

Aclimatación morfológica a la luz en seis especies arbóreas de los bosques montanos de Costa Rica

Marlen Camacho¹ y Pierre Bellefleur²

¹ Proyecto Silvicultura de Bosques Naturales, CATIE, Turrialba, Costa Rica.

² Faculté de Foresterie, Université Laval, Québec, Canada, G1K 7P4.

(Rec. 11-XI-1994. Rev. 21-III-1995. Ac. 3-IX-1995)

Abstract: The acclimatization to two light regimes of the leaves of six species of trees from Costa Rican montane forest was investigated. Seedlings and saplings of the selected species were chosen from prior to the expansion of the foliar lamina to complete development. Groups of specimens previously growing on light were subjected to shade, whilst plants previously shaded were exposed to light. Other did not undergo a change of light regime and were used as "light controls" and "shade controls". The morphological characteristics evaluated were: foliar area, lamina thickness, stomatal density, specific density, specific leaf weight and specific leaf water content. The observed responses suggest that *Quercus copeyensis* and *Drimys winteri* have a greater responses potential for acclimatization to shade whilst *Schefflera rodriguesiana* acclimatizes better to brighter conditions. *Vaccinium consanguineum*, *Weinmannia pinnata* and *Quercus costaricensis* have the ability to acclimatize to both regimes.

Key words: acclimatization, *Drimys*, leaf morphology, montane tropical forest, *Quercus*, *Schefflera*, sun/shade leaves, *Vaccinium*, *Weinmannia*.

El ambiente lumínico tiene un efecto profundo sobre las plantas y en especial sobre la estructura y el funcionamiento de las hojas. Su influencia puede ser observada a nivel morfológico, anatómico o fisiológico, sea sobre las hojas que crecen en diferentes posiciones de la copa de un mismo individuo, o entre ecotipos de una misma especie que crecen en ambientes diferentes (Boardman 1977). Estas características distintivas han sido utilizadas como un criterio más para clasificar las especies forestales en grupos ecológicos de tolerancia a la sombra o en grupos de sucesión. Para ello se han utilizado tres enfoques: el examen de hojas desarrolladas bajo un sólo ambiente de luz, el estudio del dimorfismo presentado entre hojas desarrolladas en ambientes opuestos de luz (plasticidad) y las respuestas inmediatas de hojas sometidas a diferentes ambientes lumínicos durante su desarrollo (aclimatación). Los estudios realizados muestran divergencias sobre cuál grupo

ecológico o sucesional manifiesta la mayor plasticidad o la mejor aclimatación hacia determinadas condiciones de luminosidad. Algunos autores (Bazzaz y Carlson 1982, Fetcher *et al.* 1983, Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1991) han encontrado que las especies de ambientes imprevisibles, las pioneras o intolerantes a la sombra son más plásticas y aclimatables a diferentes condiciones de luz; otros (Wallace y Dunn 1980, Goulet y Bellefleur 1986, Percy 1987) opinan que son las especies de los estados más avanzados de la sucesión las que poseen estas características. Por otra parte, los trabajos de Loach (1970), McClendon y McMillen (1982), Fetcher *et al.* (1987), Walter y Field (1987) y Popma y Bongers (1988b), no permiten establecer una relación entre el potencial de aclimatación y los diferentes grupos ecológicos de especies.

En este trabajo, se analizaron las diferencias morfológicas entre grupos de hojas de plantas

CUADRO 1

Algunas características de las especies estudiadas

Especie	Familia	Hm	Dg	N/ha	Estrato	Temperamento
<i>Schefflera rodrigueziana</i> Frodin	ARALIACEAS	26	32	5	Em	luz
<i>Quercus copeyensis</i> C.H. Muller	FAGACEAS	54	44	212	Ei-Em-Es	semiluz
<i>Quercus costaricensis</i> Liebm.	FAGACEAS	44	48	53	Ei-Em-Es	semiluz
<i>Weinmannia pinnata</i> L.	CUNONIACEAS	34	27	27	Ei-Em-Es	semisombra
<i>Drimys winteri</i> L.	WINTERACEAS	28	25	9	Em-Es	semisombra
<i>Vaccinium consanguineum</i> Klotzch	ERICACEAS	17	20	18	Ei	sombra

Fuente: Blaser (1987). Hm: altura máxima (m), Dg: diámetro medio (cm), N/ha: densidad. Estrato: Ei= estrato inferior, Em= estrato medio, Es= estrato superior. Temperamento: requerimiento en cuanto al ambiente lumínico.

pertenecientes a seis especies arbóreas de los bosques montanos de Costa Rica, expuestas a una condición lumínica diferente a su ambiente original durante dos meses. Se trató de evaluar si estas plantas son capaces de responder rápidamente a un ambiente lumínico diferente y si sus respuestas permiten ubicar las especies estudiadas en una escala de tolerancia a la sombra.

