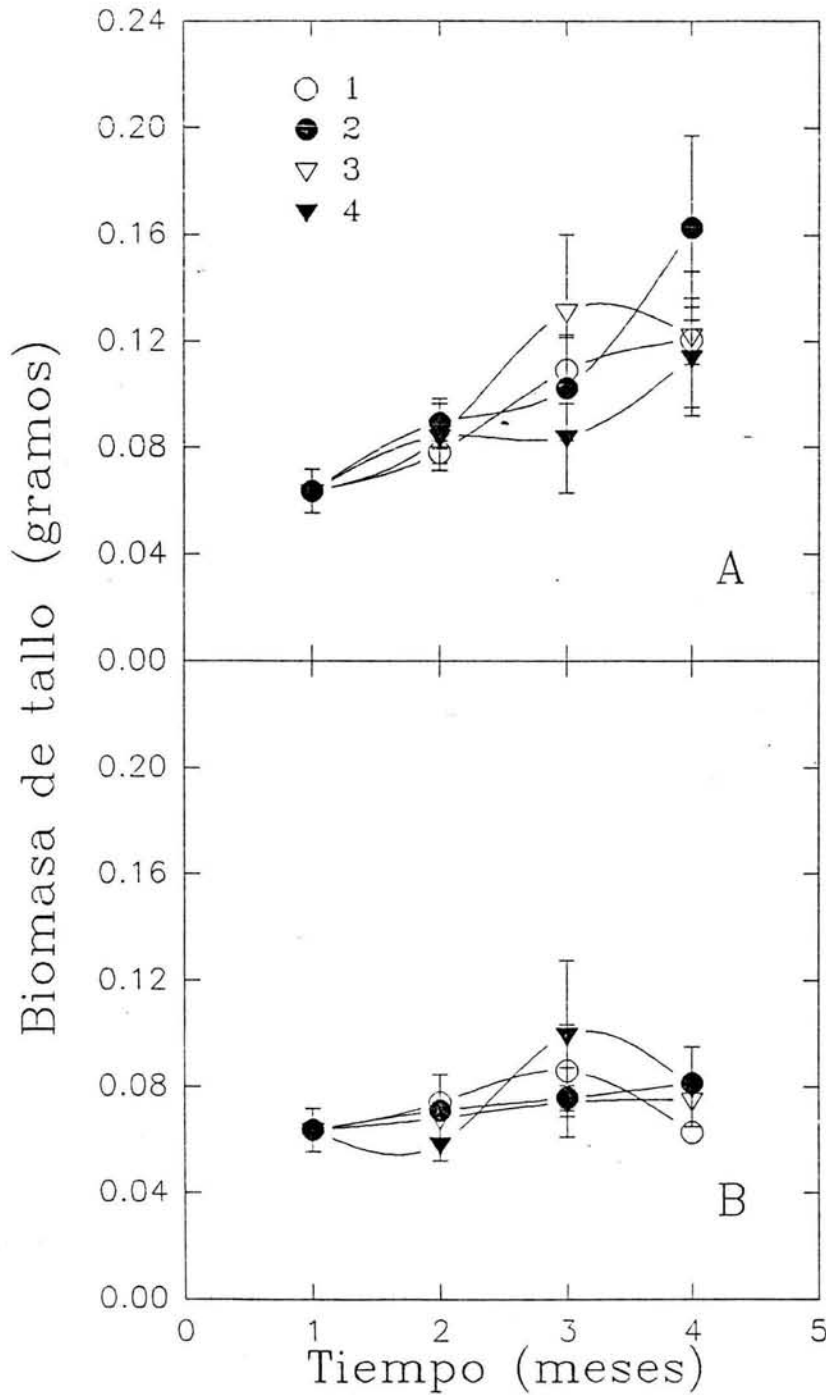


Figura 9. Biomasa de tallo de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus* a lo largo de 4 meses de tratamiento: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

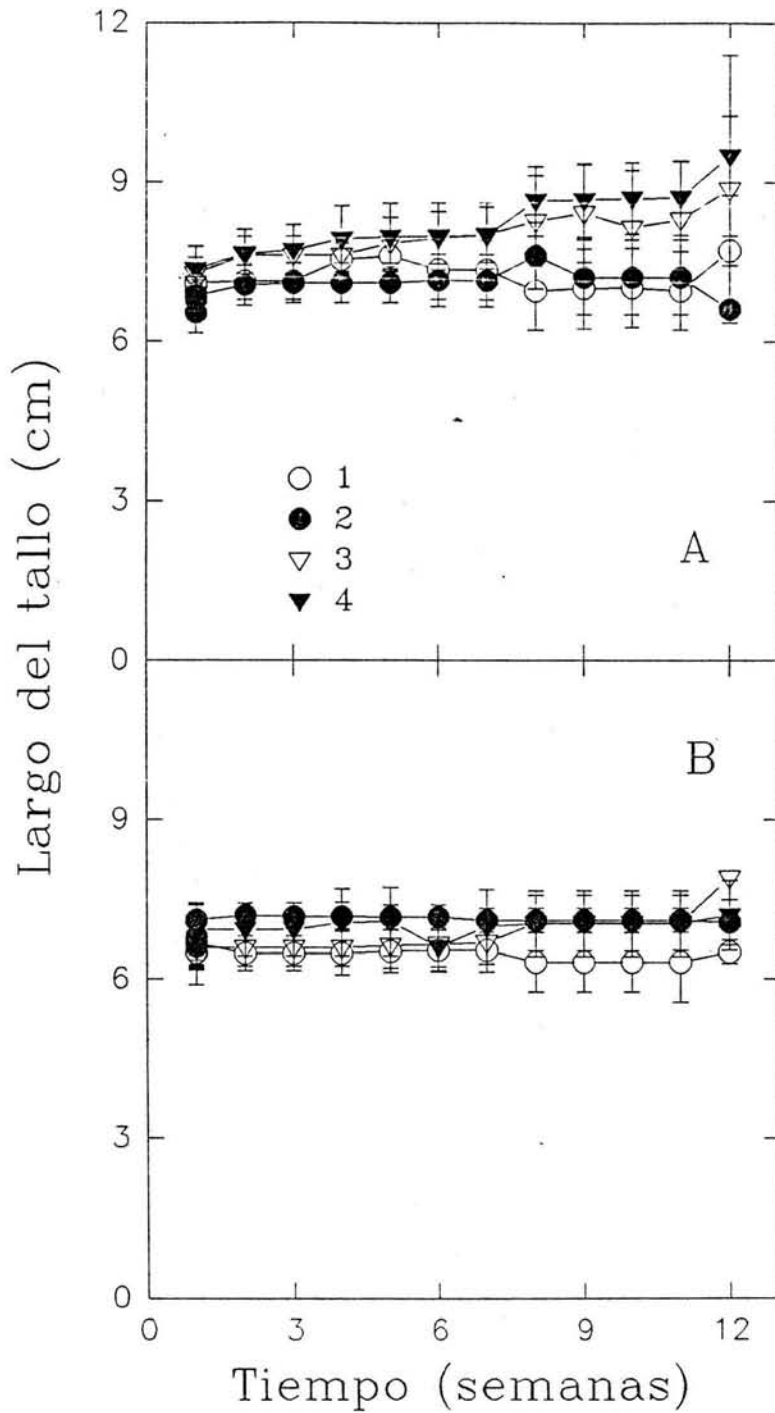


Figura 10. Largo del tallo (cm) de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus* a lo largo de 4 meses de tratamiento: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

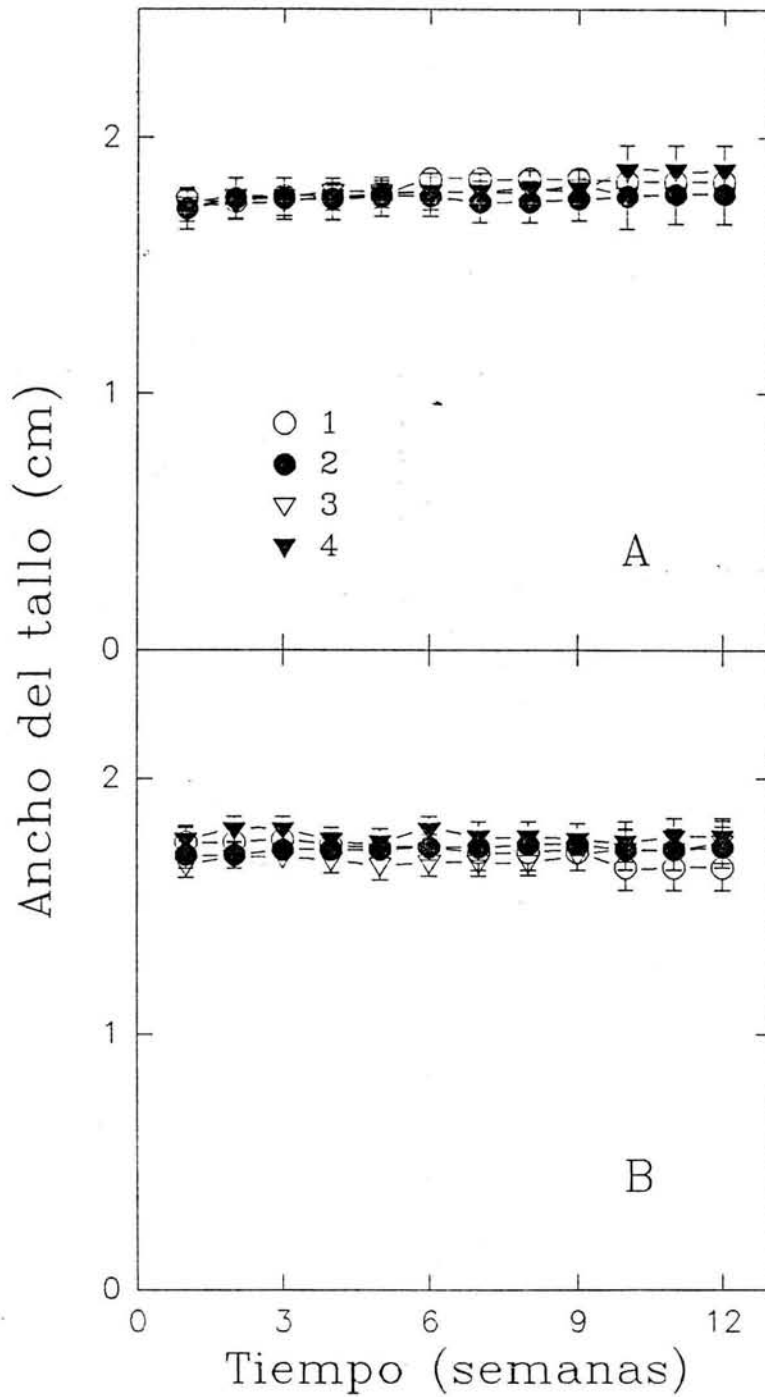


Figura 11. Ancho del tallo (cm) de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus* a lo largo de 4 meses de tratamiento: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

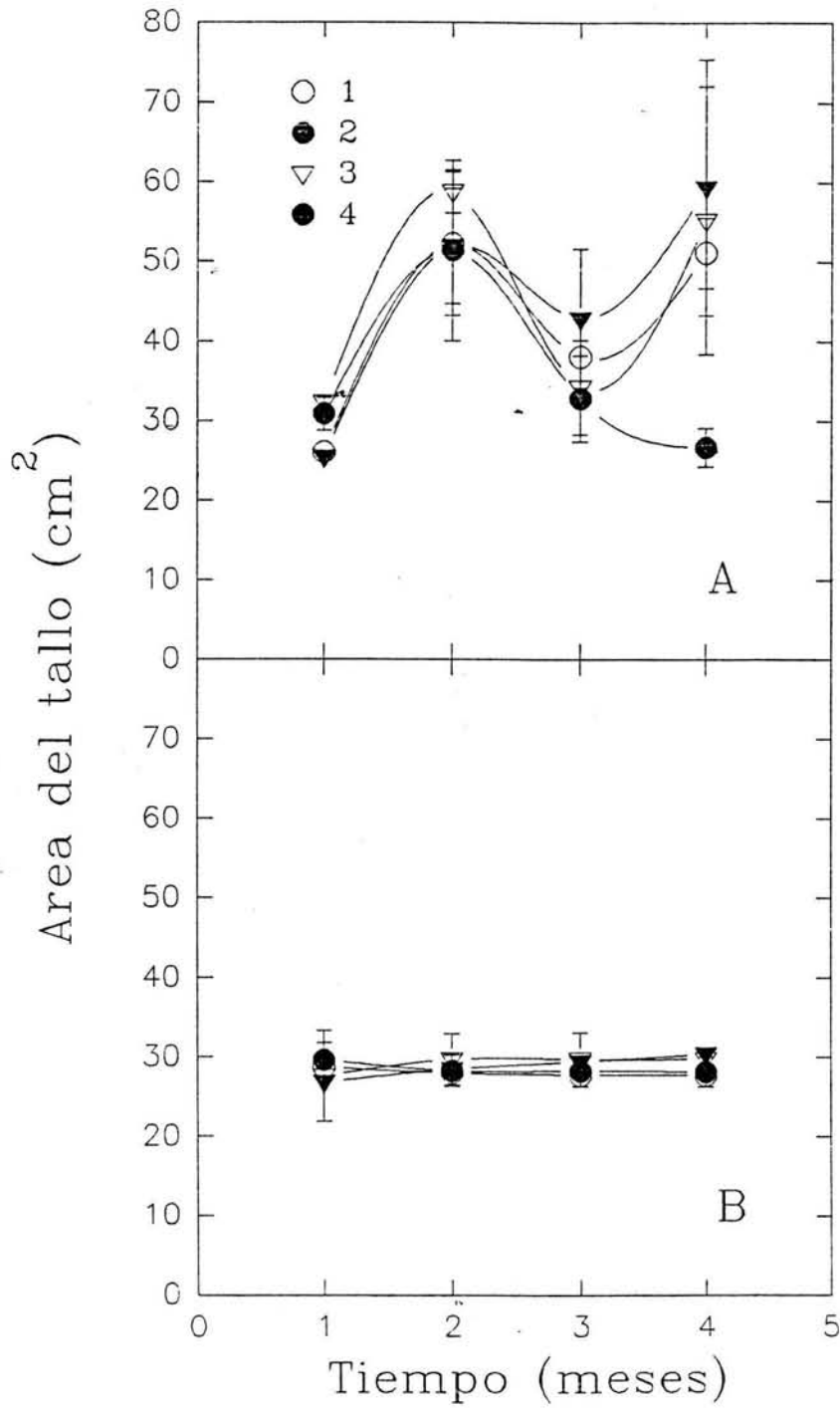


Figura 12. Area del tallo (cm²) de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus* a lo largo de 4 meses de tratamiento: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

nasta el 4to muestreo, observandose su área final similar a los grupos (S) tanto para éste caso como para la Fluctuación del 3er mes para todos los grupos puede deberse al cambio brusco de clima pues comienza la época de lluvia aunque por otra parte es necesario también aclarar que al 3er mes de experimentación los tratamientos principalmente de riego sufrieron una contaminación por afidos que fué radicada al cabo de 15 días con auxilio de un acaricida común y extremos cuidados de limpieza.

