

## Caracterización fotosintética en plantas jóvenes y adultas de *Alnus acuminata* (“aliso del cerro”) en las Yungas (Tucumán, Argentina)

González, Juan A.<sup>1</sup>; Sebastián E. Buedo<sup>1</sup>; Fernando E. Prado<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Ecología, Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, (4000) Tucumán, Argentina.

<sup>2</sup> Cátedra de Fisiología Vegetal, Facultad de Ciencias Naturales e IML, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205, Tucumán, Argentina. CONICET.

\* Autor correspondiente: jagonzález@lillo.org.ar

► **Resumen** — González, Juan A.; Sebastián E. Buedo; Fernando E. Prado. 2017. “Caracterización fotosintética en plantas jóvenes y adultas de *Alnus acuminata* (“aliso del cerro”) en las Yungas (Tucumán, Argentina)”. *Lilloa* 54 (1). Se estudió la asimilación fotosintética máxima ( $A_{max}$ ) en ejemplares jóvenes y adultos de *Alnus acuminata* así como otras variables relacionadas al intercambio de gases como conductancia estomática ( $g_s$ ), transpiración foliar ( $T_r$ ) y concentración interna de  $CO_2$  ( $C_i$ ). También se calculó la eficiencia de carboxilación ( $A_{max}/C_i$ ) y la eficiencia intrínseca en el uso del agua (EUA<sub>i</sub>) así como el contenido de nitrógeno foliar, pigmentos fotosintéticos, área foliar específica (AFE) y masa foliar específica (MFE). A partir de las curvas de asimilación de  $CO_2$  en función de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) se determinaron el punto de compensación por luz (PCL), punto saturación por luz (PSL), eficiencia fotosintética ( $\Phi_{CO_2}$ ), factor de curvatura  $\theta$  y tasa máxima de transporte de electrones ( $ETR_{max}$ ). Si bien en la zona de estudio el régimen lumínico es homogéneo, los microhabitats donde crecen los ejemplares adultos y jóvenes de “aliso” son diferentes. Así, en los bosques con ejemplares adultos, las plantas crecen expuestas a radiación solar diferencial por efecto de la vecindad entre individuos; mientras que los ejemplares jóvenes crecen más abiertamente sin interferencia por lo que se hallan más expuestos a la radiación solar. Los resultados muestran que en los ejemplares jóvenes la mayoría de los parámetros evaluados fueron más altos que en las ejemplares adultos. Desde el punto de vista ecofisiológico, este estudio pone en evidencia que tanto la asimilación fotosintética, como las estructuras foliares internas de *A. acuminata* varían con la ontogenia; comportándose como especies “demandantes de luz” los individuos juveniles y como “tolerantes a la sombra” los adultos.

**Palabras clave:** Aliso, fotosíntesis, sumidero de carbono, Noroeste Argentino, tasa máxima del transporte de electrones.

► **Abstract** — González, Juan A.; Sebastián E. Buedo; Fernando E. Prado. “Photosynthetic characterization in young and adult plant of *Alnus acuminata* (“aliso del cerro”) in the Yungas (Tucumán, Argentina)”. *Lilloa* 54 (1). Maximum photosynthetic assimilation ( $A_{max}$ ) and other gas exchange-related parameters such as stomatal conductance ( $g_s$ ), leaf transpiration ( $T_r$ ) and internal  $CO_2$  concentration were studied in both juvenile and mature trees of *Alnus acuminata*. The carboxylation efficiency ( $A_{max}/C_i$ ), intrinsic water-use efficiency (EUA<sub>i</sub>), leaf nitrogen and photosynthetic pigment contents, specific leaf area (SLA), and specific leaf mass (SLM) were also measured. From assimilation rate vs. photosynthetic active radiation (PAR) curves the light compensation point (LCP), light saturation point (LSP), quantum efficiency ( $\Phi_{CO_2}$ ), curvature factor  $\theta$  and maximum electron transport rate ( $ETR_{max}$ ) were determined. Even though light regime at the study site is homogeneous, microhabitats where juvenile and mature alder specimens grow are different. So in forests with mature plants they grow exposed to differential solar radiation due to neighborhood effect between specimens, while juvenile specimens grow more openly without interference and then are more exposed to solar radiation. Results show that in juvenile specimens most of evaluated parameters were higher than in adult ones. From the ecophysiological point of view this study shows that both photosynthetic assimilation and internal structures of *A. acuminata* leaf vary with the ontogeny; behaving juvenile specimens as “light-demanding” species, and adult specimens as “shadow-tolerant” ones.