Las variables foliares evaluadas están relacionadas con la fisiología de la hoja: el área foliar, el espesor de la hoja y la densidad de estomas se asocian al intercambio gaseoso y a la transferencia de calor; el peso específico está ligado a la capacidad fotosintética; la densidad específica y el contenido específico de agua se relacionan con los tres factores mencionados y con el transporte hídrico (Fetcher *et al.* 1987, Bongers y Popma 1990).

MATERIAL Y METODOS

El estudio fue conducido en un área situada en la sección noroccidental de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica, entre las coordenadas geográficas 9°34' latitud norte y 83°41' longitud oeste, a una altitud entre 2 700 y 2 800 msnm.

La precipitación en la zona alcanza 2 013 mm anuales en promedio. Los meses más lluviosos son setiembre y octubre y los más secos febrero y marzo. La temperatura promedio anual es de 11.3° C. Enero es el mes más frío, con temperaturas diarias mínimas bajo 0° C y máximas sobre 20° C, y abril el mes más cálido con temperaturas mínimas de 8° C y máximas de 16° C. Según la clasificación de Holdridge, el área pertenece a la zona de vida bosque pluvial montano. Los suelos son profundos, con baja pedregosidad, de muy baja fertilidad natu-

ral, fuertemente ácidos, pobres en bases y de textura franco-arcillosa. La topografía varía de levemente ondulada a fuertemente ondulada hasta escarpada, con exposición norte a noreste (Blaser 1987).

Con base en la distribución diamétrica de las especies ($dap \geq 5$ cm) y bajo condiciones de bosque primario no alterado (siguiendo la metodología propuesta por Rollet 1974), Blaser (1987) determinó el temperamento de un grupo de especies del bosque montano de Costa Rica. Para el presente estudio se eligieron seis de estas especies, entre las más representativas de los bosques montanos y que de acuerdo con Blaser (1987), se clasifican en una escala de tolerancia-intolerancia a la sombra (Cuadro 1).

El trabajo se llevó a cabo bajo condiciones de campo, con plantas en estado de brinjal y latizal, entre 50 cm de altura y 5 cm de diámetro. En sitios totalmente abiertos se seleccionaron al azar 18 individuos por especie, entre aquellos que recibían luz directa todo el día. Nueve de estos individuos se asignaron al tratamiento "ambiente de sombra" y se construyeron techos de material plástico a 30 cm sobre sus copas. Los otros nueve no recibieron tratamiento para formar con ellos el grupo "testigo de luz".

El mismo procedimiento se utilizó con plantas que crecían bajo la sombra del dosel del bosque secundario. En este caso, la mitad de las plantas se asignó al tratamiento "ambiente de luz" y se cortó toda la vegetación alrededor de sus copas, con el objeto de exponerlas lo más posible a la luz directa. Las otras plantas no recibieron tratamiento para formar con ellas el grupo "testigo de sombra".

En cada planta seleccionada, se marcaron al menos diez hojas con la lámina sin expandir, de

las que finalmente se recolectaron cinco hojas, dos meses más tarde. De esta forma, se obtuvieron 45 muestras por cada tratamiento y especie.

A cada hoja cosechada se le cortó el peciolo, se midió su área foliar con un planímetro portátil ($\pm 0.01 \text{ cm}^2$) y el espesor de la lámina con un micrómetro manual ($\pm 0.05 \text{ mm}$). El peso fresco total, el peso fresco de un disco extraído de la parte central adyacente a la vena principal (denominado en adelante densidad específica) y el peso seco total (24 h, 100°C), se determinaron con balanza ($\pm 0.0001 \text{ g}$). La densidad de estomas se estimó a través de impresiones con esmalte de uñas, practicadas sobre la superficie inferior de cada hoja próximo a la vena principal, las que fueron observadas al microscopio sobre 5 campos visuales (a 40X).

De los datos de peso fresco total, peso seco total y área foliar se derivaron otras dos variables: el peso específico (peso seco total/área foliar) y el contenido específico de agua ((peso fresco total-peso seco total)/área foliar). El análisis se realizó sobre seis variables: área foliar, espesor, densidad de estomas, densidad específica, peso específico y contenido específico de agua.