El contenido relativo de agua (figura 13) al igual que la succulencia (figura 14) presentan valores relativamente constantes en los tratamientos de riego (R) ya que se les proporcionaba suficiente agua, sin embargo para los grupos de sequía (S) se observa una disminución gradual con respecto al tiempo, con lo que puede asegurarse que el crecimiento radicular anteriormente mencionado se da en verdaderas condiciones de sequía.

1.2 Variables fisiológicas.

Los resultados de estas variables comprenden la transpiración (figura 15) y conductancia (figura 16) con un comportamiento muy similar. Para (R) pueden apreciarse diferentes fluctuaciones que dependen de las condiciones climatológicas del momento de la toma de datos (ver figura 3; Cap VI), sin embargo para (S) sólo pudo registrarse transpiración y conductancia en el primer mes.

En el caso de la acidez titulada, al sobreponer y comparar las figuras 17a y b, puede observarse que los valores más altos son

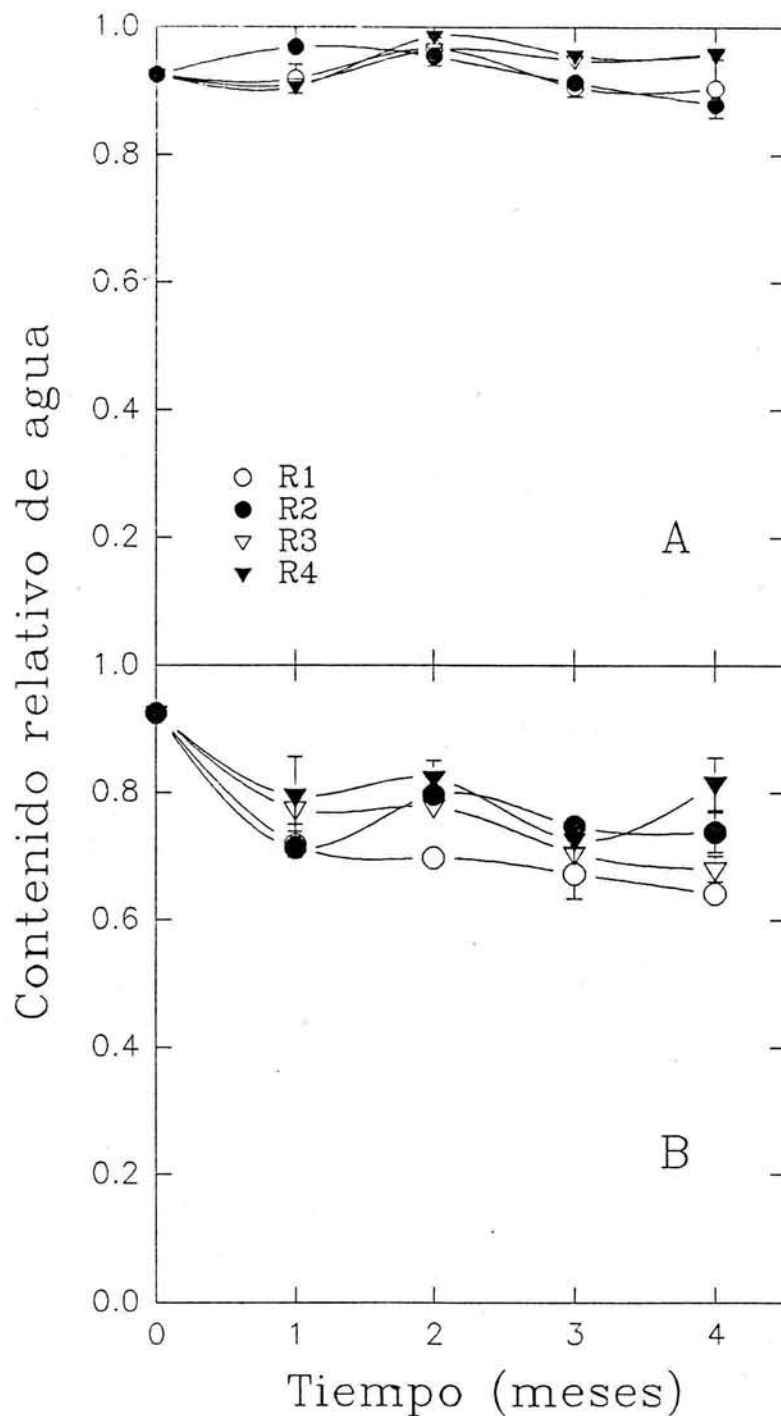


Figura 13. Contenido relativo de agua de plántulas de Epiphyllum phyllanthus a lo largo de 4 meses de tratamiento: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3 media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

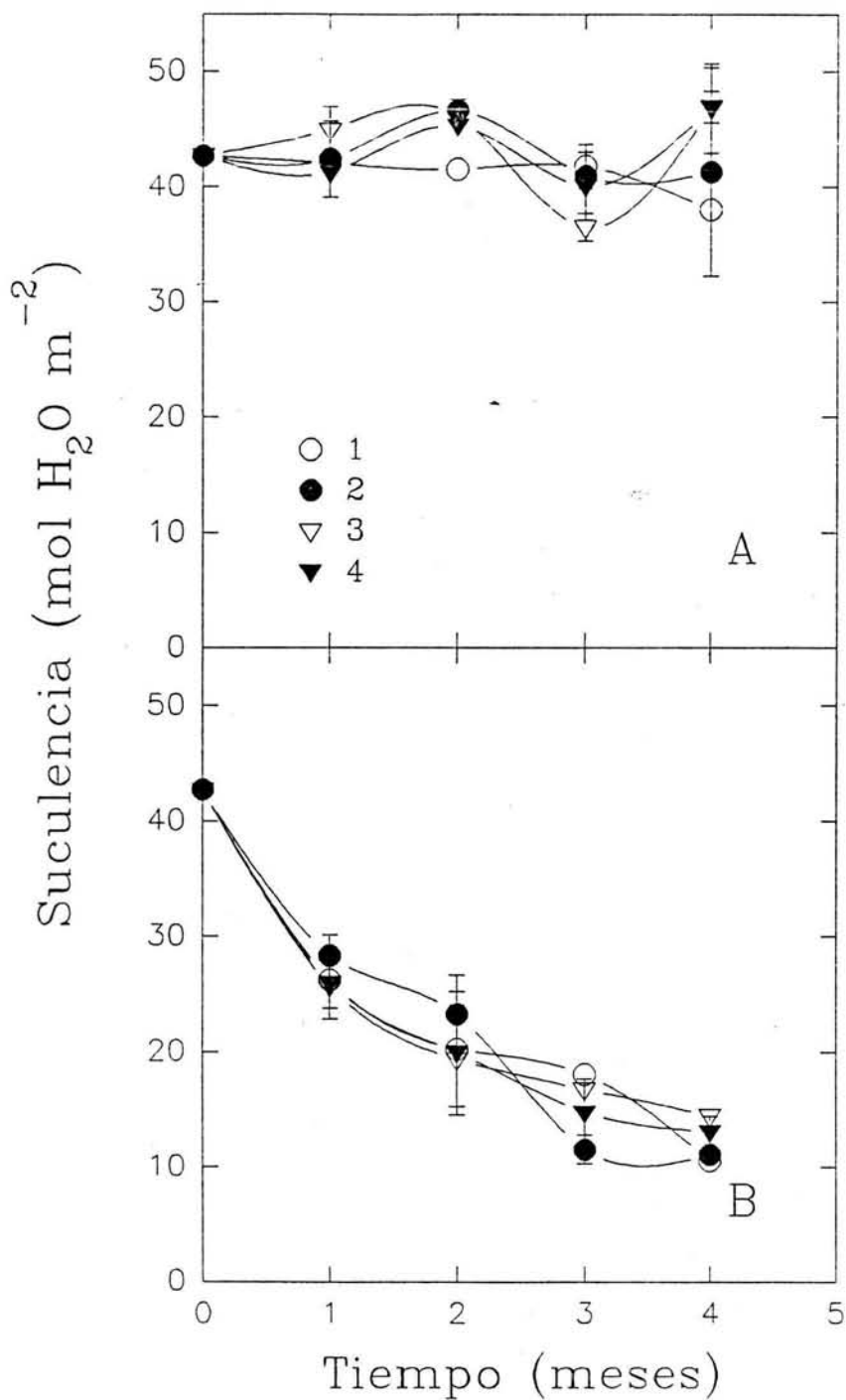


Figura 14. Suculencia (mmol H₂O m⁻²) de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*, en cada uno de los 4 meses de experimentación: A) tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, con diferentes exposiciones luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios ± errores estándares).

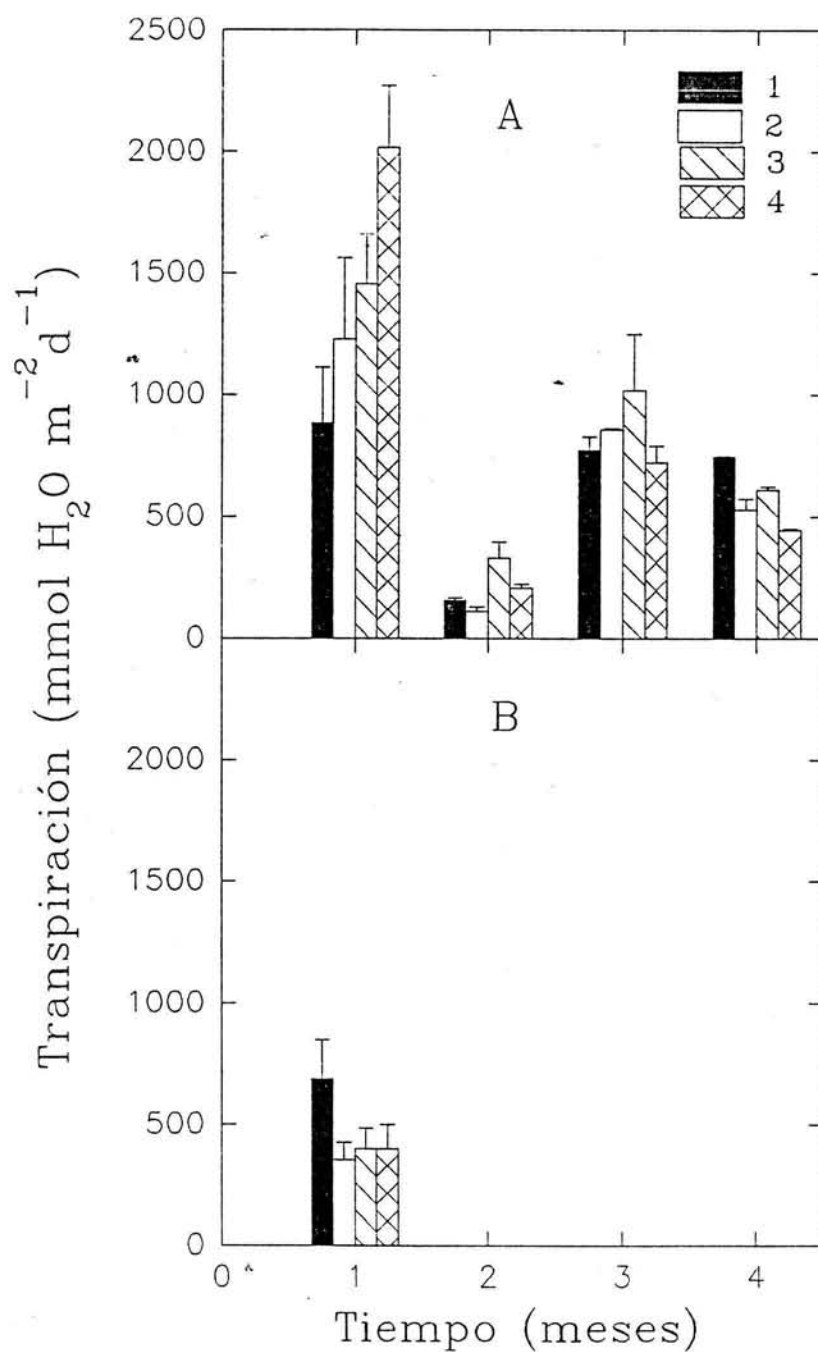


Figura 15. Transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O mm}^{-2} \text{d}^{-1}$) de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*, en cada uno de los 4 meses de experimentación: A) tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, con diferentes exposiciones luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