**Keywords:** Alder, photosynthesis, carbon sink, Argentinean northwest, maximum electron transport rate.

## INTRODUCCIÓN

Los bosques cumplen una serie de funciones ambientales, siendo una de las principales su contribución a mitigar el cambio climático pues son sumideros de carbono y reguladores climáticos (Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, 2005). Son además generadores de oxígeno, brindan cobertura a los suelos, son refugios para otros organismos y acumulan carbono a través de la fotosíntesis mediante la fijación de  $\text{CO}_2$  (Zhang *et al.*, 2016). En relación a este punto se debe mencionar que diferentes estudios, llevados a cabo en diferentes países, han puesto de manifiesto la importancia de los bosques subtropicales en el secuestro de carbono (Cristiano *et al.*, 2014, Yu *et al.*, 2014). En general, se conoce que la tasa de fijación de  $\text{CO}_2$  de una especie determinada puede verse afectada por diferentes factores ya sean, endógenos (especie perenne o caducifolia, edad fisiológica, estado sanitario, entre otros) o exógenos (ambiente en el que se desarrolla la masa boscosa) (Marenco *et al.*, 2001). Con respecto a un factor endógeno en particular, la edad de la planta resulta una variable importante a evaluar para conocer la capacidad fotosintética de las plantas jóvenes versus las plantas adultas. Asimismo, el contenido de nitrógeno foliar tiene una relación directa con la capacidad fotosintética como lo demostrara Field y Mooney (1986) y Evans (1989). Esto tiene su explicación en el hecho de que un alto porcentaje del nitrógeno foliar se halla presente en las enzimas del Ciclo de Calvin (Lambers *et al.*, 1998). De manera que es esperable que exista una correlación positiva entre el contenido de nitrógeno foliar y la asimilación fotosintética. Por otro lado, y en relación a los factores ambientales donde se desarrollan las diferentes especies en el bosque, se conoce que la radiación fotosintéticamente activa influye sobre la fisiología de la especie según cuál sea el estado ontogenético de la planta (Larcher, 2003; Goldstein *et al.*, 2016) como fue demostrado entre otras en *Alchornea triplinervia* y *Decussocarpus rospigliosii* (García-Nuñez *et al.*, 1995). También

se conoce que las variaciones en la disponibilidad de luz que tienen las hojas, según cuál sea su posición en la canopia, afecta tanto la morfología externa como ha sido demostrado en *Podocarpus parlatorei* (González *et al.*, 1998) como la anatomía foliar. Esto último se verificó tanto en comunidades de una misma especie separadas por distancias relativamente grandes, como en individuos separados por unos pocos metros tal como ocurre con las hojas de *Andira legalis* de la “restinga” brasilera (bosque que se desarrolla en la planicie costera de Brasil) (Pereira *et al.*, 2009). Incluso el efecto de la radiación lumínica se manifiesta en la alineación de los cloroplastos a lo largo de las células en empalizada. Este último efecto, se lo puede cuantificar a través del denominado factor de curvatura  $\theta$  (Valladares *et al.*, 1997; Marenco *et al.*, 2001). La magnitud de  $\theta$  puede calcularse mediante las curvas de saturación lumínica ya que en las “hojas de sombra” se corresponde con un cambio abrupto en el ángulo de las curvas mencionadas mientras que en las “hojas de sol”, dicho cambio es gradual. De este modo, las “hojas de sombra” presentan típicamente baja asimilación fotosintética y un valor de  $\theta$  alto; mientras que en las “hojas de sol” la situación es inversa (alta asimilación y bajo valor de  $\theta$ ) (Lambers *et al.*, 1998).

En general, las especies de árboles subtropicales de Sudamérica han sido poco estudiadas desde el punto de vista fotosintético en comparación con aquellas que crecen en los bosques tropicales y templados (Goldstein *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2016). En forma particular, en la región del Noroeste Argentino (NOA) si bien existe un conocimiento aceptable de la composición de especies de los bosques, al igual que su distribución, superficie y su estado de conservación (Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, 2005) aún son escasos o nulos, los estudios sobre la asimilación fotosintética, y las variables relacionadas. En el NOA existen numerosas formaciones boscosas (Ververst, 1982) tanto a nivel de llanura como de montaña. Una de ellas es el bosque de “alisos” (*Alnus acuminata* H.B.K.) el cuál se halla en el distrito

de los Bosques Montanos, provincia de Las Yungas (Cabrera y Willink, 1980). Se trata de una especie arbórea, caducifolia, conocida también con el nombre de “aliso del cerro” o “aliso blanco”. El “aliso” es una especie de crecimiento rápido y se lo considera como especie pionera en la regeneración de sitios que sufrieron alteraciones naturales o antrópicas (Grau, 1985). Por otra parte, el “aliso” actúa como especie protectora de cuencas hídricas y como coadyuvante en el restablecimiento del balance hídrico de micro y macrocuencas (Bell, 1987). En Argentina se calcula que existe una superficie cubierta por bosques de aliso de aproximadamente 6.500 Km<sup>2</sup> (Bell, 1987). Dichos bosques se localizan en los contrafuertes húmedos de las Sierras Subandinas y Pampeanas tales como Santa Victoria y Zenta (Jujuy y Salta), Maíz Gordo, de la Candelaria y del Cajón (Salta), del Campo, San Javier, Medinas y del Nogalito (Tucumán), Cumbres Calchaqués (Salta y Tucumán), Narváez (Tucumán y Catamarca) y Humaya (Catamarca); siendo esta última la que marca el límite sur de su distribución. Los bosques más desarrollados se encuentran en laderas de exposición sur, o bien en laderas de exposición norte en proximidades de cursos de agua o en quebradas húmedas. Esto evidencia que la humedad, tanto edáfica como atmosférica, son factores importantes para su desarrollo y distribución (Hueck, 1954; Grau, 1985; Bell, 1987). En la provincia de Tucumán los bosques de “aliso” ocupan una superficie de aproximadamente 1.500 Km<sup>2</sup>, lo que representa el 23% de la superficie total ocupada por esta especie en todo el Noroeste Argentino (Vides Almonacid, 1985). Esto permite asumir la enorme importancia como sumidero de carbono que tendría el bosque de “aliso” para la provincia de Tucumán en particular y para la región NOA en general; lo que amerita su evaluación fisiológica para establecer su potencialidad para sustraer CO<sub>2</sub> de la atmósfera por medio de la fotosíntesis.