El efecto de los tratamientos fue verificado a través del análisis de varianza y las diferencias entre medias se obtuvieron con la prueba de comparaciones múltiples de Duncan (Steel y Torrie 1980). La respuesta de aclimatación de una variable determinada en una especie se evaluó solamente si existían diferencias significativas entre las hojas de los grupos "testigo de luz" y "testigo de sombra". Como las hojas resultantes de un tratamiento se desarrollaron hasta cierto momento en un ambiente previo diferente, se consideró como respuesta positiva al tratamiento si el valor observado era significativamente diferente de aquel que se encontró en el grupo testigo del ambiente previo y si esta diferencia se dirigió en el sentido de los valores encontrados en el grupo testigo del ambiente actual.

RESULTADOS Y DISCUSION

De acuerdo con los valores observados en las hojas "testigo de luz" (Cuadro 2), es posible identificar dos grupos de especies: *S. rodriguesiana* y *Q. copeyensis* en el primero, con hojas

de luz más grandes, menos gruesas y de menor peso, y *V. consanguineum* y *D. winteri* en el segundo, con hojas más pequeñas, más gruesas y de mayor peso. De acuerdo a la clasificación propuesta por Blaser (1987), las primeras son especies de luz y semiluz y las segundas son especies de sombra y semisombra. Las otras dos especies, *Q. costaricensis* y *W. pinnata* muestran características de ambos grupos. Resultados en este sentido son informados por McMillen y McClendon (1983) y por Popma *et al.* (1988) en lo que respecta al área foliar y a la densidad específica de diferentes especies forestales y por Bongers y Popma (1990) en cuanto al peso específico.

La densidad de estomas y el contenido específico de agua no demostraron ser variables adecuadas para caracterizar estas especies con base en las hojas de luz solamente. Por su parte, Popma *et al.* (1988) indican que la densidad de estomas es más baja en las hojas de luz de las especies tolerantes a la sombra, mientras que el contenido de agua es similar entre grupos de especies.

La comparación entre los grupos "testigo de luz" y "testigo de sombra" (Cuadro 2) muestra que en todas las especies, excepto *Q. copeyensis*, el área foliar es significativamente inferior en las hojas de luz. Así mismo, las hojas de luz presentan valores más altos de espesor en *W. pinnata*, *D. winteri*, *Q. costaricensis* y *Q. copeyensis*. La densidad de estomas, la densidad específica y el peso específico son significativamente mayores en las hojas de luz de todas las especies. La misma tendencia se observa para el contenido específico de agua, excepto en *S. rodriguesiana* y *D. winteri*.

Las diferencias entre las hojas de luz y las de sombra, dentro de una misma especie, han sido ampliamente tratadas en la literatura. En general, se señala que las hojas de luz poseen superficies más pequeñas (Anderson 1955, Roth 1984, Bongers y Popma 1988), muestran un aumento considerable en el espesor (Anderson 1955, Fekete y Szujko-Lacsá 1973, Duba y Carpenter 1980, Fails *et al.* 1982, Fisher 1986, Goulet y Bellefleur 1986, Oberbauer y Strain 1986, Bongers y Popma 1988) y más altos valores de densidad de estomas (Boardman 1977, Fails *et al.* 1982, Fetcher *et al.* 1983, Fisher 1986, Oberbauer y Strain 1986, Bongers y Popma 1988), de densidad específica (McMillen y McClendon 1983, Goulet y Bellefleur 1986),

CUADRO 2

Valores medios de las variables morfológicas foliares de los grupos "testigo de luz" y "testigo de sombra", de las especies estudiadas