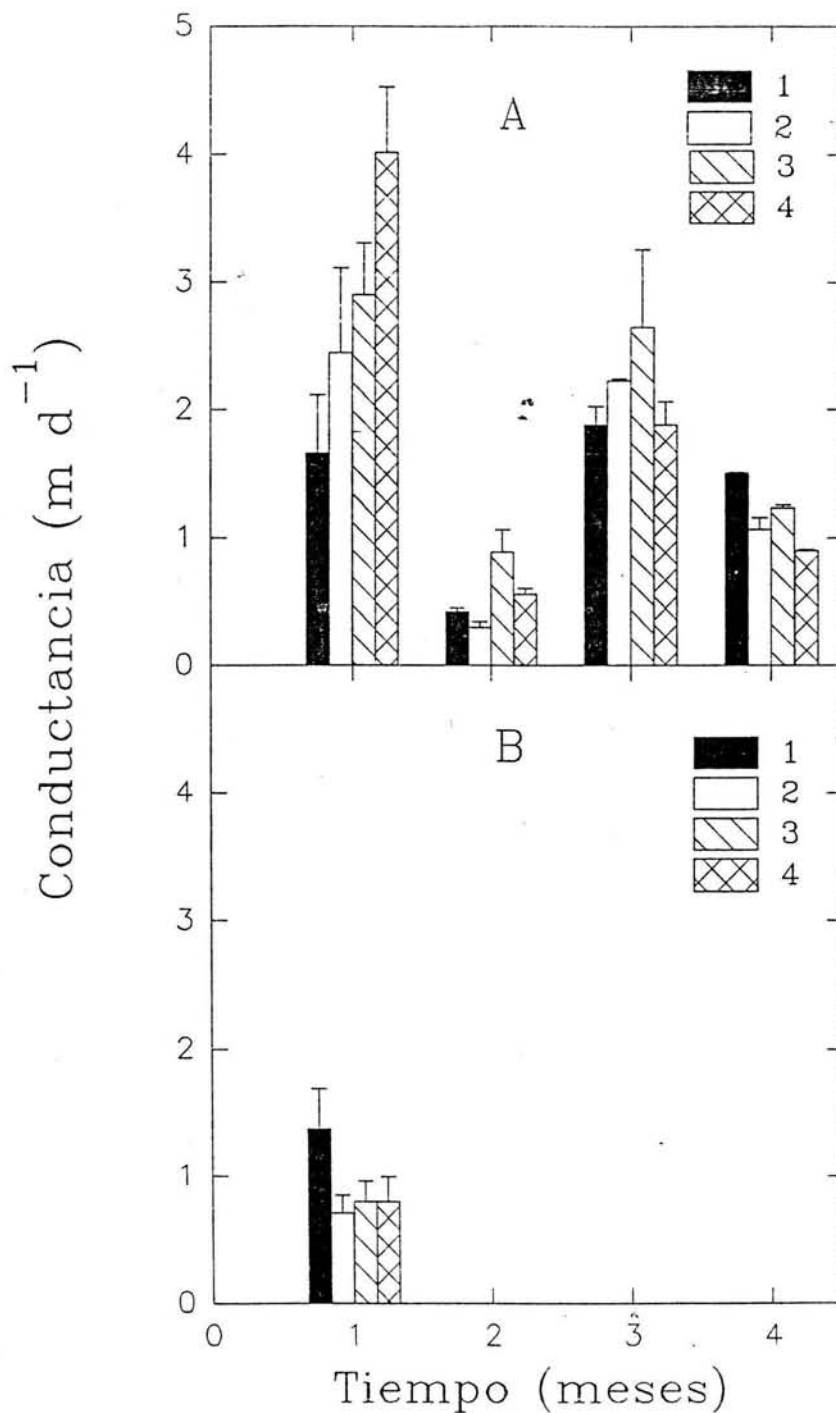


Figura 16. Conductancia (m d^{-1}) de plántulas de Epiphyllum phyllanthus, en cada uno de los 4 meses de experimentación: A) tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, con diferentes exposiciones luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

alcanzados antes del amanecer independientemente hasta aquí el nivel de humedad e intensidad luminosa de cada tratamiento. (los valores auscentes se deben a la falta de datos de trabajo debido a la contaminación sufrida por afidos).

Al comparar las gráficas (A) y (B) de la figura 17 puede observarse una diferencia significativa entre estas debido al factor humedad (ver apéndice) en la que los tratamientos (R) muestran la mayor concentración de acidez titulada.

En cuanto al factor de estudio luz, durante los tres primeros meses es interesante resaltar que el grupo R2 sobresale por de todos los demás no sólo antes del amanecer figura 17 sino también al atardecer figura 18, siendo el último mes de muestreo, R4 el más sobresaliente

Por otra parte en los grupos (S) en ambos tiempo antes del amanecer y al atardecer los rangos de acidez puede generalizarse que disminuyen conforme abanza el tiempo, explicando el incremento del 3er mes probablemente al inicio de la época de lluvia.

En el potencial hídrico puede observarse una marcada diferencia significativa de acuerdo a la humedad (ver apéndice), independientemente del momento de la toma (antes del amanecer figura 19 o al atardecer figura 20) o de la intensidad luminosa. En los grupos (R) durante los meses de estudio los valores se presentan generalmente como era de esperarse constantes en tanto que para (S) se observa lo contrario, los rangos son más negativos, es decir su potencial hídrico disminuye.

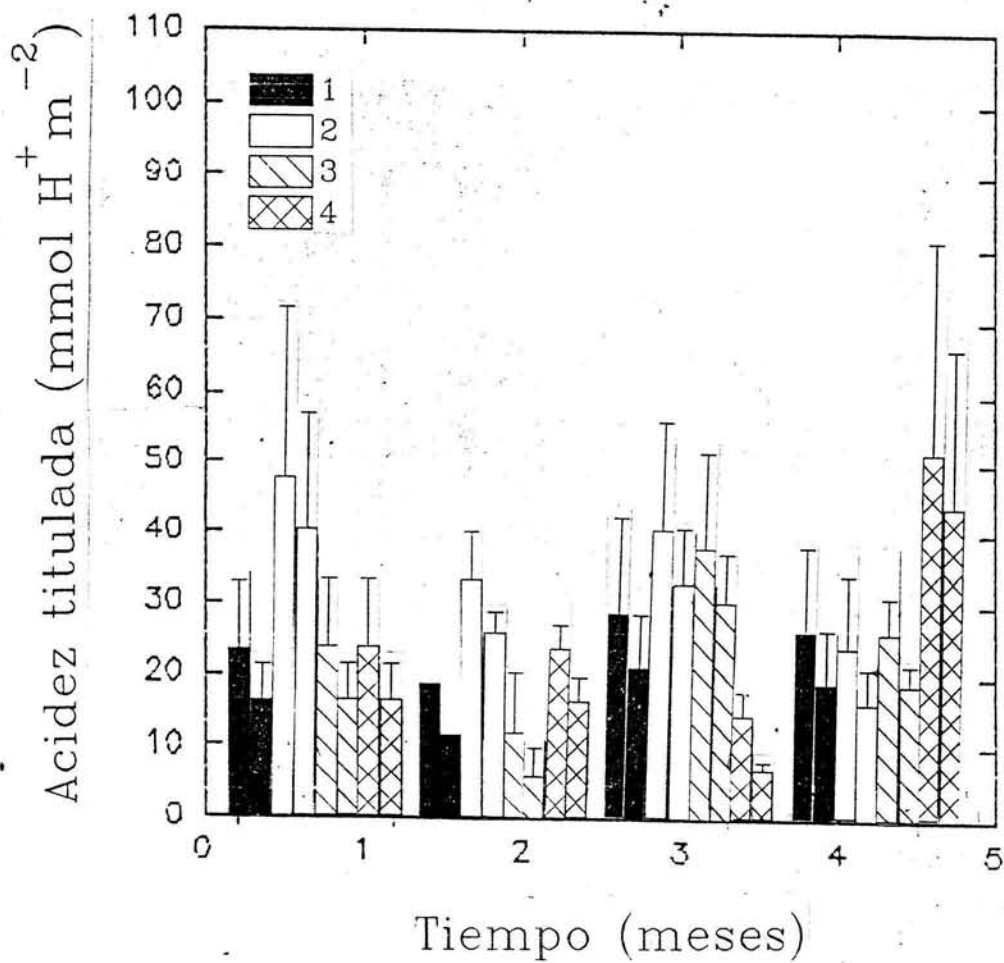


Figura 17a: Acidez titulada (mmol H⁺ m⁻²) de plántulas de *Ecolonyllium phyllanthus*, tratamiento de riego (R); en donde el orden de cada pareja es antes del amanecer y al atardecer respectivamente

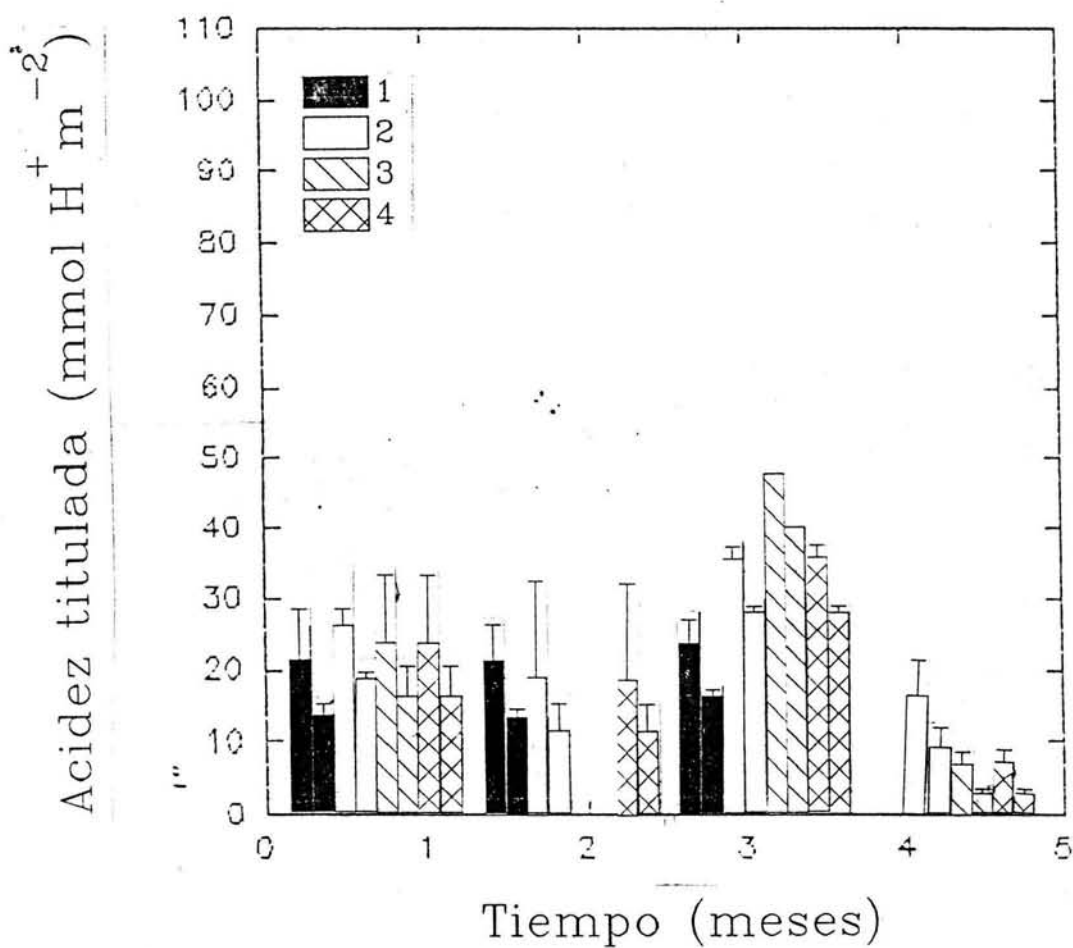


Figura 17b: Acidez titulada ($\text{mmol H}^+ \text{m}^{-2}$) de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*, tratamiento de sequía (S); en donde el orden de cada pareja es antes del amanecer y al atardecer respectivamente

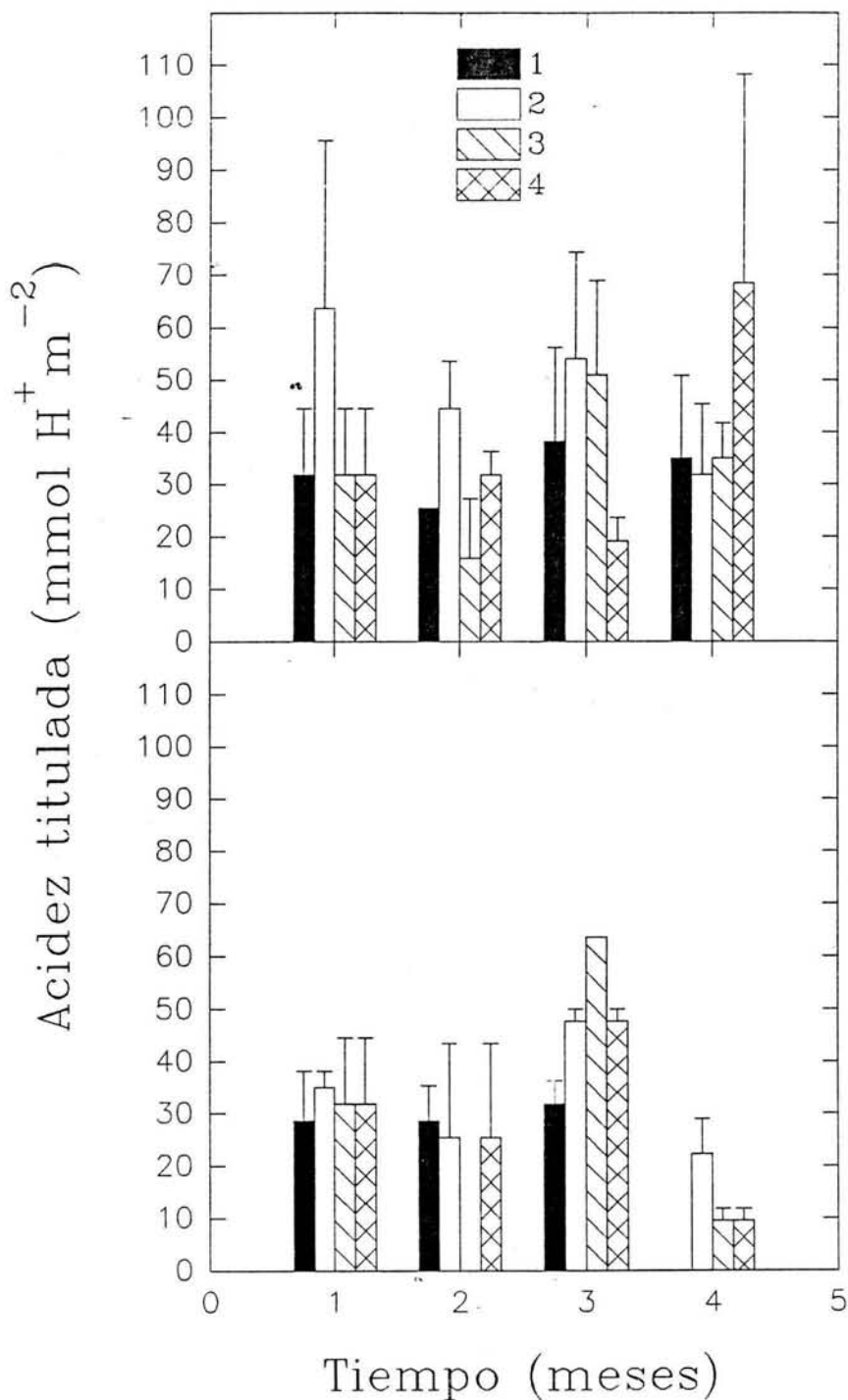


Figura 17: Acidez titulada (mmol H⁺ m⁻²) antes del amanecer de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*, en cada uno de los 4 meses de experimentación: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios ± errores estándares).