En este marco, el objetivo del presente estudio fue: i) analizar variables relacionadas con el intercambio de gases (tasa de fotosíntesis máxima, conductancia estomática

y transpiración estomática), así como el efecto de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) sobre dichos parámetros en ejemplares jóvenes y adultos de “aliso” que crecen en condiciones naturales, ii) estudiar las características morfológicas de las hojas (área foliar específica y distribución porcentual de tejidos) además del contenido de pigmentos fotosintéticos y nitrógeno en ambos tipos de plantas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### SITIO DE ESTUDIO Y MATERIAL VEGETAL

El estudio se realizó en un sitio ubicado a 30 km al oeste de la Ciudad de Monteros a orillas del Río La Horqueta (Monteros, Tucumán, 27°07'31”S; 65°46'59”O). El sitio seleccionado se ubica a 1.058 m snm en la provincia fitogeográfica de Las Yungas, y dentro de ésta en el Distrito de los Bosques Montanos (Cabrera, 1976).

En general, el porte de los ejemplares de “alisos” adultos oscila entre los 6-15 m, con troncos de 20-30 cm de diámetro a la altura del pecho. Su distribución corresponde a las regiones templadas de América del Norte, extendiéndose hacia el sur por la Cordillera de los Andes y las montañas tropicales. En América del Sur se ubica sobre las faldas orientales de la Cordillera de los Andes desde Venezuela (9° N) hasta el norte de la provincia de Catamarca en Argentina (28° S) (Balza Vilorio, 1959; Vervoorst, 1982), en forma aislada a los 800 m snm o en formaciones boscosas a partir de los 1.700 m snm (Meyer y Weyranch, 1966). Como material de estudio se seleccionaron 5 ejemplares jóvenes (2-3 metros de altura, 3-4 cm de diámetro de tronco a la altura del pecho) y 5 adultos (10-12 metros de altura, 20-25 cm de diámetro), localizados en un radio de aproximadamente 30 m. Para medir los parámetros de intercambio gaseoso se escogieron hojas completamente desarrolladas ubicadas a 2 m de altura y orientadas al norte. Para asegurar la selección de hojas en edad similar, en ambos tipos de ejemplares, se tomó como criterio de color, ubicación en la rama

y color de las mismas. En general, se escogió la tercera o cuarta hoja contando desde la parte en crecimiento de la rama.

#### DATOS CLIMÁTICOS Y EDÁFICOS

El área de estudio se caracteriza por presentar clima cálido y húmedo (mesoclima húmedo y perhúmedo cálido) con lluvias estivales y heladas durante el invierno. El valor promedio de precipitaciones para el sitio Las Cañas-Potrero del Clavillo, cercano al sitio de estudio, es de 1065 mm anuales (período 1971-1990, tomado de Bianchi y Yañez, 1992). La temperatura media anual es de 19°C. La temperatura promedio del mes más caliente (enero) es de 25°C y la del mes más frío (julio) de 12°C. La evapotranspiración anual es de 900 mm con lo que la zona resulta con balance hídrico positivo. El suelo es de tipo hapludol fluvéntico y cumúlico originado a partir de sedimentos aluviales y/o coluviales (Zuccardi y Fadda, 1992). El perfil es de tipo AC, con el horizonte A profundo, de color oscuro y bien provisto de materia orgánica. La textura es de tipo media a gruesa, desde franco limoso hasta arena franca. Tiene buen drenaje y presenta un adecuado grado de humedad casi todo el año.

#### PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS

La asimilación fotosintética máxima ( $A_{\max}$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), transpiración ( $T_r$ ) y concentración interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ), se midieron con un analizador infrarrojo de  $\text{CO}_2$  portátil equipado con cámara fluorométrica LICOR (LI-6400 XT, LiCor Inc. Nebraska, USA). La capacidad de carboxilación ( $A_{\max}/C_i$ ) y la eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $\text{EUA}_i$ ) ( $A_{\max}/g_s$ ) también fueron determinadas. La  $\text{EUA}_i$  fue calculada como  $A_{\max}/g_s$  en vez de  $A_{\max}/T_r$  para eliminar el efecto de la temperatura y el gradiente de humedad sobre la transpiración (Rawson *et al.*, 1977). La  $A_{\max}$  se determinó bajo condiciones de luz y  $\text{CO}_2$  saturantes ( $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $400 \mu\text{mol CO}_2$ ) y temperatura foliar constante ( $25 \pm 0,5^\circ\text{C}$ ), entre las 9:00 y 11:00 h. El efecto de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) sobre la tasa de foto-

síntesis se estudió en el rango  $0-2500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (curva A-RFA). El punto de saturación por luz (PSL), el punto de compensación por luz (PCL) y la eficiencia cuántica de la fotosíntesis ( $\theta_{\text{CO}_2}$ ) se obtuvieron a partir de la función exponencial desarrollada por Ögren (1993) de acuerdo al procedimiento descrito por Schulte *et al.* (2003) que responden a la fórmula:

$$\theta A^2 - (\theta I + A_{\max}) A + \theta I A_{\max} = 0$$

Donde A es el valor de la asimilación fotosintética, I es la intensidad de RFA,  $\theta$  es la eficiencia cuántica de la fotosíntesis,  $\theta$  es la curvatura de la curva (convexidad de la curva) y  $A_{\max}$  es la asimilación máxima en condiciones de luz saturantes. Para el cálculo se utilizó un programa ideado al efecto en el Instituto de Física de la Universidad Nacional de Tucumán Dr. Constantino Grosse, que toma como base el desarrollo matemático que se describe en Grosse (2014). La respiración nocturna ( $R_d$ ) fue derivada de la parte lineal de la curva de respuesta a la luz, mientras que la tasa máxima de transporte de electrones ( $\text{ETR}_{\max}$ ) se obtuvo de la curva A-RFA.

#### PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS

Las mismas hojas utilizadas para las mediciones de intercambio de gaseoso se utilizaron para la determinación de los pigmentos fotosintéticos (clorofila y carotenoides). Para la ello se obtuvieron discos de 2,89 mm de diámetro de la parte media de cada semilámina mediante el uso de un sacabocados. Los pigmentos fotosintéticos se extrajeron a partir de 3 discos con 2 ml de dimetil sulfoxido (DMSO) a  $45^\circ\text{C}$  en oscuridad según la técnica de Chappelle *et al.* (1992). El contenido de clorofila a, clorofila b, clorofila total y carotenoides se determinó a partir de las lecturas de absorbancia a 649, 665 y 480 nm en un espectrofotómetro UV-visible (U-2800, Hitachi, Japan) usando las ecuaciones de Wellburn (1994). El contenido de pigmentos fotosintéticos se expresó en  $\text{mg g}^{-1}$  PS (peso seco). El PS se obtuvo a partir del área de

hoja utilizada en base a los cálculos de AFE como se describe a continuación.

#### ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA (AFE)

Para obtener el AFE se tomaron 10 discos foliares de 2,89 mm de diámetro a partir de 5 plantas diferentes, secándose en estufa a fin de obtener el PS. Las hojas muestreadas correspondieron a aquellas donde se realizaron las mediciones de las variables fotosintéticas mencionadas. El AFE resulta de dividir el valor del área foliar por el correspondiente valor de PS (AF/PS), expresándose en  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ . La masa foliar específica (MFE) resulta de la relación  $1/\text{AFE}$ .

#### POTENCIAL HÍDRICO ( $\Psi$ )

El potencial hídrico se determinó mediante el uso de la Bomba de Schölander. Las mediciones se realizaron por quintuplicado en forma paralela a las mediciones de  $A_{\text{max}}$ . Las mediciones se realizaron entre las 9.00 y 11:00 am. Las hojas muestreadas para la medición de esta variable correspondieron a aquellas hojas que se ubicaban en el lado opuesto de la hoja utilizada para las mediciones de fotosíntesis.

#### ANATOMÍA FOLIAR

Para los estudios anatómicos, se fijaron porciones de hoja (tercio medio de la semilamina) en glutaraldehído y FAA (formaldehído, alcohol etílico, ácido acético, agua; 10:50:5:35). Las hojas utilizadas fueron aquellas en que se midieron las variables fotosintéticas. A partir del material fijado en glutaraldehído se realizaron cortes finos (5 a 7  $\mu\text{m}$ ) que se tiñeron con azul de toluidina para la cuantificación del espesor de la lámina foliar. Las observaciones se realizaron con un microscopio binocular Zeiss adosado a una PC, utilizando el programa Axio Vision release 4.8.2. La estimación de los espacios aéreos, se realizó por medio de la técnica de puntos al azar (Parkhurst, 1982). El material fijado en FAA se utilizó para la determinación de la densidad estomática (DE), tamaño de los estomas (largo x ancho) y superficie estomática. Para ello se realizó la técnica

de diafanizado según Dizeo de Strittmater (1973). Se procedió a la observación y conteo de los estomas utilizando un microscopio óptico binocular Zeiss (Axio Lab.A1, Germany) provisto de una cámara digital Zeiss (AxioCam ERc 5s, Germany). La superficie estomática fue calculada asumiendo que el área de las células oclusivas corresponde a una elipse y se expresó en  $\mu\text{m}^2$ .

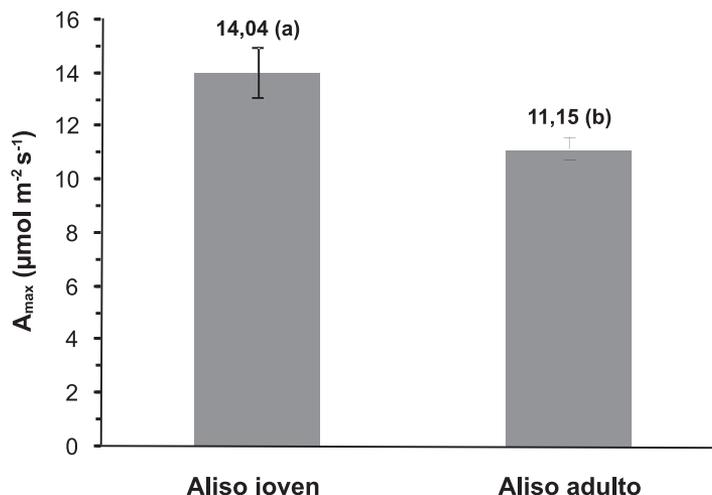
#### ESTADÍSTICA

Los resultados obtenidos fueron sometidos primero a un test de Shapiro para estudiar su distribución y luego una prueba F test para conocer la homogeneidad o heterogeneidad de las varianzas. Posteriormente al análisis de la varianza (ANOVA) utilizando el paquete estadístico Infostat (versión 1.1). Las curvas de relación entre las variables fotosintéticas (Figs. 2 a 4) se ajustaron a polinomios de orden 2 (programa Sigma Plot 11.0), mientras que la curva que relaciona la An con RFA se ajustó con el procedimiento de Schulte *et al.* (2003) como se menciona en Materiales y Métodos.