Variable	Esp.	Testigo de luz		Testigo de sombra		P	Cte
Area foliar (cm ²)	Vco	2.7	± 0.5	5.8	± 1.2	*	2.21
	Dwi	21.1	± 5.9	46.3	± 12.3	*	2.17
	Wpi	10.7	± 3.2	24.4	± 8.7	*	2.32
	Qco	21.6	± 4.7	44.1	± 12.8	*	1.98
	Qcp	34.9	± 8.4	35.4	± 9.4	-	1.02
	Sro	32.3	± 19.6	39.6	± 10.7	*	1.57
Espesor de la hoja (mm)	Vco	0.31	± 0.04	0.33	± 0.04	*	1.09
	Dwi	0.36	± 0.04	0.33	± 0.04	*	0.91
	Wpi	0.25	± 0.04	0.21	± 0.04	*	0.81
	Qco	0.27	± 0.06	0.23	± 0.04	*	0.83
	Qcp	0.23	± 0.04	0.16	± 0.05	*	0.70
	Sro	0.26	± 0.06	0.24	± 0.03	-	0.93
Densidad de estomas (estomas/mm ²)	Vco	360	± 55	205	± 30	*	0.56
	Dwi	200	± 40	160	± 60	*	0.80
	Wpi	535	± 75	350	± 70	*	0.65
	Qco	560	± 100	430	± 80	*	0.76
	Qcp	540	± 80	440	± 75	*	0.81
	Sro	235	± 50	200	± 55	*	0.85
Densidad específica (10 ⁻² g/cm ²)	Vco	3.09	± 0.46	2.30	± 0.19	*	0.76
	Dwi	3.39	± 0.28	2.92	± 0.36	*	0.83
	Wpi	1.94	± 0.43	1.66	± 0.81	*	0.81
	Qco	2.73	± 0.25	1.42	± 0.19	*	0.49
	Qcp	2.11	± 0.27	1.08	± 0.31	*	0.52
	Sro	2.56	± 0.46	2.23	± 0.17	*	0.87
Peso específico (10 ⁻² g/cm ²)	Vco	1.01	± 0.21	0.77	± 0.13	*	0.70
	Dwi	1.38	± 0.23	0.89	± 0.30	*	0.62
	Wpi	1.04	± 0.32	0.59	± 0.13	*	0.56
	Qco	0.98	± 0.33	0.54	± 0.08	*	0.55
	Qcp	0.99	± 0.16	0.61	± 0.21	*	0.60
	Sro	0.89	± 0.23	0.67	± 0.12	*	0.73
Contenido específico de agua (10 ⁻² g/cm ²)	Vco	2.17	± 0.28	1.78	± 0.11	*	0.85
	Dwi	2.95	± 0.28	3.05	± 0.26	-	1.03
	Wpi	1.77	± 0.37	1.23	± 0.17	*	0.67
	Qco	1.68	± 0.46	1.49	± 0.19	*	0.88
	Qcp	1.77	± 0.31	1.44	± 0.49	*	0.80
	Sro	2.13	± 0.34	1.98	± 0.17	-	0.94

Especies : Vco= *Vaccinium consanguineum*, Dwi= *Drymis winteri*, Wpi= *Weinmannia pinnata*, Qco= *Quercus costaricensis*, Qcp= *Q. copeyensis*, Sro= *Schefflera rodriguesiana*. P : * diferencias significativas entre las medias (Fischer, p<.05, 45 rep.). Cte : cociente de la relación hojas de sombra/hojas de luz.

de peso específico y de contenido específico de agua (Bongers y Popma 1988). Salvo pocas excepciones, las hojas "testigo de luz" y "testigo de sombra" de las especies estudiadas siguen estos patrones generales.

Con respecto a los valores de los cocientes entre las hojas de sombra y las de luz (Cuadro 2), entre más se aleja este cociente de 1, más acentuado es el dimorfismo foliar en la variable

evaluada. El grado de dimorfismo foliar se sintetiza al calcular para cada especie un valor promedio de la desviación al cociente, el cual se obtiene al sumar las diferencias en valor absoluto entre 1 y el cociente de cada variable y dividiendo el resultado por 6. Si se ordenan las especies sobre una escala decreciente de sus desviaciones promedio, se tiene que *W. pinnata*, *Q. costaricensis* y *V. consanguineum* muestran el

más alto dimorfismo, con valores de 0.48, 0.42 y 0.41 respectivamente; le siguen *D. winteri* con 0.34, *Q. copeyensis* con 0.28 y *S. rodriguesiana* con un valor de 0.21. Más adelante se verá la utilidad de estos valores al proponer una escala de tolerancia a la sombra para estas especies.

Las respuestas de aclimatación observadas (Figura 1), indican que en la variable área foliar, todas las especies respondieron al tratamiento "ambiente de luz" y sólo los *Quercus* respondieron al tratamiento "ambiente de sombra". En relación al espesor, de las especies evaluadas únicamente *Q. costaricensis* y *V. consanguineum* mostraron respuestas positivas al tratamiento "ambiente de luz" y todas las especies, excepto *Q. costaricensis*, presentaron respuestas positivas al tratamiento "ambiente de sombra". Para la densidad de estomas, el conjunto de especies respondió positivamente al tratamiento "ambiente de luz" y sólo *S. rodriguesiana* y *D. winteri* no respondieron positivamente al tratamiento "ambiente de sombra". En cuanto a la densidad específica, una respuesta positiva al tratamiento "ambiente de luz" se manifestó en dos especies (*Q. costaricensis* y *S. rodriguesiana*) y respuestas positivas hacia el tratamiento "ambiente de sombra" se observaron en *D. winteri* y en ambos *Quercus*. Con respecto al peso específico, *W. pinnata*, *Q. costaricensis* y *S. rodriguesiana* mostraron respuestas positivas al tratamiento "ambiente de luz" y todas las especies, excepto *V. consanguineum*, manifestaron respuestas positivas de esta variable en el tratamiento "ambiente de sombra". Para el contenido específico de agua, se observaron respuestas positivas hacia el tratamiento "ambiente de luz" en *V. consanguineum*, *W. pinnata* y *Q. costaricensis*, y únicamente los *Quercus* reaccionaron positivamente hacia el tratamiento "ambiente de sombra".