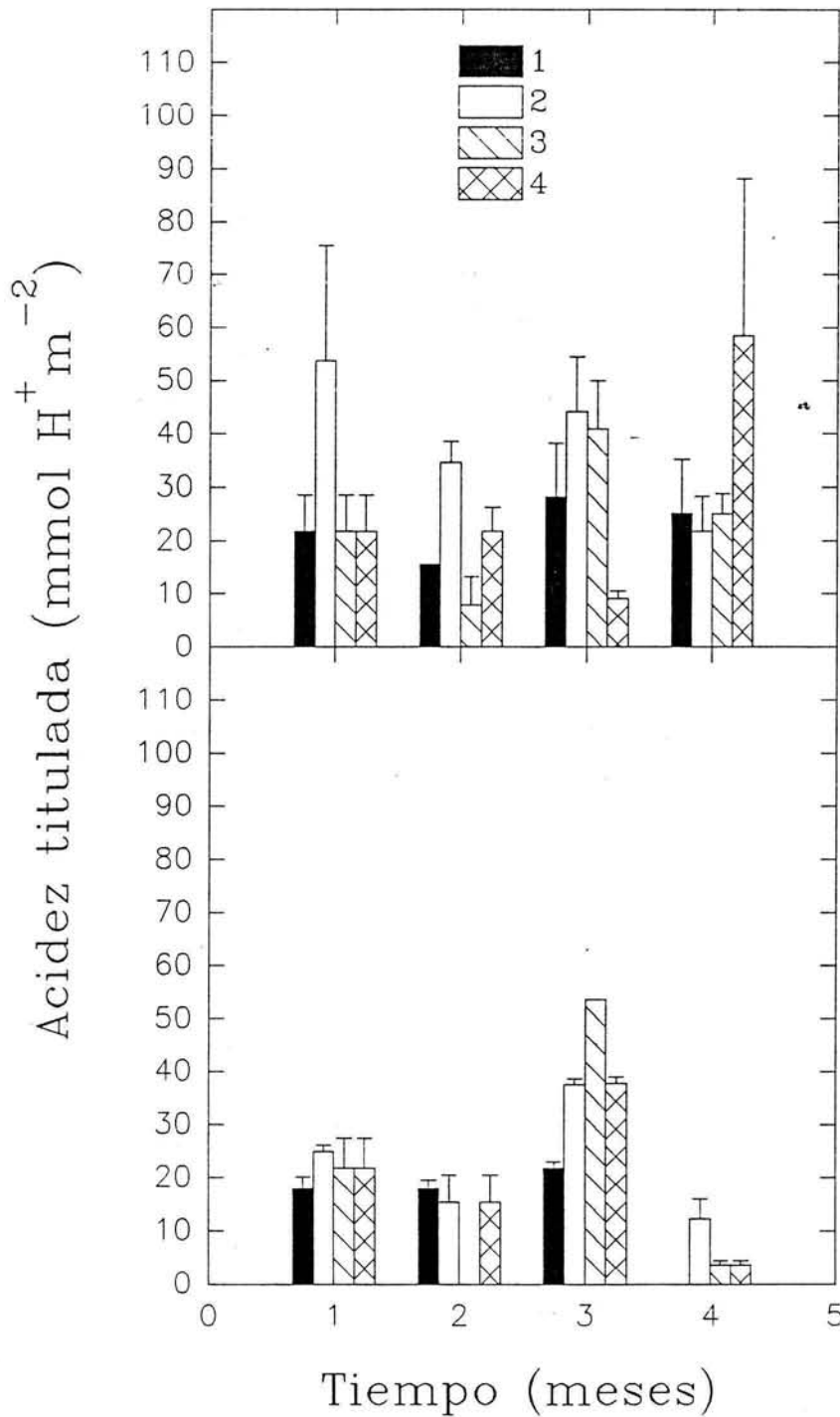


Figura 18: Acidez titulada (mmol H⁺ m⁻²) al atardecer de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*, en cada uno de los 4 meses de experimentación: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

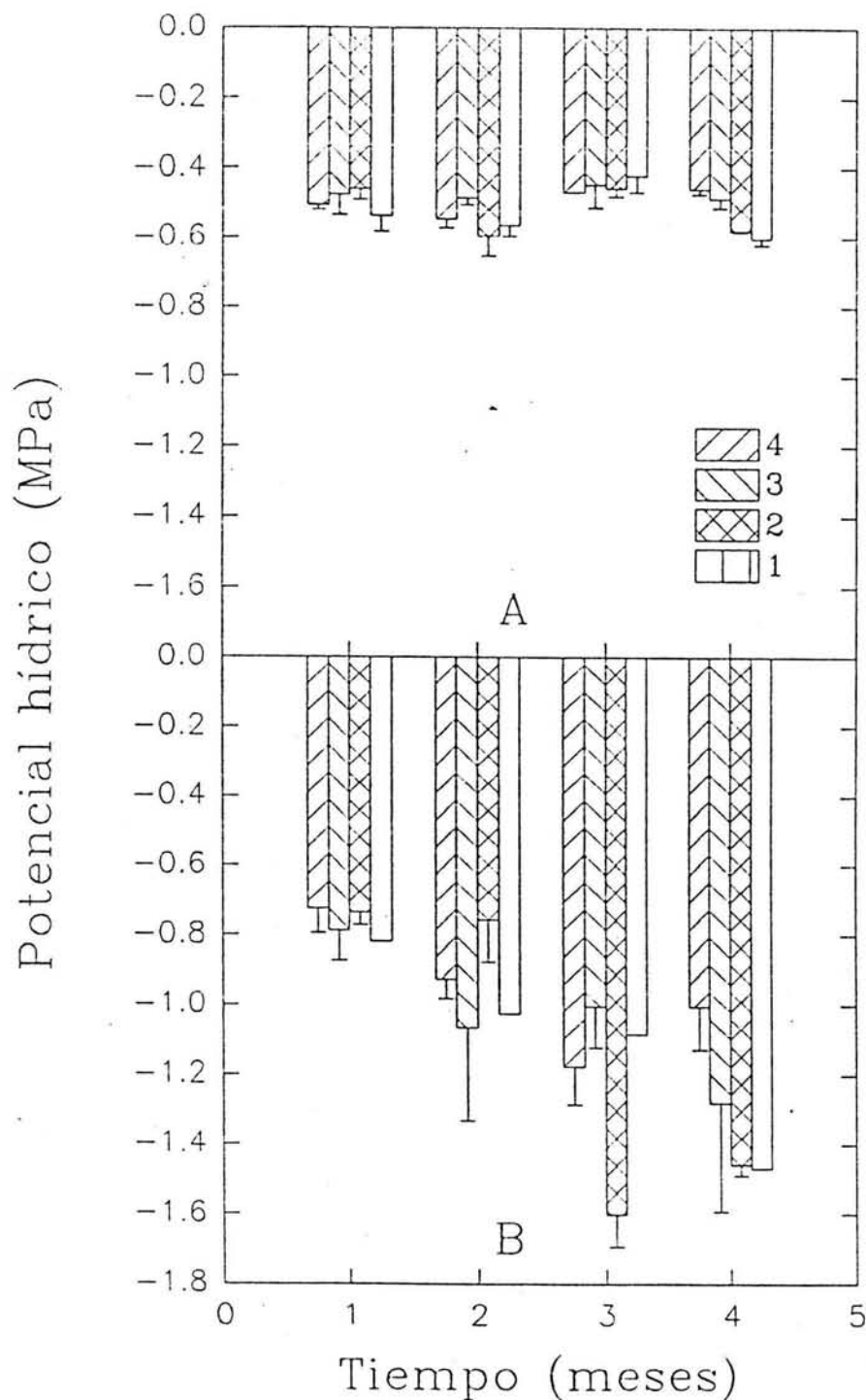


Figura 19: Potencial hídrico (MPa) antes del amanecer de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*, en cada uno de los 4 meses de experimentación: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4 baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

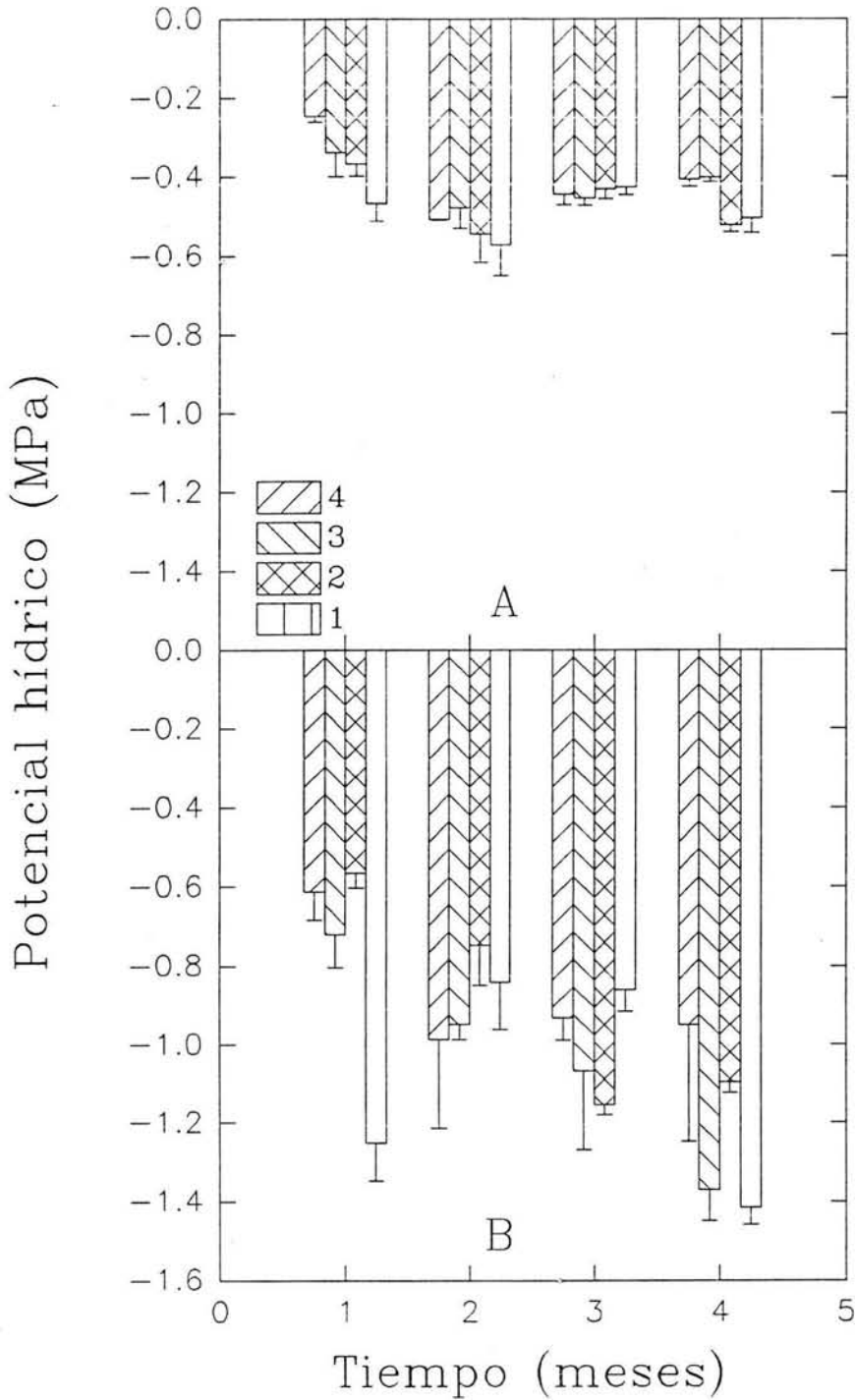


Figura 20: Potencial hídrico (MPa) al atardecer de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*, en cada uno de los 4 meses de experimentación: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4 baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

alejándose del 0 y aumentan conforme el tiempo y la falta de agua.

Al mismo tiempo se registraron en la presión osmótica diferencias significativas de acuerdo a la humedad (ver apéndice) independientemente del momento de la toma de datos antes del amanecer (figura 21) o al atardecer (figura 22) y a la intensidad luminosa, observándose los grupos (R) un comportamiento constante a lo largo de los meses de experimentación y muy por debajo de los rangos de sequía, los que a su vez se incrementan conforme al tiempo.

Los tratamientos de riego son los únicos que aumentan en talla, peso y área y al compararlos entre sí se observa que el grupo de intensidad luminosa media es quien recibe las condiciones más favorables para su crecimiento, por lo que en el segundo lote experimental de plántulas se trabajó con éste factor (intensidad luminosa media) y diferentes niveles de humedad al sustrato.