#### RESULTADOS Y DISCUSION

##### A) INTERCAMBIO DE GASES

*a.1. Asimilación fotosintética máxima ( $A_{\text{max}}$ ).*— La Fig. 1 muestra la asimilación fotosintética máxima ( $A_{\text{max}}$ ) medida en ejemplares jóvenes y adultos de *A. acuminata*. Los valores máximos de  $A_{\text{max}}$  fueron 14,04  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 11,15  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , por lo que la asimilación de  $\text{CO}_2$  resultó un 21% superior en los ejemplares jóvenes. Diferencias entre ejemplares juveniles y adultos también fueron comunicadas para otras especies de *Alnus*. Así, Piper y Cavieres (2010) informaron que ejemplares jóvenes de *A. jorullensis*, creciendo en sitios húmedos (800 mm de precipitación anual) exhibían en las primeras horas de la mañana tasas de fotosíntesis prácticamente dos veces superior a la de los ejemplares adultos con valores de 5,6 y 2,9  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. Sin embargo, cuando las mediciones se efectuaron en sitios de mayor pluviosidad (1600 mm), los valores de  $A_{\text{max}}$  oscilaron entre 2,0



**Fig. 1.** *Alnus acuminata*. Asimilación fotosintética máxima ( $A_{max}$ ) en ejemplares jóvenes y adultos bajo las mismas condiciones ambientales. La barra representa el promedio de 5 árboles diferentes con 4-5 mediciones por árbol. Letras diferentes en las barras corresponden a diferencia estadística significativa ( $P \leq 0,05$ ).

y  $3,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para ambos ejemplares, sin mostrar diferencias significativas entre ellos. La disminución de la  $A_{max}$  con el aumento de edad de la planta observada en las especies del género *Alnus*, no es una característica común a todas las especies arbóreas ya que algunas presentan un comportamiento contrapuesto (Cavender-Bares y Bazzaz, 2000; Kenzo *et al.*, 2006). En consonancia con estos resultados, Thomas y Winner (2002) demostraron que la tasa de fotosíntesis en árboles depende no solo de la especie sino también del estado ontogenético de los individuos. Los valores de  $A_{max}$  encontrados para *A. acuminata* resultaron similares a los

comunicados para otras especies de *Alnus*. En efecto, para ejemplares adultos de *A. acuminata* creciendo en Kenya (África), a 1.520 m snm, con régimen de precipitación anual de 856 mm y temperaturas máximas y mínimas de  $26,1$  y  $13,6^{\circ}\text{C}$ , se informaron tasas máximas de asimilación de  $14,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Muthuri *et al.*, 2009). Por su parte, Liang y Maruyama (1995) reportaron para ejemplares adultos de *A. firma* un valor promedio de  $A_{max}$   $13,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; en tanto que Poole *et al.* (2000) reportaron para *A. glutinosa* un valor promedio de  $11,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En un estudio con *A. rubra* de 40 localidades diferentes en la Columbia Británica (Canadá),

**Tabla 1.** *Alnus acuminata*. Datos de conductancia estomática ( $g_s$ ), concentración interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ), transpiración ( $T_r$ ), capacidad de carboxilación ( $A_{max}/C_i$ ) y eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $\text{EUA}_i$ ) en ejemplares jóvenes y adultos bajo las mismas condiciones ambientales. Cada medición representa el promedio de 5 árboles diferentes con 4-5 mediciones por árbol. El valor consignado entre paréntesis corresponde a la desviación estándar. (\*\*) diferencia significativa con  $p \leq 0,01$

Cuencas	$g_s$ ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$C_i$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ )	$T_r$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$A_{max}/C_i$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$\text{EUA}_i$ ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )
Aliso joven	0,184 (0,012)**	255,9 (5,0)**	4,35 (0,26)**	55,25 (3,96)**	76,87 (2,95)**
Aliso adulto	0,079 (0,005)**	161,2 (3,2)**	1,62 (0,20)**	71,6 (4,63)**	141,81 (4,26)**

Dang *et al.* (1994) encontraron que la tasa máxima de fotosíntesis variaba entre 2,08 y 10,9  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a lo largo del día. En general, se conoce que tanto la fotosíntesis como la conductancia estomática disminuyen con la edad en árboles y arbustos de gran porte (Bond, 2000; McDowell *et al.*, 2005; Nabeshima y Hiura, 2008). Algunos investigadores relacionan este hecho con la dificultad que experimentaría el flujo de agua al incrementarse el porte y la arquitectura foliar. Este hecho resultaría en una menor conductancia

estomática para la difusión del  $\text{CO}_2$  hacia el interior de la hoja (Bond, 2000).