La proporción de respuestas positivas a un ambiente luminoso, obtenida del cociente entre el número de respuestas positivas y el número total de variables evaluadas (Figura 2), indica que los individuos de la regeneración de *S. rodriguesiana* presentan el más alto potencial de aclimatación a la luz y el más bajo a la sombra; además de poseer el valor de dimorfismo más bajo, lo que sugiere que su tipo foliar es el de una especie con hojas de luz y con baja capacidad para aclimatarse a condiciones de sombra (intolerante). Al otro extremo, las plantas ob-

servadas de *Q. copeyensis* manifiestan el más alto potencial de aclimatación a la sombra y el más débil a la luz, lo que indica que su tipo foliar es el de una especie con hojas de sombra y con baja capacidad para responder rápidamente a un aumento significativo en las condiciones de luz (tolerante). Las plantas de las otras especies presentan una posición intermedia, con un potencial de aclimatación similar a la luz y a la sombra y con valores similares de dimorfismo; el tipo foliar de estas especies es a la vez de luz y de sombra.

Estos resultados apoyan los de Blaser (1987) en lo que respecta a *S. rodriguesiana* (especie de luz), aunque parcialmente para las especies intermedias *Q. costaricensis* (semiluz), *W. pinnata* y *D. winteri* (semisombra). Por otra parte, *V. consanguineum* posee a la vez hojas de luz y de sombra, pero sus respuestas de aclimatación lo colocan entre las especies de luz, mientras que Blaser (1987) lo clasifica como una especie de sombra. Finalmente *Q. copeyensis* no posee más que hojas de sombra y presenta el más alto potencial de aclimatación a la sombra, no obstante que Blaser (1987) lo clasifica como especie de semiluz.

Se pueden sugerir diversas explicaciones a estas divergencias. En primer lugar, se han observado las respuestas de aclimatación en hojas sometidas a tratamiento por sólo dos meses y en este sentido, Popma y Bongers (1988a) encontraron respuestas diferentes después de 75 y 183 días de tratamiento. Por otra parte, es necesario reconocer que la asignación de una especie a un grupo ecológico puede ser una tarea más o menos arbitraria y como bien advierte Blaser (1987), su clasificación debe ser considerada como una primera aproximación del temperamento de las especies del bosque montano. Finalmente, como lo señalan otros autores (Clark y Clark 1987, Fetcher *et al.* 1987, Popma y Bongers 1988b), el comportamiento de un individuo frente a las condiciones lumínicas puede cambiar en el curso de su ciclo de vida.

Sin embargo, siguiendo las respuestas de aclimatación observadas en la zona, se puede sugerir que los individuos en estado juvenil de *S. rodriguesiana* se clasifican como los más intolerantes a la sombra, mientras que los de *Q. copeyensis* son los más tolerantes. *V. consanguineum* y *W. pinnata* pueden clasificarse hacia el primer grupo como especies intermedias a semi-intolerantes y *D. winteri* hacia el segundo