2da etapa

2.1 Variables fisiológicas

El CRA (figura 23) y succulencia (figura 24) a las 12 horas de riego, se observaron claras diferencias entre los tres tratamientos donde ligeramente (R) mostró un mayor valor de CRA y succulencia sobre los demás, sin embargo 24 horas después del riego- recuperación se registraron similares valores para los tratamientos de riego y sequía recuperación, mostrando éste

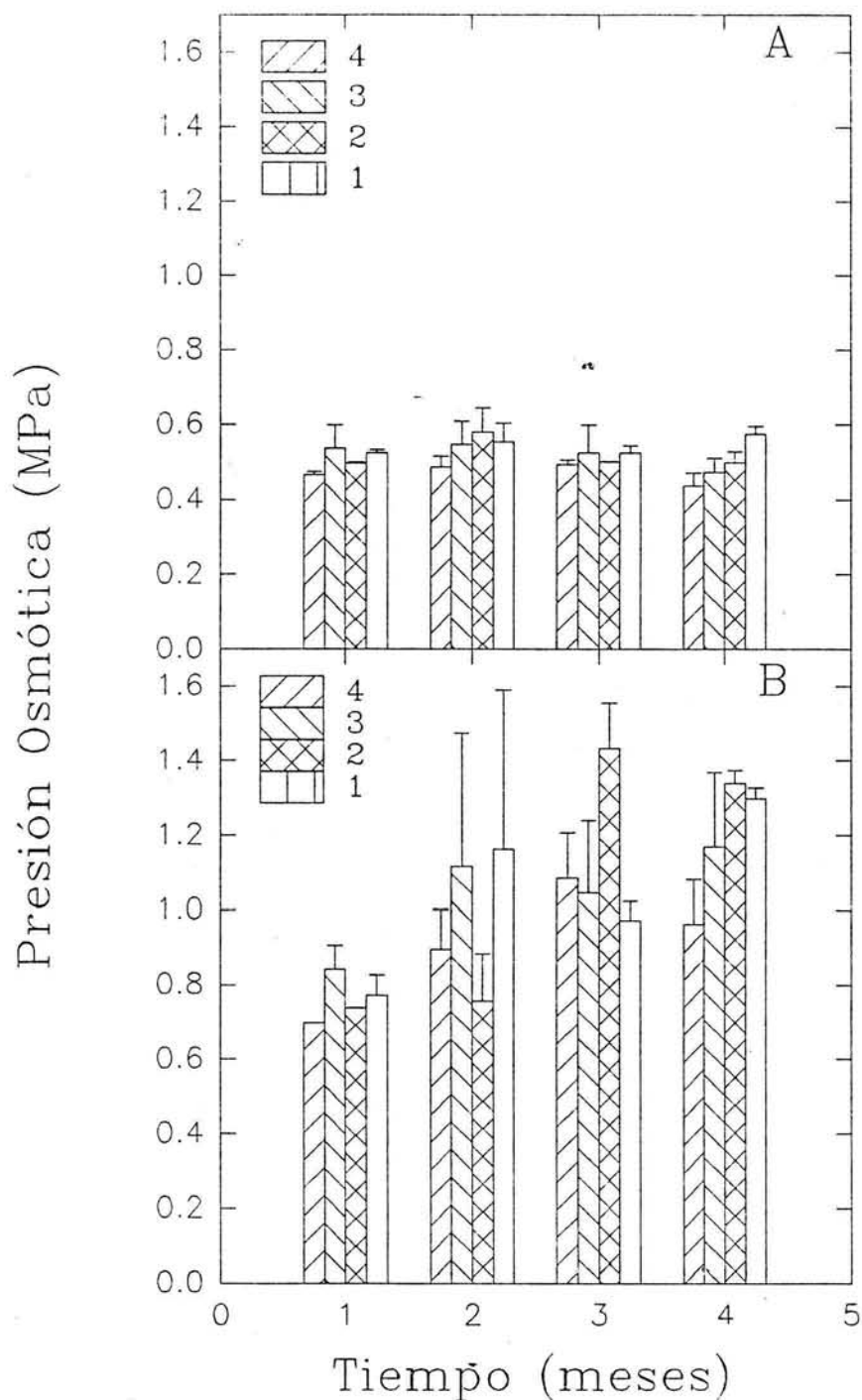


Figura 21: Presión osmótica (MPa) antes del amanecer de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*, en cada uno de los 4 meses de experimentación: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

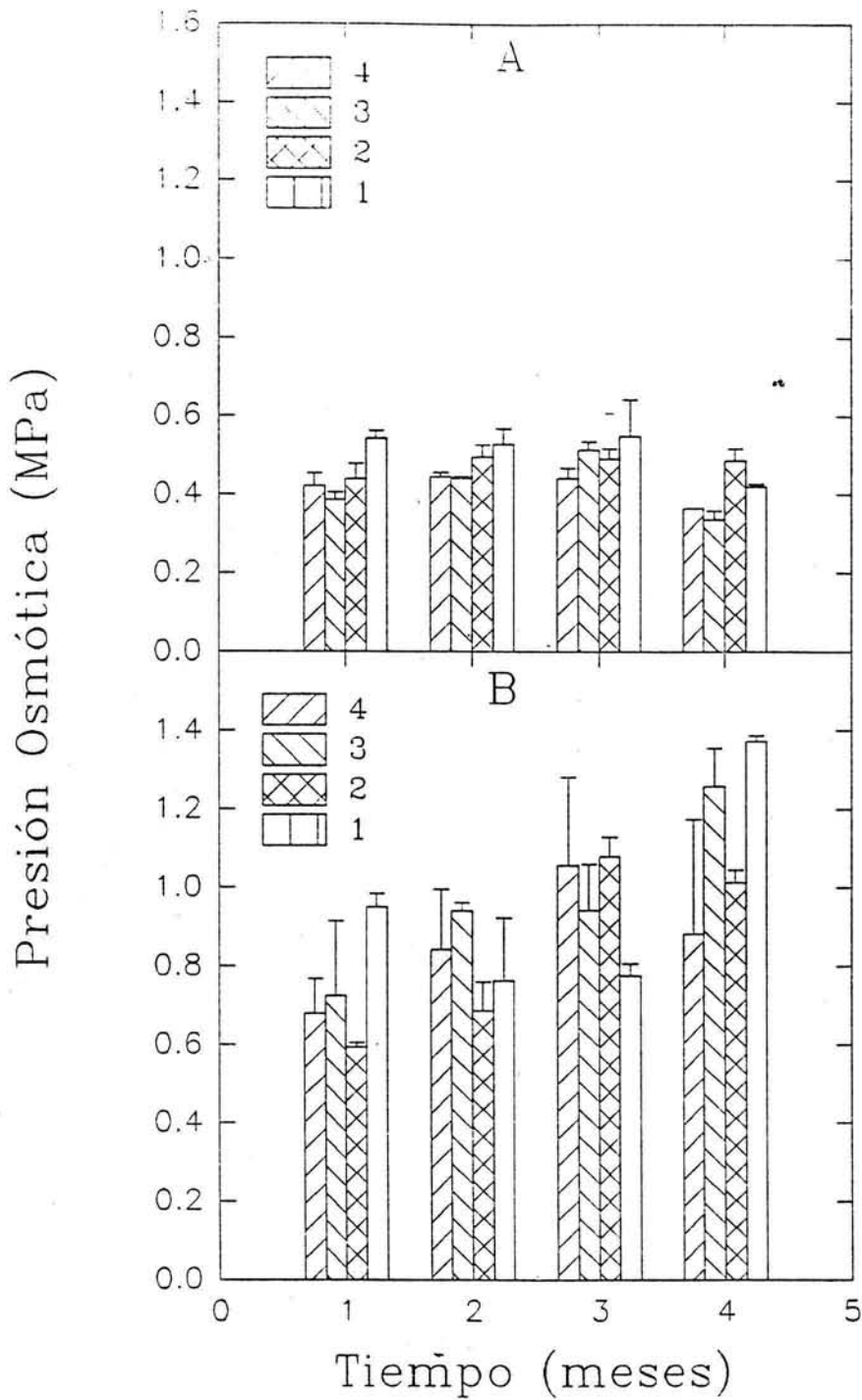


Figura 22: Presión osmótica (MPa) al atardecer de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*, en cada uno de los 4 meses de experimentación: A) Tratamientos de riego y B) Tratamientos de sequía, expuestos a diferentes intensidades luminosas: 1, alta; 2, media; 3, media baja; y 4, baja. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

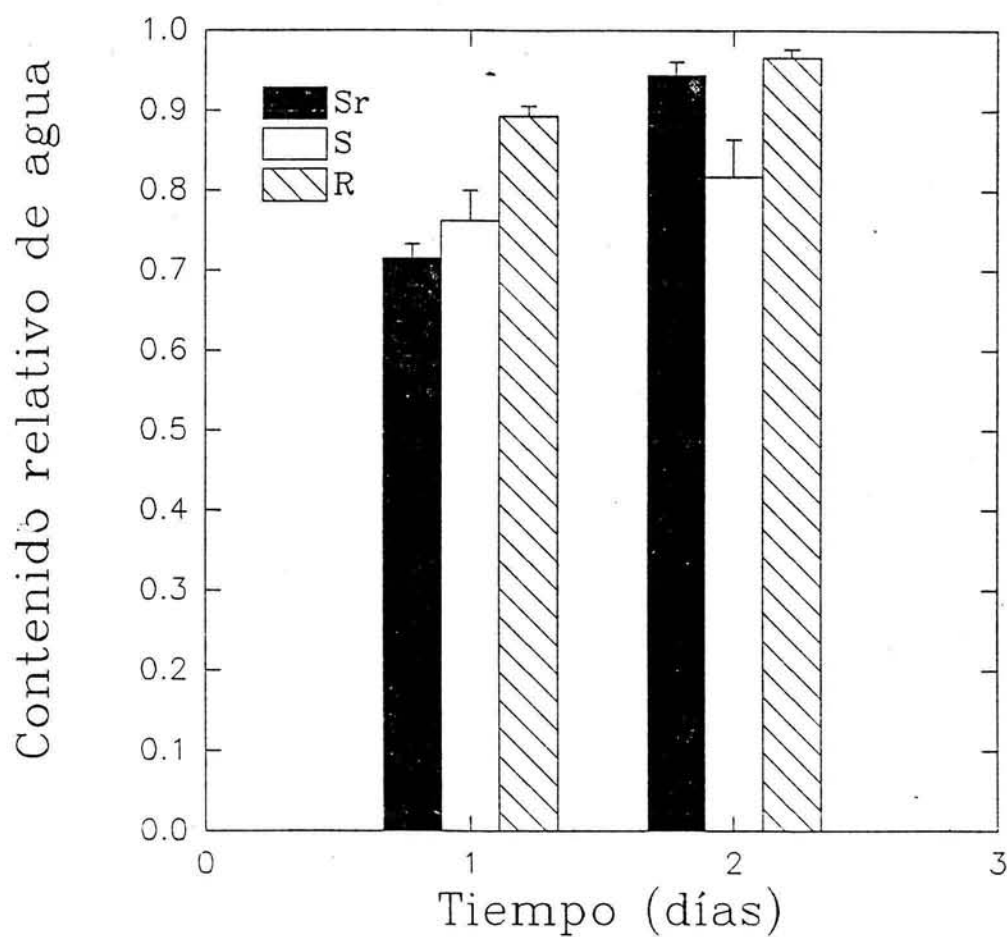


Figura 23: Contenido relativo de agua, de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*, en un segundo experimento al mes de iniciado cada tratamiento: S, sequía; Sr, sequía-riego de recuperación; y R, riego, expuestos a una intensidad luminosa media. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

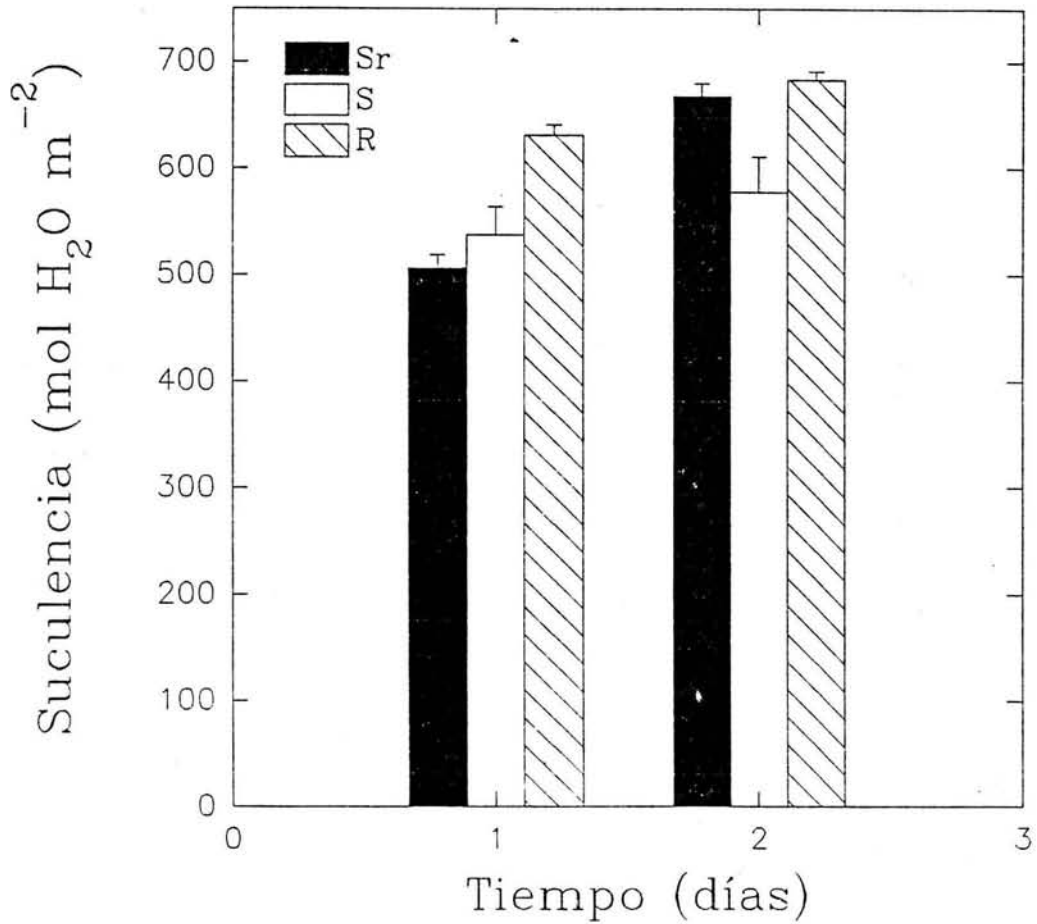


Figura 24: Suculencia (mol H₂O m⁻²), de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*, en un segundo experimento al mes de iniciado cada tratamiento: S, sequía; Sr, sequía-riego de recuperación; y R, riego, expuestos a una intensidad luminosa media. (Los datos son promedios ± errores estándares).