a.2. Conductancia estomática ( $g_s$ ), concentración interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ), transpiración estomática ( $T_r$ ), capacidad de carboxilación ( $A_{\text{max}}/C_i$ ) y eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $EUA_i$ ).— Los valores de  $g_s$ ,  $C_i$ ,  $T_r$ ,  $A_{\text{max}}/C_i$  y  $EUA_i$  en individuos jóvenes y adultos de “aliso” se muestran en la Tabla 1. Los valores de  $g_s$ ,  $C_i$  y  $T_r$  fueron significativamente más altos en las plantas jóvenes, mientras que

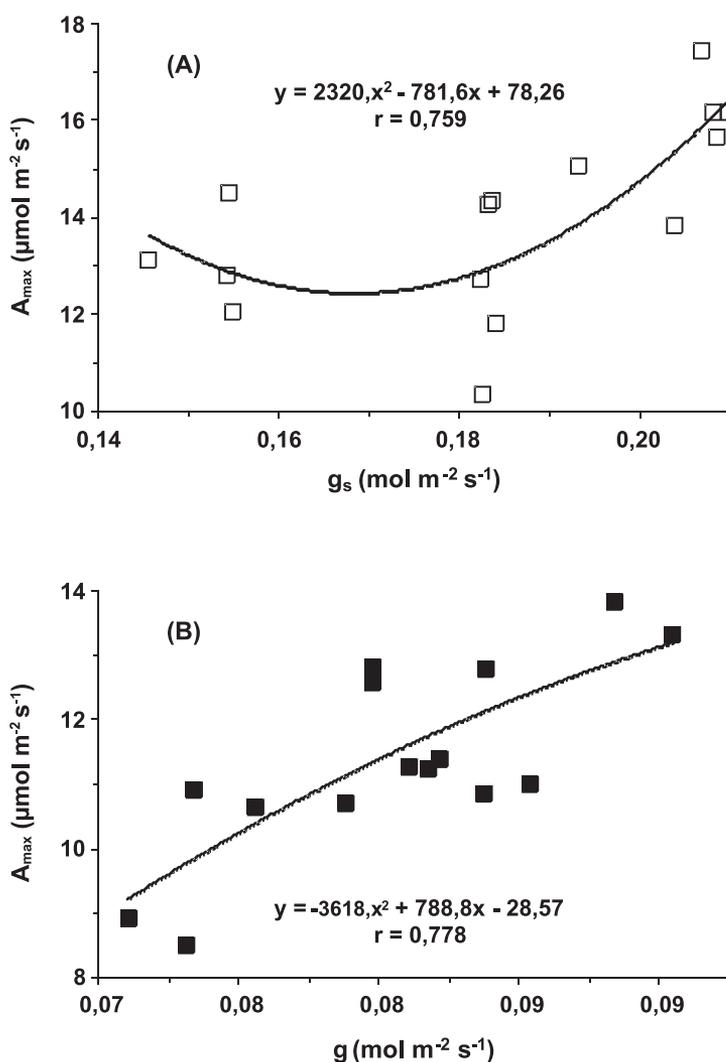


Fig. 2 A y B. *Alnus acuminata*. Relación entre asimilación fotosintética máxima ( $A_{\text{max}}$ ) y conductancia estomática ( $g_s$ ) para ejemplares jóvenes (A) y adultos (B). Cada punto representa el promedio de 5 árboles diferentes con 4-5 mediciones por árbol.

los valores de  $A_{\max}/C_i$  y  $EUA_i$  lo fueron en los ejemplares adultos. Los valores de  $g_s$ , en los ejemplares jóvenes oscilaron entre 0,146 y 0,210 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (promedio 0,184 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), mientras que en los ejemplares adultos variaron entre 0,071 y 0,090 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (promedio 0,079 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Valores similares de  $g_s$  fueron reportados para la misma especie creciendo en Kenya a 1520 m snm (Muthuri *et al.*, 2009). Los valores promedios de  $C_i$  fueron 255,9 y 161,2 μmol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup> para plantas jóvenes y adultas respectivamente; en tanto que, los valores promedios de  $T_r$  fueron 4,35 y 1,62 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> respectivamente. Los valores promedios de  $EUA_i$  para ejemplares jóvenes y adultos fueron 76,9 y 141,8 μmol mol<sup>-1</sup>. Si bien la  $A_{\max}$  fue más elevada en los individuos jóvenes, la capacidad de carboxilación ( $A_{\max}/C_i$ ) fue mayor en las plantas adultas (71,6 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) respecto a las jóvenes (52,3 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); lo que indicaría que las primeras se encuentran mejor adaptadas para fijar el CO<sub>2</sub> atmosférico. Valores de  $A_{\max}/C_i$  similares a los de este estudio fueron comunicados para *A. glutinosa* (Poole *et al.*, 2000). Además de una capacidad de carboxilación más elevada, los ejemplares adultos exhiben también valores superiores de  $EUA_i$ , lo que indica que estos ejemplares capturan más moléculas de CO<sub>2</sub> por molécula de agua pérdida por transpiración en comparación a los individuos juveniles. En consonancia con este supuesto, los valores de  $T_r$  fueron menores en las plantas adultas (1,62 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) en comparación a las jóvenes (4,35 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>).