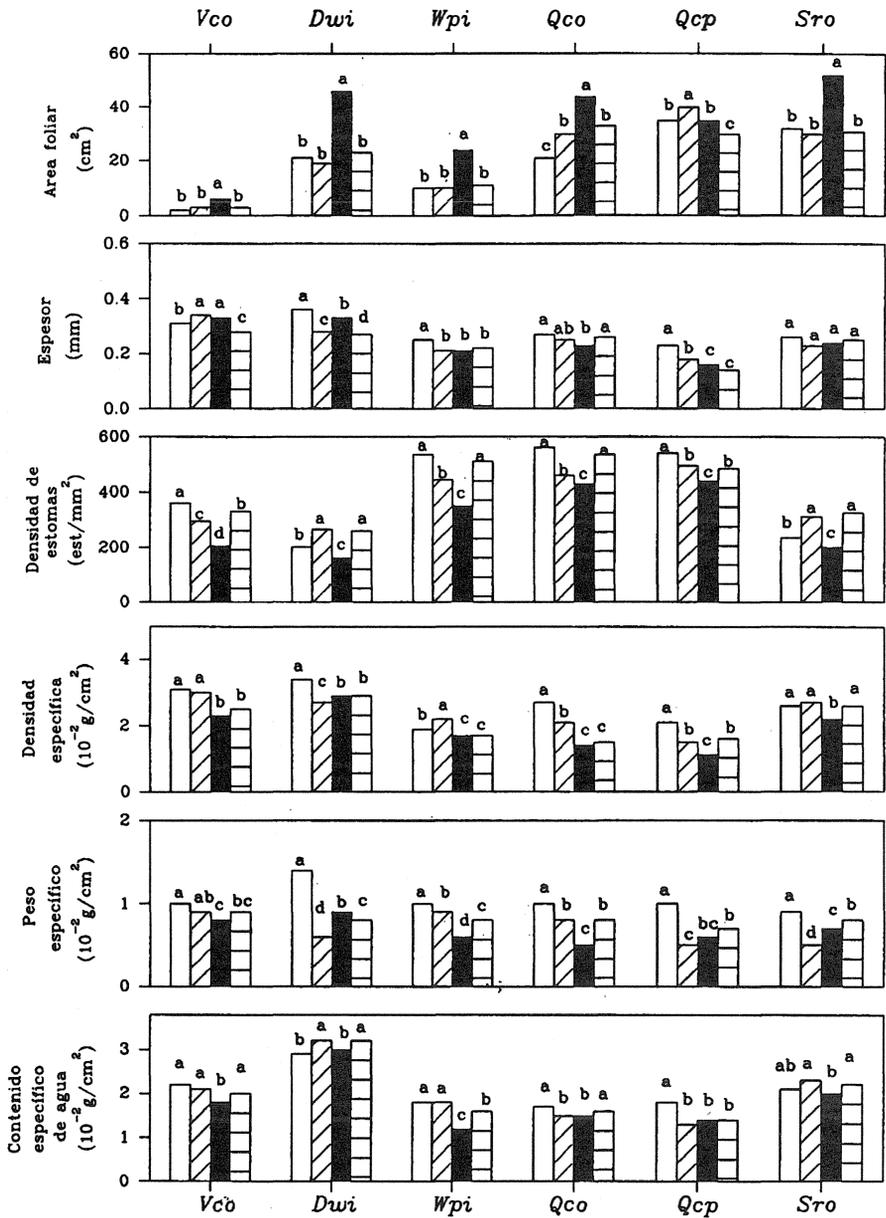


Fig. 1. Variables morfológicas de los grupos testigo de luz (barras claras), testigo de sombra (barras oscuras), ambiente de sombra (barras con líneas diagonales) y ambiente de luz (barras con líneas horizontales) para seis especies arbóreas: *Vco*: *V. consanguineum*, *Dwi*: *D. winteri*, *Wpi*: *W. pinnata*, *Qco*: *Q. costaricensis*, *Qcp*: *Q. copeyensis*, *Sro*: *S. rodriguesiana* (Duncan, $p < 0.05$, 45 rep).