último en un solo día después de riego al sustrato, los valores típicos de un tratamiento con riego constante y logrando una rápida recuperación similar al grupo (R) y superior al grupo de (S).

En la acidez titulada (figura 25) a las 12 horas de toma de datos que corresponde al día de riego para los grupos (R) y (S) existe diferencia significativa (ver apéndice) entre los tratamientos antes del amanecer y al atardecer, observándose los valores más altos antes del amanecer (A), en donde a su vez existen diferencias significativas entre cada uno de los tres tratamientos. Por otra parte a las 24 horas del riego los mayores valores claramente se registraron antes del amanecer donde existe diferencias entre los tratamientos (Sr - S) y (R).

El potencial hídrico (figura 26) presentó los valores más negativos antes del amanecer en ambos tiempos de muestreo, con diferencias significativas (ver apéndice) entre cada uno de los tratamientos dados a las 12 horas del riego, y para el segundo caso después de 24 horas, las diferencias en esta ocasión son entre (S) y (Sr - R), es decir entre (Sr) y (R) no existe diferencia significativa de modo que (Sr) logrará mostrar niveles semejantes a un riego constante a diferencia de (S).

En cuanto a la presión osmótica (figura 27) al comparar los gráficos (A) con (B) se observa que antes del amanecer (B) presenta los rangos de presión osmótica más altos en ambos tiempos de datos sobre al atardecer (A), antes del amanecer para ambos tiempos de muestreo (S) sobresale al resto de los tratamientos mostrando diferencias significativas (ver apéndice)

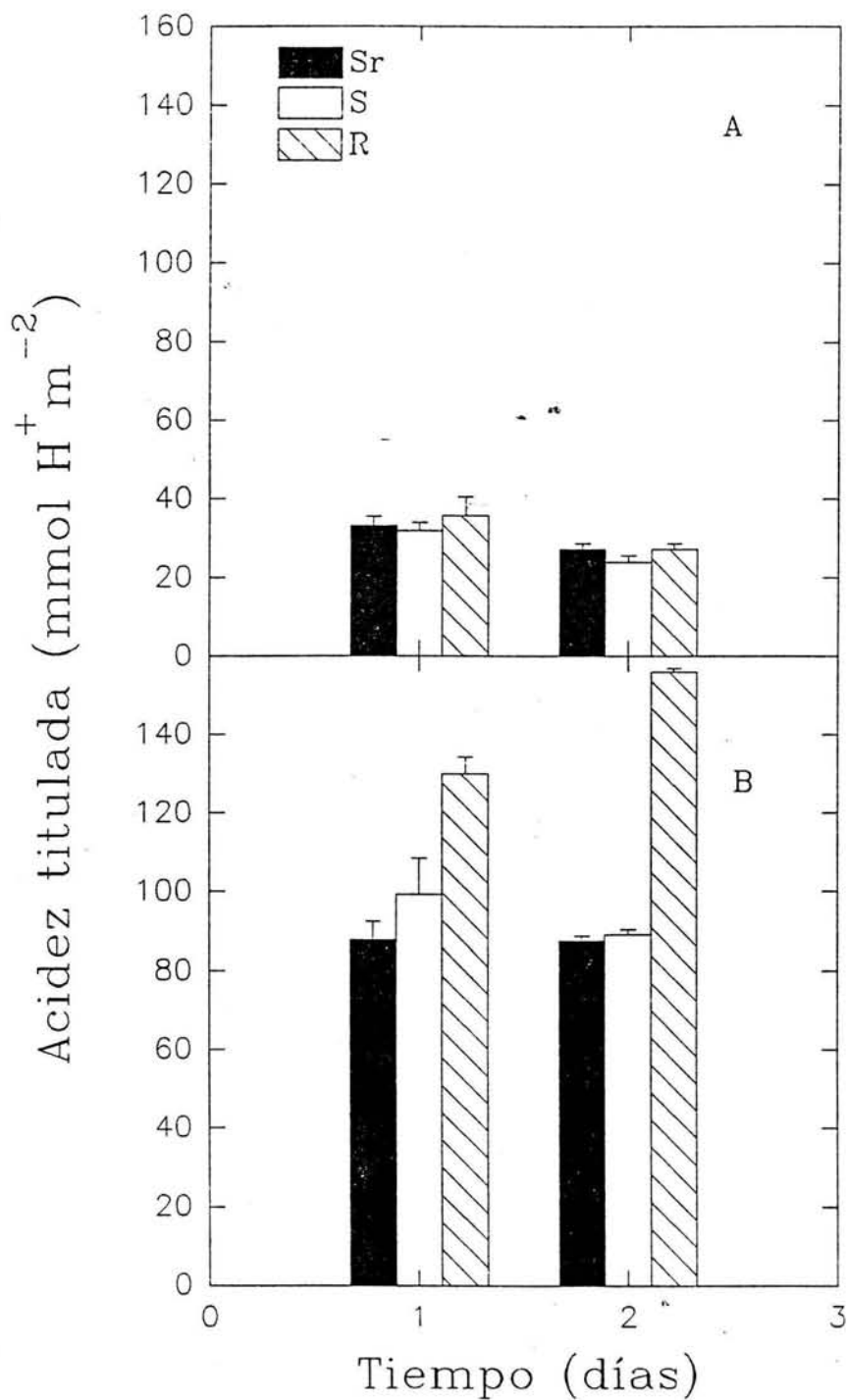


Figura 25: Acidez titulada (mmol H⁺ m⁻²) de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*: A) al amanecer y B) al atardecer, en un segundo experimento al mes de iniciado cada tratamiento: S, sequía; Sr, sequía-riego de recuperación; y R, riego, expuestos a una intensidad luminosa media. (Los datos son promedios ± errores estándares).

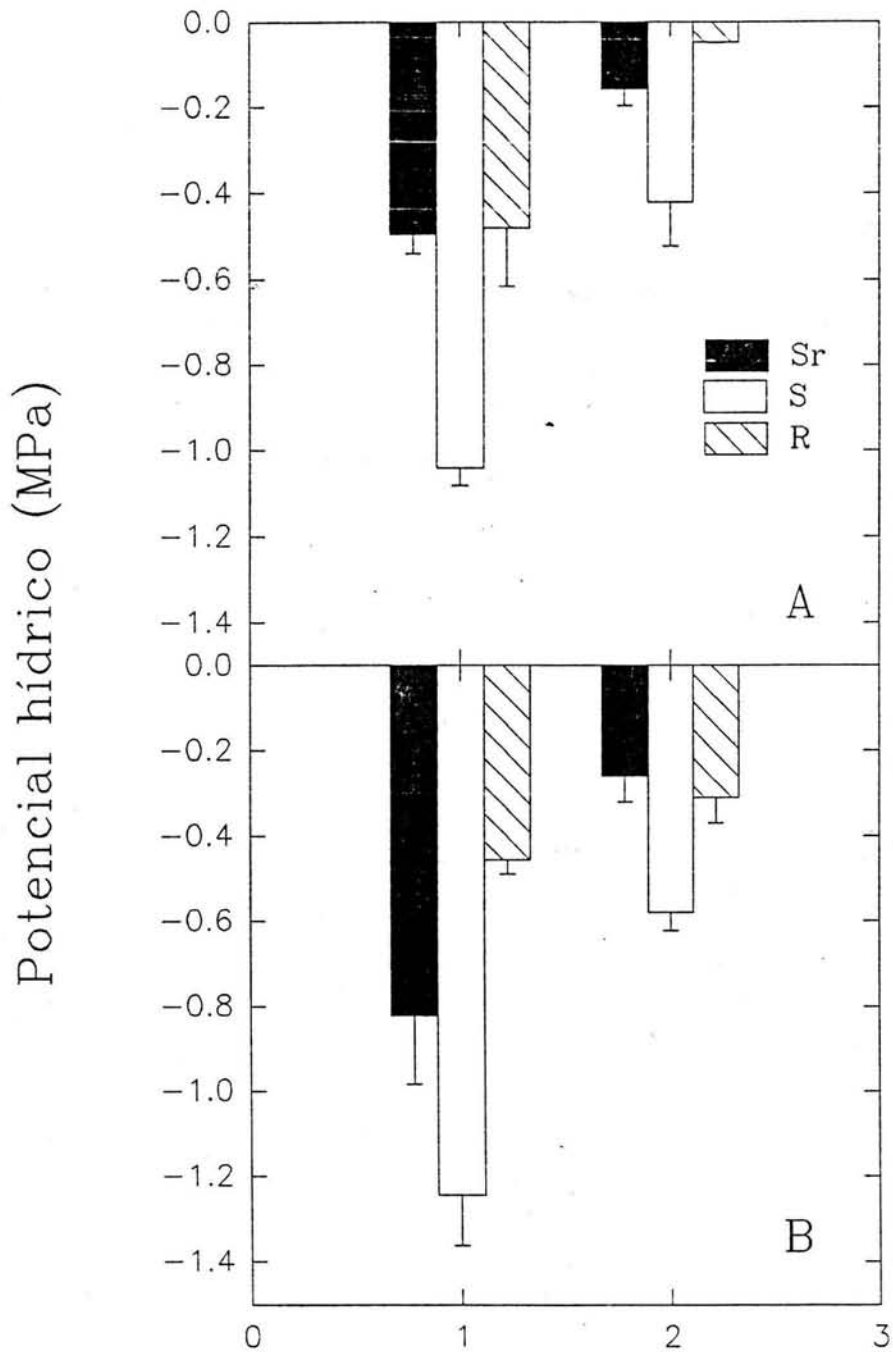


Figura 26: Potencial hídrico (MPa) de plántulas de *Epiphyllum phyllanthus*: A) al amanecer y B) al atardecer; en un segundo experimento al mes de iniciado cada tratamiento: S, sequía; Sr, sequía-riego de recuperación; y R, riego, expuestos a una intensidad luminosa media. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

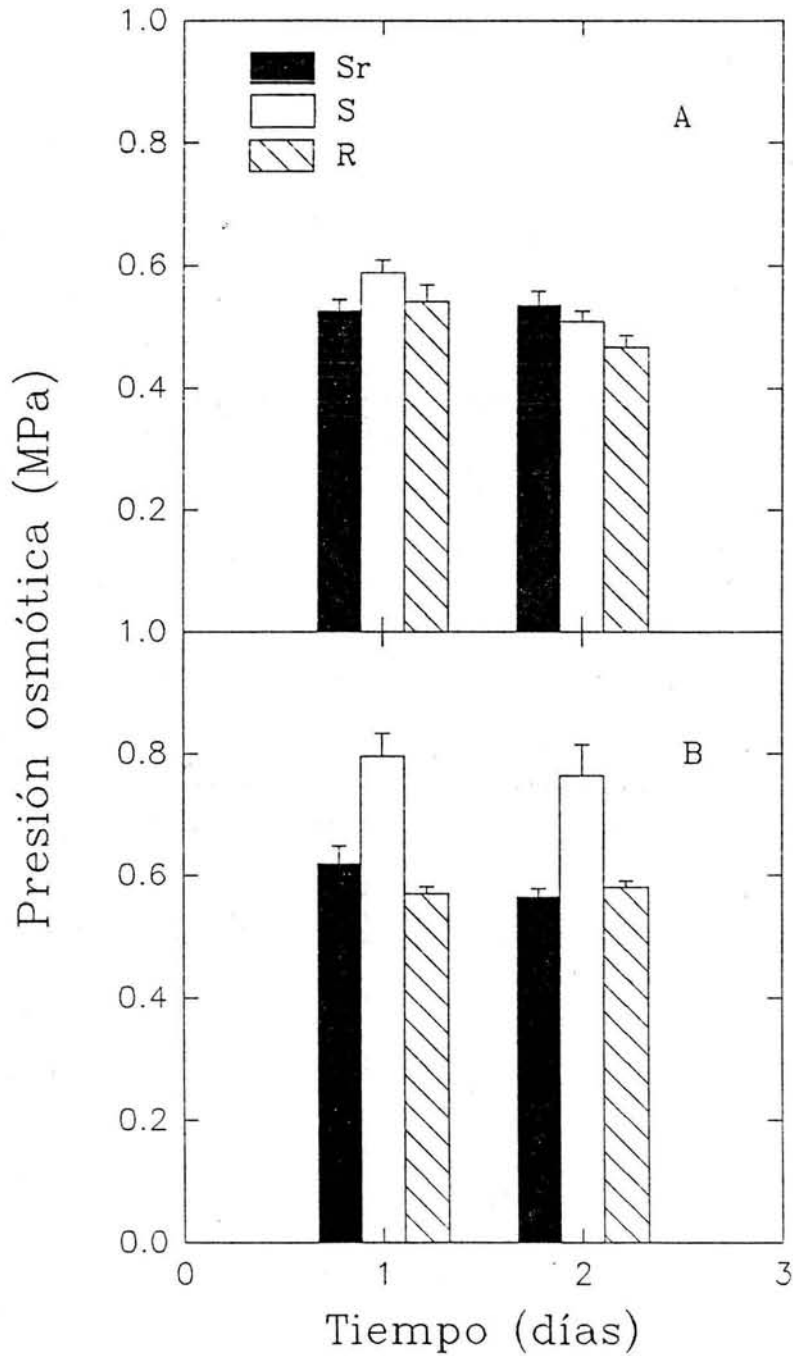


Figura 27: Presión osmótica (MPa) de plántulas de Epiphyllum phyllanthus: A) al amanecer y B) al atardecer, en un segundo experimento al mes de iniciado cada tratamiento: S, sequía; Sr sequía-riego de recuperación; y R, riego, expuestos a una intensidad luminosa media. (Los datos son promedios \pm errores estándares).

entre (R) y sequía recuperación (Sr) pero no entre estos últimos, al cabo de 24 horas después del riego por lo que nuevamente se observa que (Sr) logra un comportamiento en presión osmótica semejante al de un grupo con riego.