*a.3. Correlaciones  $A_{\max}/g_s$ ,  $T_r/g_s$  y  $EUA_i/g_s$* — La Fig. 2A, B muestra la existencia de una elevada correlación entre los valores de

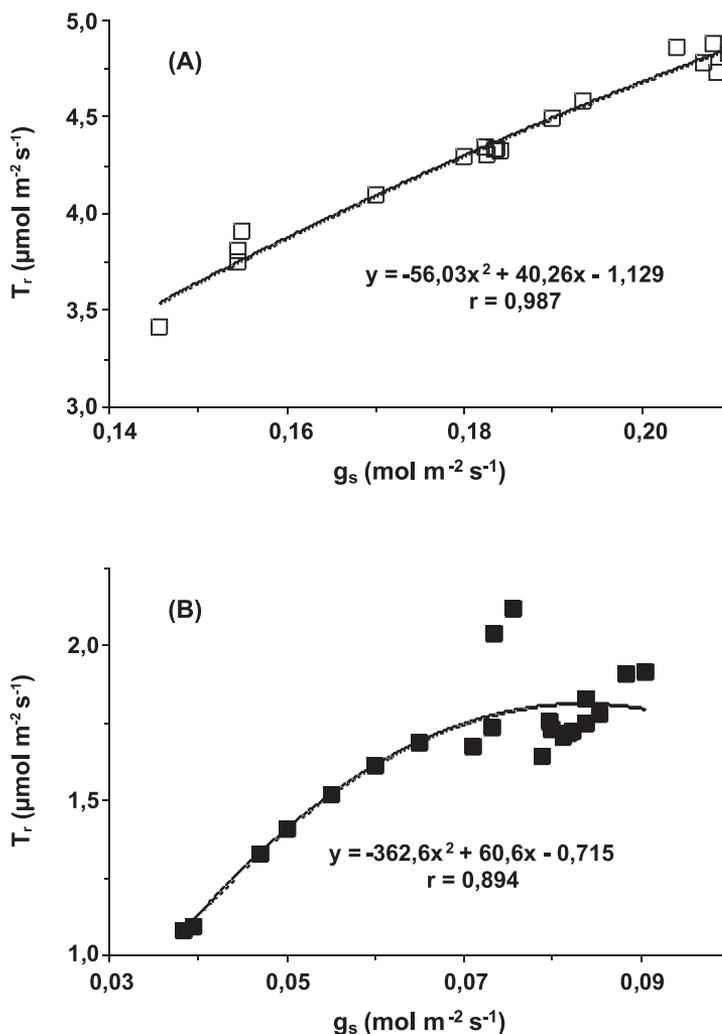
$A_{\max}$  y  $g_s$  tanto en individuos juveniles ( $r = 0,76$  p < 0,01) como en adultos ( $r = 0,78$  p < 0,01). Por su parte,  $T_r$  y  $g_r$  mostraron una mejor correlación en los ejemplares jóvenes ( $r = 0,97$  p < 0,001) que en los adultos ( $r = 0,87$  p < 0,01) (Fig. 3A, B). No obstante, la alta correlación encontrada para ambos ejemplares pone de manifiesto la existencia de un fuerte control estomático de la pérdida de agua por transpiración. Los valores de  $EUA_i$  y  $g_s$  mostraron una correlación negativa tanto en individuos juveniles ( $r = 0,78$  p < 0,01) como en plantas adultas ( $r = 0,85$  p < 0,01) (Fig. 4A, B). Correlaciones negativas entre  $EUA_i$  y  $g_s$  también fueron comunicadas para algunas especies arbustivas otras especies (Liang y Maruyama, 1995; Monclus *et al.*, 2005).

#### B) RESPUESTA DE LA ASIMILACIÓN FOTOSINTÉTICA (AF) A LA RADIACIÓN FOTOSINTÉTICAMENTE ACTIVA (RFA)

En la Fig. 5 se observa que los ejemplares jóvenes muestran niveles mayores de asimilación fotosintética a saturación que los ejemplares adultos. En consistencia, el punto de saturación por luz (PSL) fue mayor en las plantas jóvenes (950 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) que en las adultas (750 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) (Tabla 2). La diferencia observada estaría relacionada a la diferente cantidad de RFA que reciben ambos tipos de ejemplares. En efecto, como las especies de *Alnus* se consideran como pioneras, las plantas jóvenes estarían recibiendo más RFA por hallarse en sitios casi totalmente despejados, por lo que su PSL sería más elevado. El hecho de que las especies de *Alnus* sean consideradas como pioneras, significa que pasan por diferentes escenarios de luz e irradiación durante su

**Tabla 2.** *Alnus acuminata*. PSL: punto de saturación por luz, PCL: punto de compensación por luz,  $\Phi_{CO_2}$ : eficiencia cuántica de la fotosíntesis, Rn: respiración nocturna,  $\theta$ : curvatura,  $A_{\max}$ : Asimilación fotosintética máxima, ETR: Tasa máxima de transporte de electrones.