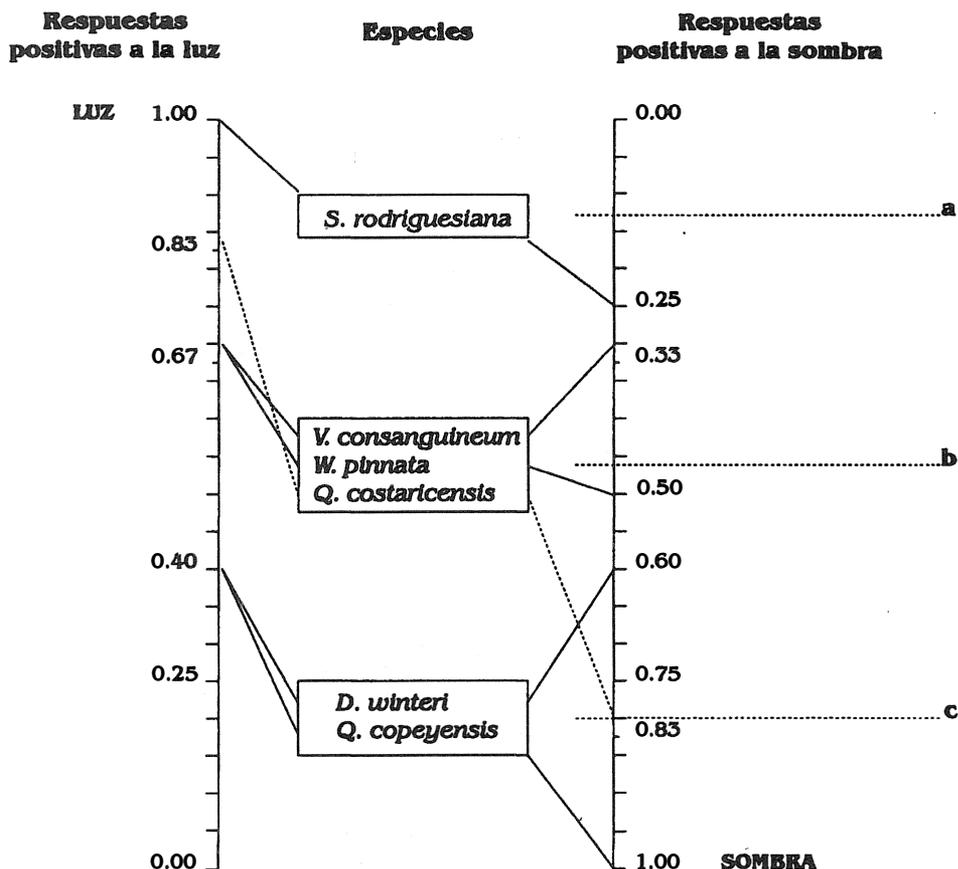


Fig. 2. Proporción de respuestas positivas y tipo foliar: a) especie con hojas de luz, b) especies con hojas de luz y de sombra, y c) especies con hojas de sombra

como una semi-tolerante. *Q. costaricensis* podría ser considerada como una especie de comportamiento realmente intermedio que se aclimata bien a ambas condiciones luminosas.

El conjunto de resultados permite sintetizar en el Cuadro 3 el comportamiento ecológico de estas especies. Como complemento a las variables ecológicas, se señala la posible utilización silvicultural de estas especies en sistemas de regeneración artificial, ya sea a campo abierto o bajo dosel, o en sistemas de regeneración natural. En este último caso, los tratamientos silviculturales pueden ser: a) refinamiento, donde se eliminan totalmente los árboles indeseables sobre un dap establecido, lo que permite una entrada importante de luz hasta los estratos inferiores del bosque, y b) liberación, donde se eliminan sólo los árboles indeseables que compiten con juveniles de futura cosecha y se conser-

va un dosel protector que impide una fuerte penetración de luz.

Los resultados obtenidos no permiten establecer cuál grupo ecológico de especies (tolerantes o intolerantes) muestra un mayor potencial de aclimatación a diferentes condiciones de luz. Sin embargo, el estudio de las respuestas de aclimatación puede utilizarse como un medio rápido para lograr una primera aproximación del comportamiento ecológico de las especies forestales frente a la luz.

RESUMEN

Se estudió la aclimatación a dos condiciones de luz en las hojas de seis especies arbóreas de los bosques montanos de Costa Rica. Antes de la expansión de la lámina foliar y

CUADRO 3

Comportamiento ecológico de las especies y utilización silvicultural

Especies	Potencial de aclimatación	Tolerancia a la luz	Ambito sucesional	Reg. artificial		Reg. natural	
				c.a.	b.d.	ref.	lib.
<i>S. rodriguesiana</i>	Luz	Intolerante	Pionera	✓		✓	
<i>V. consanguineum</i>	Luz (y sombra)	Interm. a Intol.	Transición	✓		✓	✓
<i>W. pinnata</i>	Luz (y sombra)	Interm. a Intol.	Transición	✓		✓	✓
<i>Q. costaricensis</i>	Luz y sombra	Intermedia	Clímax	✓	✓	✓	✓
<i>D. winteri</i>	Sombra (y luz)	Interm. a Toler.	Clímax		✓		✓
<i>Q. copeyensis</i>	Sombra	Tolerante	Clímax		✓		✓

Regeneración artificial: c.a.= campo abierto, b.d.= bajo dosel. Regeneración natural: ref.= refinamiento, lib.= liberación.

hasta su desarrollo completo, grupos de brinzales y latizales de las especies seleccionadas que crecían a la luz fueron sombreados, mientras que otros que crecían a la sombra fueron expuestos a la luz. Otros grupos de plantas no recibieron tratamiento y fueron usados como "testigo de luz" y "testigo de sombra". Las características morfológicas evaluadas fueron: el área foliar, el espesor de la lámina, la densidad de estomas, la densidad específica, el peso específico y el contenido específico de agua. Las respuestas observadas sugieren que *Quercus copeyensis* y *Drimys winteri* manifiestan un mayor potencial de aclimatación a la sombra, mientras que *Schefflera rodriguesiana* parece aclimatarse mejor a los medios más luminosos. *Vaccinium consanguineum*, *Weinmannia pinnata* y *Quercus costaricensis* poseen el potencial para aclimatarse a ambos ambientes.

AGRADECIMIENTOS

A la Cooperación Suiza para el Desarrollo (COSUDE) por la beca otorgada para realizar este estudio. A B. Finegan, J. J. Campos, L. Orozco y G. Saénz por la revisión del manuscrito y el aporte de sugerencias.