Finalmente al obtener la transpiración ($\text{mmol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) (figura 26) iniciando a las 12 horas después del riego recuperación para (Sr) durante un lapso de 64 horas, puede observarse que apartir de la tercera toma de datos a las 20 hora el grupo (Sr) presentó un comportamiento fisiológico similar al de riego constante después de haber sido sometidas a sequía por un mes en tanto que los insignificantes valores de transpiración del tratamiento (S) no pudieron registrarse.

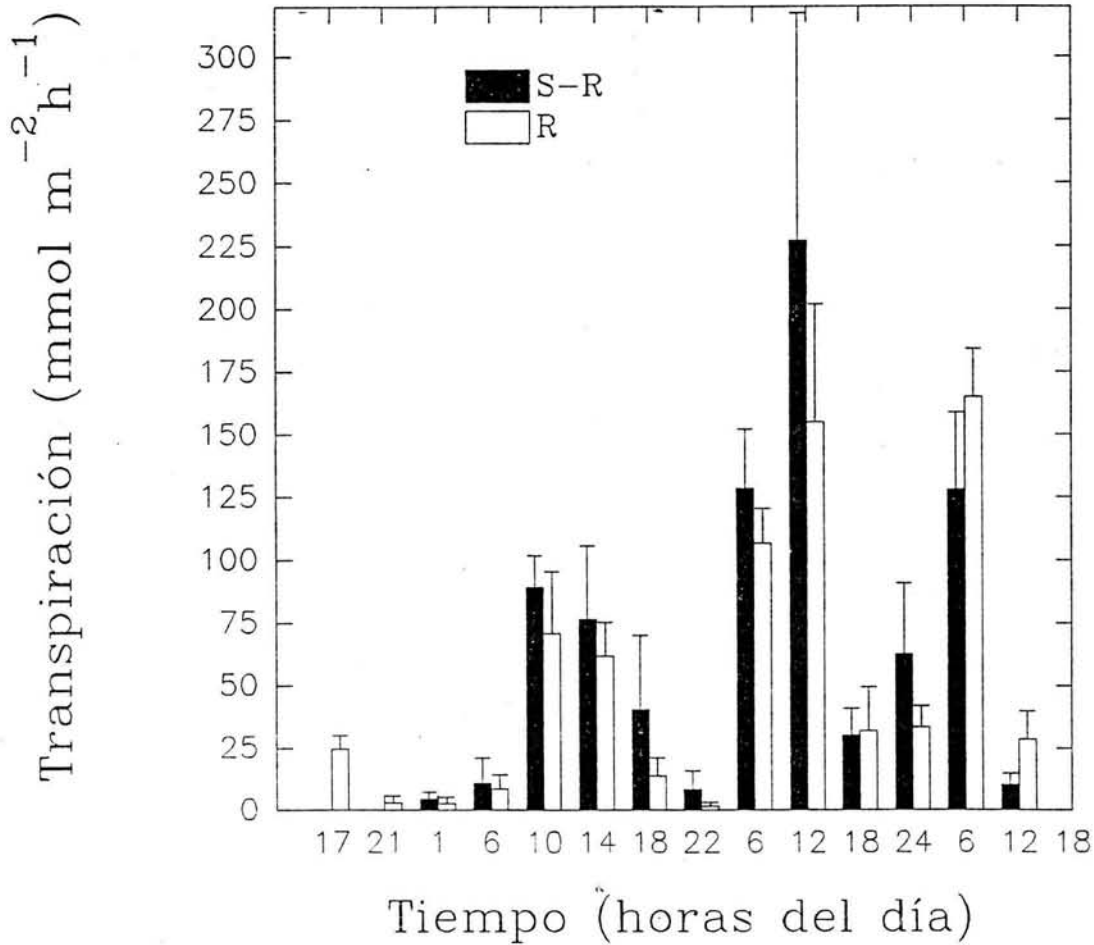


Figura 28: Transpiración ($\text{mmol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) de plántulas de Epiphyllum phyllanthus, en un segundo experimento al mes de iniciado cada tratamiento: S, sequía; Sr, sequía-riego de recuperación; y R, riego, expuestos a una intensidad luminosa media. (los datos son promedios \pm errores estándares).

iera etapa

1.1 Variables de crecimiento

Leerdanm (1990), argumenta que el crecimiento, desarrollo y distribución de la vegetación epífita en el dosel de un bosque depende de varios factores como son: el microclima, la disponibilidad de agua y nutrientes.

En base a los resultados obtenidos, puede generalizarse que los grupos (R) alcanzan las mayores tallas (figuras 10 y 11) en comparación con los grupos (S), mostrando notables incrementos en área (figura 12) y en volumen (figuras 13 y 14) y no tan notables por sobreposición de errores estándares en el peso seco (figuras de Biomasa total y tallo 6 y 9) aunque no obstante hubo lugar a un crecimiento mayor por los tratamientos de riego.

Hsiao (1973) justifica que la sequía en plantas tiene profundos efectos en el crecimiento, producción y calidad de la misma siendo el primer efecto de su estrés un decremento en sus rangos de crecimiento, en la elongación del tallo, la elongación de la hoja y en la apertura estomática debido a una pérdida de turgor (ver 1.2 variables fisiológicas, Cap VIII), logrando que la absorción de agua por la raíz y su ascenso por el xilema sea complejo.

Las raíces de los tratamientos (R) y (S) no presentan diferencias significativas entre sí (figura 7), pero los grupos S1 y S2 "los más secos" presentan los más altos rangos de razón

biomasa raíz-tallo (figura 6) al cabo del tiempo de experimentación por lo que continúan creciendo, sugerentemente utilizando la propia humedad ambiental (cuadro 1); y lo que bien pudiera entenderse como una capacidad de sobrevivencia al estrés hídrico con una alta resistencia a condiciones xéricas dada seguramente por la posesión de su cubierta exterior impermeable al agua pues aunque en cada raíz pudiera presentar un similar o menor peso seco (figura 7) a los tratamientos de riego, su talla trataba la mayor superficie del suelo para de alguna manera captar la mayor cantidad de agua posible.

Por otro lado Demolon (1975) discute que en presencia de pequeñas cantidades de agua disponible, la relación de la superficie de las raíces a la de las hojas se eleva, lo que ciertamente constituye un importante mecanismo en la lucha por la existencia de los vegetales xerófitos.

En 1948, Pittendrugh realizó un trabajo ecológico con plantas epífitas MAC de la familia Bromeliacea encontrando que estas necesitan altas intensidades de luz, y una suficiente humedad ambiental.

El incremento de luz como se menciona anteriormente (Winter, 1985. Cap III), provoca que la proporción y crecimiento de epífitas aumente, ya que favorecen la acumulación de carbohidratos en cloroplastos y citoplasma, entonces si la combinación entre los requerimientos de luz y humedad determinan el desarrollo de las epífitas, puede observarse que el factor luz con intensidad luminosa media ($3.74 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1} \text{ PPDF}$) - riego del

sustrato a capacidad de campo, correspondiente al grupo R2. es el tratamiento que registró un más óptimo crecimiento y desarrollo a comparación del resto de los grupos.

1.2 Variables fisiológicas.

Tomando como referencia las variables fisiológicas registradas por plántulas de Epiphyllum phyllanthus puede asegurarse que hablamos de un comportamiento típico de especies MAC.

El proceso de la transpiración se registra en la figura 15 favorecida en los tratamientos de riego al sustrato, puesto que se sabe MAC da una alta eficiencia del uso de agua siendo la fijación de CO_2 durante la noche cuando el déficit hídrico es menor (ver Metabolismo Acido de las Crassuláceas, Cap III). Mientras que para sequía como se observa en la misma figura, gráfica (B) el estrés de sequía impide el registro de transpiración puesto que cuando el agua disponible en el sustrato es reducida y las condiciones atmosféricas causan una continua pérdida del agua por transpiración y evaporación llevando el cierre estomático; la conductancia estomática (figura 16) a éste respecto se observa en cero, y al contrario en los grupos (R), mostrando una relación directa entre mayor succulencia para mayor fijación de CO_2 (ver Metabolismo Acido de las Crassuláceas, Cap III).

Los tratamientos de sequía muestran una biomasa muy inferior a la de cualquier grupo de riego, debido probablemente a que el déficit hídrico del sustrato anteriormente mencionado genera en

el aparato estomático de estas plantas una alta sensibilidad a la sequedad circundante provocando: una reducción significativa en la fijación nocturna de CO_2 la cual fue tan pequeña que a partir del segundo mes de tratamiento ya no pudo registrarse (figura 15), pero pudiendo sobrevivir debido a que el mecanismo MAC permite una recirculación interna de CO_2 en condiciones de sequía severa, evitando la fotoinhibición del aparato fotosintético cuando el cierre estomático total impide la absorción de CO_2 externo.

En cuanto a acidez titulada existe un marcado incremento antes del amanecer sobre el atardecer (figura 17a y b) independientemente hasta aquí de la humedad del sustrato o la intensidad luminosa la mayor concentración de ácidos en los tejidos fotosintéticos, se dá como consecuencia del incremento en el jugo vacuolar que correspondería a las fases I y II del patrón MAC (ver Metabolismo Acido de las Crassuláceas; Cap III), a éste respecto Benzing (1990) asegura que si bien es cierto que muchas plantas MAC viven en ambientes desérticos donde el día es cálido y frío en la noche se ha demostrado que MAC funciona bajo temperatura constante aunque es improbable que éste sea el factor de regulación final, sin embargo el autor asegura que el proceso es periódico y continua pasando por diversa fases aunque la planta se someta a luz continua, mostrando una acidificación y desacidificación (de B carboxilación y descarboxilación C3) continua.

La figura 17 muestra que R2 mostró la mayor concentración de

ácidos en la mayoría del tiempo de experimentación por lo que puede pronosticarse de alguna manera que la concentración de ácidos depende del factor humedad del sustrato (ver apéndice) donde se observan valores significativos de éste valor. Por otra parte apoyandose también la idea anterior los grupos (S) en la misma figura decrecientan su acidez al finalizar el período de sequía; a éste respecto Walter y Kreeb (1970) reportan especies MAC adultas que mantenidas sin irrigación por varios meses en condiciones naturales, reducen su acidificación nocturna a menos de la mitad del valor obtenido en ejemplares irrigados suficientemente.

En el potencial hídrico (figuras 19 y 20) se observó una diferencia significativa de acuerdo a la humedad (ver apéndice) disminuyendo el potencial hídrico para los tratamientos (S) conforme al tiempo y el aumento de estrés hídrico del sustrato independientemente del tiempo en que se tomaron las muestras.

Como anteriormente se mencionó el potencial de turgor (ver var. de crecimiento, Cap VIII) es el primer componente del potencial hídrico que es afectado por la presencia o ausencia de agua, de hecho se sabe que no se toleran bajos potenciales hídricos (ver Metabolismo Acido de las Crassuláceas, Cap III), dicho potencial de turgor es creado por moléculas de agua que bombardean la superficie, membranas y pared celular reteniendo el agua, manteniendo un turgor necesario para el crecimiento y si éste decrece el punto de marchitamiento permanente es visible (Hsiao ,1973), como se explicó anteriormente en las variables de

crecimiento para los grupos de sequía.

Hsiao en 1973 estableció que el estrés de agua conduce: 1. Reducción del potencial hídrico; 2. Decremento de la presión de turgor; y 3. Concentración de pequeñas moléculas y macromoléculas como decremento en el volumen celular y al mismo tiempo el potencial hídrico depende directamente también de la presión osmótica que en condiciones de sequía presentan 4. Una alteración de la relación espacial en el plasmalema, tonoplasto y organelos por cambio de volumen.

La presión osmótica registra en sus resultados una diferencia significativa (ver apéndice) a favor de la humedad independientemente de la intensidad luminosa, siendo los grupos de sequía nuevamente los de registros mayores que además se incrementan conforme al tiempo (figuras 21 y 22) que a consecuencia de una mayor pérdida de agua mantienen altas tensiones xilemáticas

Sinclair (1983^o), argumenta que de alguna manera el ajuste osmótico al incrementar la presión osmótica, da como resultado la acumulación neta de solutos en la célula y de manera simultánea que puede ayudar manteniendo positiva, (mayor a cero) la presión de turgencia a pesar del declive del potencial hídrico del suelo; por otra parte cambios en la elasticidad de la pared celular puede ser también responsable de mantener el turgor mediante la sequía como ya en éste mismo apartado anteriormente se justificó.

En la segunda parte experimental una vez establecidos los patrones ambientales de óptimo desarrollo para las plántulas de Epiphyllum phyllanthus, se obtuvo interesantes datos en base a el grupo (Gr). Apartir de las variables de contenido relativo de agua (figura 23) y succulencia (figura 24) puede observarse un comportamiento muy semejante al tratamiento de (R) a las 24 horasas de iniciado el riego de recuperación para el grupo (Sr), con lo que se deduce que la conductividad hidráulica de la raíz actúa rápidamente ante cambios ambientales recuperando los valores normales establecidos por grupos con riego constante. Winter (1985) asegura que durante prolongados períodos de sequía, el carbono conserva y ayuda a mantener activo el aparato fotosintético y ante una eficaz toma de agua disponible, se permite el crecimiento de la planta inmediatamente.

Los variables fisiológicas acidez titulada, potencial hídrico y presión osmótica obtenidas para los tres nuevos grupos de la segunda etapa experimental, confirman que las plántulas de Epiphyllum phyllanthus presentan un comportamiento típico MAC constitutiva. La acidez titulada que se incrementa antes del amanecer (figura 25), indica altas cantidades de ácido málico almacenadas en las vacuolas que sumadas a a su vez a altas concentraciones de solutos, incrementan la presión osmótica (figura 27) y de igual forma disminuyen la potencial hídrico (figura 26) como consecuencia también de la apertura estomática nocturna.