REFERENCIAS

- Anderson, Y.O. 1955. Seasonal development in sun and shade leaves. *Ecology* 36:430-438.
- Bazzaz, F.A. & R.W. Carlson. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54:313-316.
- Blaser, J. 1987. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque nublado de robles (*Quercus* spp.)

del piso montano en Costa Rica. Trad. del alemán por C. Sabogal. Diss. Ph.D. Georg-August Universität, Göttingen. 241 p.

- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 28: 355-377

- Bongers, F. & J. Popma. 1988. Is exposure-related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species?, pp. 85-94. In: F. Bongers & J. Popma (eds.). *Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest: species differentiation in relation to gap-associated environmental heterogeneity*. Utrecht, La Haya.

- Bongers, F. & J. Popma. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, México. *Bot. Gaz.* 15:354-365.

- Clark, D.A. & D.B. Clark. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en el bosque muy húmedo tropical, aspectos teóricos y prácticos. *Rev. Biol. Trop.* 35 (Supl.1):41-54.

- Duba, S.E., S.B. Carpenter. 1980. Effect of shade on growth, leaf morphology, and photosynthetic capacity of an American sycamore. *Castanea* 45:219-227.

- Fails, B.S., A.J. Lewis & J.A. Barden. 1982. Anatomy and morphology of sun-and-shade grown *Ficus benjamina*. *J. Amer. Soc. Hort. Scienc.* 107:754-757.

- Fekete, G. & J. Szujko-Lacsá. 1973. Leaf anatomical and photosynthetic reactions of *Quercus pubescens* Wild to environmental factors in various ecosystems. I. Leaf anatomical reactions. *Acta Bot. Acad. Scienc. Hung.* 18:59-89.

- Fetcher, N., B.R. Strain & F. Oberbauer. 1983. Effects of light regime on growth, leaf morphology, and water reactions of seedlings of two tropical species. *Oecologia* 58: 314-319.

- Fetcher, N., F. Oberbauer, G. Rojas & B.R. Strain. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 35 (Supl.1):97-100.

- Fisher, J. B. 1986. Sun and shade effects on the leaf of *Guarea* (Melilaceae): plasticity of a branch analogue. Bot. Gaz. 147:84-89.
- Goulet, F. & P. Bellefleur. 1986. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implications on forest succession. Can. J. For. Res. 16:1192-1195.
- Loach, K. 1970. Shade tolerance in tree seedlings. II Growth analysis of plants raised under artificial shade. New Phytol. 69:273-286.
- McClendon, J.H. & G.G. McMillen. 1982. The control of leaf morphology and the tolerance of shade by wood plants. Bot. Gaz. 143:79-83.
- McMillen, G.G. & J.H. McClendon. 1983. Dependence of photosynthetic rates on leaf density thickness in deciduous woody plants grown in sun and shade. Plant Physiol. 72:674-678.
- Oberbauer, S.F. & B.R. Strain. 1986. Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology and morphology of *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae). Amer. J. Bot. 73:409-416.
- Pearcy, R. W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest in canopy, gap and understory. Funct. Ecol. 1:169-178.
- Popma, J. & F. Bongers. 1988a. Acclimation of seedlings of three tropical rain forest species to changing light availability, pp. 151-162. In: F. Bongers & J. Popma (eds.). Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest: species differentiation in relation to gap-associated environmental heterogeneity. Utrecht, La Haya.
- Popma, J. & F. Bongers. 1988b. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. Oecologia 75:625-632.
- Popma, J., F. Bongers & M.J.A. Werger. 1988. Gap-dependence and leaf characteristics of tropical rain forest species, pp. 95-107. In: F. Bongers & J. Popma (eds.). Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest: species differentiation in relation to gap-associated environmental heterogeneity. Utrecht, La Haya.
- Rollet, B. 1974. L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. C.T.F.T. Nogent-sur-Marne, France. 289 p.
- Roth, I. 1984. Stratification of tropical forest as seen in a leaf structure. W. Junk, La Haya. 521 p.
- Steel, R.G.D. & J.H. Torrie. 1980. Principles and procedures of statistics. A biometrical approach. McGraw-Hill, Nueva York. 633 p.
- Strauss-Debenedetti, S. & F.A. Bazzaz. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. Oecologia 87:377-387.
- Wallace, L.L. & E.L. Dunn. 1980. Comparative photosynthesis of three gap phase successional tree species. Oecologia 45:331-340.
- Walters, M.B. & C.B. Field. 1987. Photosynthetic light acclimation in two rain forest *Piper* species with different ecological amplitudes. Oecologia 72:449-456.