Para las 12 horas de riego recuperación, las diferencias en

la acidez titulada entre cada grupo son las esperadas, encontrando clara diferencia en los tratamientos de (S), y (Sr) contra (R) debidas, tanto al factor tiempo (ver apéndice) como a el tratamiento, sin embargo, el interés radica en que similar a las variables de crecimiento, a las 24 horas se esperaria una recuperación total recuperación del tratamiento (Sr), alcanzando los niveles de el grupo (R) con riego constante, dichos resultados se esperaban debido primero al comportamiento mostrado en CRA y succulencia y segundo a que estudios preliminares (aún no publicados) por la Dra. Gretchell Norton¹ sobre la respuesta de plantas adultas de la misma especie a similares tratamientos obtenían en dicho tiempo una recuperación total lo cual no fué así, pues las plántulas del tratamiento (Sr) presentan una succulencia y contenido relativo de agua semejante a un tratamiento con riego constante pero, existen aún diferencias significativas dependientes de la interacción tiempo-tratamiento (ver apéndice).

Para potencial hídrico (fiura 26) existen diferencias tanto para la primera como para la segunda toma de datos posteriores al riego de recuperación, dependiendo del tratamiento (ver apéndice) resultando a las 24 horas del riego recuperación un comportamiento semejante entre los grupos (Sr y R) es decir sin diferencia significativa (ver apéndice) por su parte la presión osmótica (figura 27) indica también un comportamiento similar

1. Lab. of Biomedical & Environmental Sciences. U.C.L.A. 900

Veteran.

Los Angeles California 90024.

entre los tratamientos (Sr y R) a las 24 horas del riego recuperación por lo que puede suponerse que los estomas permanecen parcialmente cerrados aunque existe una rápida obtención y conductividad del agua por la raíz. Demolon (1975) asegura que es posible una rápida captación y conducción de agua por raíces xéricas, incrementando su tamaño o hasta la división celular y por consiguiente en la masa y forma de la planta en muy poco tiempo capacidad que con lleva a la succulencia.

En el siguiente y último grupo experimental el tratamiento (S) muestra claramente una recuperación en los rangos de transpiración (figura 28) establecidos con riego suficiente a las 20 horas después del riego de recuperación. Este rápido alcance de los rangos indicados para un riego constante, después de un mes de sequía indica que la raíz de las plántulas presentan una eficiente conductividad de el agua a los tejidos superiores, el riego de recuperación recupera aunque no en un 100% la presión de turgor y aún no siendo suficiente el tiempo de tratamiento sin embargo, reestablecerá la tonacidad celular, manteniendo la apertura estomática, la fijación de CO_2 y la acidificación nocturna en condiciones normales de un especie MAC constitutiva.

Por otra parte como ya se ha aclarado aunque la transpiración presenta relación directa con la temperatura sin ser el factor definitivo de su regulación, para esta segunda etapa experimental se aseguró que los diferentes tratamientos que la temperatura recibida es similar para todos los grupos (figura de temperatura, Cap. VI).

Finalmente se establece que las plántulas de Epiphyllum phyllanthus presentan una plasticidad ante condiciones temporales de estrés hídrico extremo, lo suficientemente como para soportar los 5 meses de la época de sequía en la Isla de Barro Colorado (ver Cap.IV) y al cabo de éste tiempo reestablecer su típico comportamiento MAC ante la suficiente humedad circundante.

CONCLUSIONES

- . Las plántulas de la especie Epiphyllum phyllanthus presentan un Metabolismo Acido de las Crasuláceas, como una estrategia fotosintética en hábitats relativamente xéricos en las copas de los árboles.
- . La interacción de los factores luz y humedad determinan el comportamiento ecofisiológico de ésta especie, de modo tal que la intensidad luminosa media ($3.74 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPDF) y suministro de agua al sustrato a capacidad de campo marcan las condiciones mas ? óptimas para el crecimiento y desarrollo de las plántulas.
- . Las variables de crecimiento (talla, peso, área y masa) dependen directamente de la irrigación de los tejidos de la planta registrando dos caminos bien el incremento de la talla al tiempo que el peso seco decrece, ó el aumento de peso por células irrigadas sin sufrir ningún otro cambio.
- . Las plántulas de la especie en estudio son capaces de sobrevivir por largos periodos de sequía (4 meses), presentando una razón del crecimiento radicular superior a tallo ante exposiciones de luz alta ($8.44 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y media ($3.74 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).
- . Las plántulas de E. phyllanthus sometidas a una corta sequía (4 semanas) y una intensidad luminosa media, una vez regadas son capaces de presentar en 24 horas, rangos de succulencia, CRA potencial hídrico y presión osmótica muy semejantes a plántulas con riego constante, demostrando una eficaz absorción y conductividad de el agua por la raíz, la que responde rapidamente

a cambios ambientales.

78

. Dichas plántulas al cabo de 24 horas de riego aunque no recuperan totalmente una concentración de ácidos, presentan un restableciendo parcial de la apertura estomática y transpiración en 20 horas.

.Las plántulas de E.phyllanthus son consideradas como MAC constitutivas con gran plasticidad ante temporadas alternantes de estrés hídrico del sustrato.

X. APENDICE

1era etapa

ANALISIS DE VARIANZA

	Acidez	Titulada	1er mes
FACTOR	F	DF	P<
Luz	0.536	3	0.485
Humedad	0.444	1	0.001
Humedad*luz	9.885	3	0.500
			2do mes
FACTOR	F	DF	P<
Luz	1.179	3	0.377
Humedad	15.244	1	0.001
Humedad*luz	0.220	3	0.880
			3er mes
FACTOR	F	DF	P<
Luz	0.791	3	0.400
Humedad	50.340	1	0.001
Humedad*luz	0.125	3	0.941
			4to mes
FACTOR	F	DF	P<
Luz	0.312	3	0.816
Humedad	83.420	1	0.001
Humedad*luz	0.512	3	0.680

ANALISIS DE VARIANZA

	Presión	Osmótica	1er mes
FACTOR	F	DF	P<
Luz	4.632	3	0.016
Humedad	70.844	1	0.001
Humedad*luz	1.073	3	0.388
			2do mes
FACTOR	F	DF	P<
Luz	1.433	3	0.291
Humedad	51.431	1	0.001
Humedad*luz	0.015	3	0.997
			3er mes
FACTOR	F	DF	P<
Luz	1.348	3	0.314
Humedad	77.563	1	0.001
Humedad*luz	0.127	3	0.948
			4to mes
FACTOR	F	DF	P<
Luz	3.621	3	0.053
Humedad	163.230	1	0.001
Humedad*luz	0.048	3	0.985

ANALISIS DE VARIANZA

	Potencial	Hídrico	1er mes
FACTOR	F	DF	P<
Luz	2.598	3	0.110
Humedad	24.508	1	0.001
Humedad*luz	0.125	3	0.941
			2do mes
FACTOR	F	DF	P<
Luz	0.886	3	0.490
Humedad	67.336	1	0.001
Humedad*luz	0.177	3	0.908
			3er mes
FACTOR	F	DF	P<
Luz	1.961	3	0.184
Humedad	101.944	1	0.001
Humedad*luz	0.069	3	0.974
			4to mes
FACTOR	F	DF	P<
Luz	4.525	3	0.30
Humedad	171.780	1	0.001
Humedad*luz	0.052	3	0.982

2da etapa

ANALISIS DE VARIANZA

	Presión	Hídrica	Antes del amanecer
FACTOR	DF	F	P<
Tiempo	1	21.368	0
Tratamiento	2	13.259	0
Tiempo*tratamiento	2	4.862	0.017
			Al atardecer
FACTOR	DF	F	P<
Tiempo	1	28.766	0
Tratamiento	2	7.482	0.004
Tiempo*tratamiento	2	7.132	0.005

ANALISIS DE VARIANZA

	Acidez	Titulada	Antes del amanecer
FACTOR	DF	F	P<
Tiempo	1	299.430	0
Tratamiento	2	10.454	0.001
Tiempo*tratamiento	2	7.781	0.002
			Al atardecer
FACTOR	DF	F	P<
Tiempo	1	138.099	0
Tratamiento	2	11.835	0.001
Tiempo*tratamiento	2	10.904	0.001

ANALISIS DE VARIANZA

	Presión	Geométrica	Antes del amanecer
FACTOR	DF	F	P
Tiempo	1	0.091	0
Tratamiento	2	0.111	0
Tiempo*tratamiento	2	0.041	0.017
			Al atardecer
FACTOR	DF	F	P
Tiempo	1	0.107	0
Tratamiento	2	0.028	0.004
Tiempo*tratamiento	2	0.026	0.005

- Sidwell, R.G.S. 1990. Fisiología Vegetal. 1a reimpression. AGT Editor. Mexico. 396-400.
- Benzing, D.H. 1990. Vascular epiphytes. General Biology and related topics. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Croat, T. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford Univ. Press, Stanford. England
- Demolon, A. 1975. Crecimiento de vegetales cultivados. 4ta edición. Edición Revolucionaria Instituto Cubano del Libro La Habana, Cuba. 27-128.
- Dietrich, W.E. 1978. Sediment Budget for a Small Catchment in Mountainous Terrain. Zeitschrift fur Geomorph Suppl. Bld. 29:191-206.
- Erwin, T.L. 1983. Beetles and others insects of tropical forest canopies at Manaus, Brazil, sampled by insecticidal fogging. P.73 in Tropical rain forest: ecology and management, eds. S.L. Sutton, T.C. Whitmore, and A.C. Chadwich. Oxford: British Ecological Society.
- Gentry, H. y Dodson, C.H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. Ann. Mo. Bot. Gdns. 74:205-233.
- Gentry, H. 1990. Four neotropical Rainforests. Yale University Press, Yale. USA
- Gibson, A.C. y Nobel, P.S. 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press, Cambridge. England
- Goldstein, G. Andrade, J.L y Nobel, P.S. 1991. Differences in

- Water Relations Parameters for the Chlorenchyma and the Parenchyma of Opuntia ficus-indica under Wet versus Dry Conditions. Aust. J. Plant Physiol. 18. 95-107.
- Griffiths, H. 1988. Crassulacean Acid Metabolism: a Re-appraisal of Physiological Plasticity in form and Function. Advances in Botanical Research 15:43-92.
- Hubell, S.P. y Foster, R. 1983. Diversity of canopy trees in a Neotropical forest and implications for conservations. In S. Sutton, T. Whitmore, and A. Chadwick (eds), Tropical Rain Forest. Ecology and Management. Blackwell, Oxford, pp 25-41.
- Jacobs, E. 1988. Bosque Húmedo Tropical. Barcelona. España. 20-35
- Johansson, D.R. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. acta Phytogeogr. Suecica 59:1-136.
- Leerdam, A. Van, Zagt, R.J, y Veneklaas, E.J. 1990. The distribution of epiphyte growth-form in the canopy of Colombian cloud-forest. Kluwer Academic Publishers. Printed in Belgium. Vegetario 87: 59-71.
- Leigh, E.G. D.S. Rand, y D.M Windsor (eds). 1990. Ecología de un Bosque Tropical. Smithsonian Institute. Washington, D.C.
- Lüttge, U. 1989. Vascular epiphytes: setting the scene. In: Ecological studies 76. Vascular Plants as Epiphytes. Springer-Verlag, Berlin.
- Mabberley, H. 1983. Aspectos ecológicos de un Bosque tropical. Oxford. 45-63.
- Medina, E. y C. B. Osmond (1981). Temperature dependence of dark CO₂ fixation and acid accumulation in Kalanchoe daigremontiana. Aust. J. Plant Physiol. 8:641-649.

- Medina, E. 1987. Aspectos ecofisiológicos de plantas CAM en los tropicos. *Rev. Biol. Trop.*, 35 (supl.1): 55-70.
- Medina, E. Olivares, E. Díaz, M. y Van der Merwe, N. 1989. Metabolismo Acido de Crassuláceas en Bosques Húmedos Tropicales. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 27:59-67.
- Nadkarni, N.M. 1986. The nutritional effects of epiphytes on host trees with special reference to alteration of precipitation chemistry. *Selbyana*, 9:44-51.
- Nobel, P.S. 1976. Water Relations and Photosynthesis of Desert CAM Plant, *Agave deserti*. *Plant Physiol.* 58, 576-582.
- Nobel, P.S y Hartsock, T. 1990. Diel patterns of CO₂ exchange for epiphytic cacti differing in succulence. *Physiologia Plantarum*, 78:628-634.
- Osmond, C.B. (1978): Crassulacean acid metabolism (CAM), a curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology* 29:379-414.
- Pittendrigh, C.S 1948. The Bromeliad- Anopheles-malaria complex in Trinidad. I. The bromeliand flora. *Evolution*, 2:58-89.
- Richards, P.W. 1957. *Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge. 10-53.
- Sinclair^a, R. 1983. Water relations of tropical epiphytes. I. Relationships between stomatal resistance, relative water content and the components of water potential. *Journal of Experimental Botany*, 34:149:1652-1663.
- Sinclair^b, R. 1983. Water Relations of Tropical Epiphytes. II. Performance during droughting. *Journal of experimental*

Botany, 34:149:1664-1675.

Walter, H. y Kreeb, K. 1970. Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre oeko-physiologische Bedeutung. Protoplasmatologia, IIC6: Springer Verlag. Viena.

Windsor, D.M. 1975. Environmental Monitoring and Baseline Data. Smithsonian Institution Environmental Sciences Program Tropical Studies, Smithsonian Institution, Washington, D.C.

Winter, K, Wallace, B.J, Stocker, G.C, y Roksandic, Z. 1983. Crassulacean acid metabolism in australian vascular epiphytes and some related species. Oecologia. 57:129-141.

Winter, K. 1985. Crassulacean Acid Metabolism. Photosynthetic Mechanisms and Environment. In A. Barbour & N.R. Baker (eds). Elsevier Science pub. B. V. Amsterdam. 329-387.