	PSL (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	PCL (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	$\Phi_{CO_2}$ (mol mol <sup>-1</sup> )	Rn (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	$\theta$	RN / $A_{\max}$	ETR <sub>max</sub> (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )
Aliso joven	950	15,20	0,08	1,49	0,71	0,106	117,8
Aliso adulto	750	13,38	0,07	1,10	0,74	0,099	94,30



**Fig. 3 A y B.** *Alnus acuminata*. Relación entre transpiración ( $T_r$ ) y conductancia estomática ( $g_s$ ) para ejemplares jóvenes (A) y adultos (B). Cada punto representa el promedio de 5 árboles diferentes con 4-5 mediciones por árbol.

desarrollo y crecimiento. En este sentido, existen antecedentes que demuestran que en una etapa temprana de la sucesión, las especies arbóreas se aclimatan a los sitios abiertos donde se están desarrollando, incrementado su capacidad fotosintética (Bazzaz y Carlson, 1982; Vieira, 1996); lo que resulta coincidente con lo observado para *A. acuminata*. Sin embargo, de acuerdo a Goldstein *et al.* (2016) el paso de *A. acuminata* por diferentes escenarios de luz podría no implicar necesariamente que estemos frente a “hojas de sol” y “hojas de sombra” (Walters,

2005); sino más bien frente a una especie que en los estadios juveniles es “demandante de sol” y en los estadios maduros se comporta como “tolerante a la sombra”. De este modo podría explicarse el menor valor de PSL observado en los ejemplares adultos de “aliso”. Por otra parte, dentro de los bosques y aún dentro del follaje de un mismo árbol, existen variaciones espacio-temporales en la disponibilidad de luz; por lo que la mayoría de las especies tienen hojas con comportamientos ecofisiológicos intermedios entre las dos categorías mencionadas (Campanello *et*

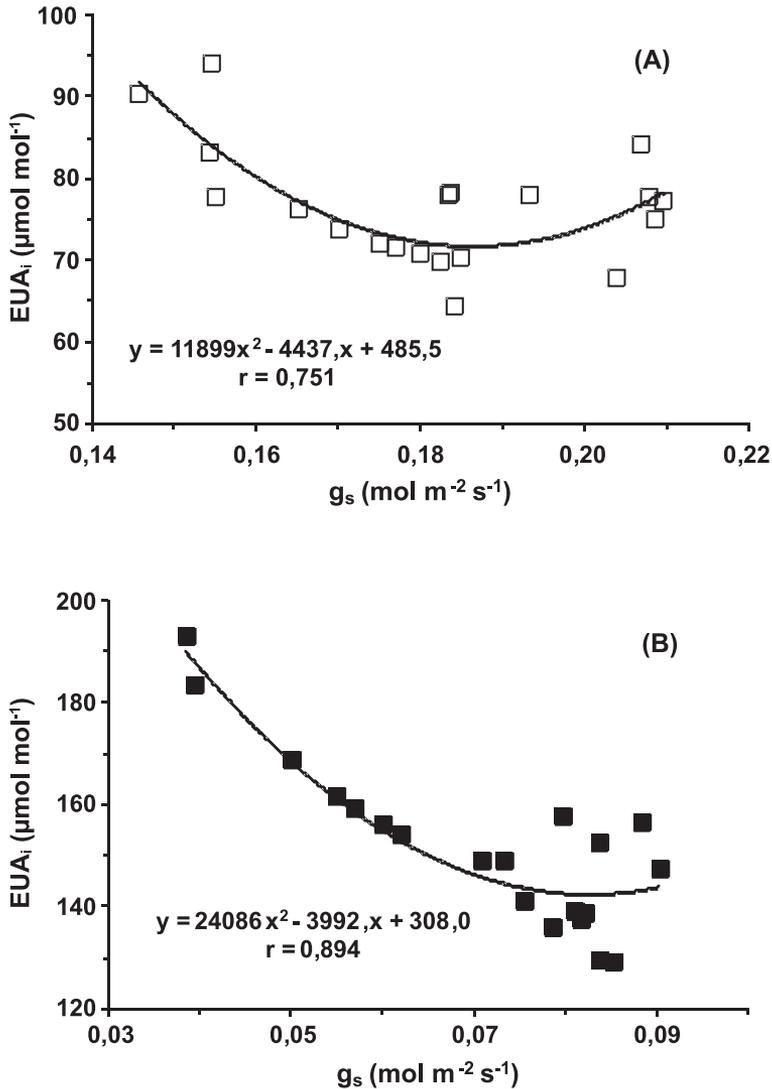


Fig. 4 A y B. *Alnus acuminata*. Relación entre la  $EUA_i$  y  $g_s$ . Ejemplares jóvenes (A) y adultos (B). Cada punto representa el promedio de 5 árboles diferentes con 4-5 mediciones por árbol.

*al.*, 2011; Goldstein *et al.*, 2016). Los valores del punto de compensación por luz (PCL), que corresponde al valor de RFA en el cual la fotosíntesis neta es igual a cero, fueron  $15,22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (plantas jóvenes) y  $13,38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (plantas adultas), respectivamente (Tabla 2). Valores de  $9,29 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fueron informados por Poole *et al.* (2000) para ejemplares jóvenes de *Alnus glutinosa* cultivados en condiciones controladas (Poole *et al.*, 2000). En este sentido, se ha demostrado que en diversas especies arbó-

reas el PCL resulta más elevado en “hojas de sol” que en “hojas de sombra” como fue demostrado en *Swietenia macrophylla* y *Dipteryx odorata* (Marenco *et al.*, 2001). Considerando los valores de  $\theta$  calculados para ejemplares jóvenes (0,71) y adultos (0,74) de *A. acuminata* y la  $A_{\text{max}}$  medida para ambos tipos de plantas, puede asumirse que las hojas de los ejemplares jóvenes se estarían comportando como “hojas de sol” y la de los adultos como “hojas de sombra”. Resultados similares fueron comunicados para la espe-

cie tropical *S. macrophylla* (Marengo *et al.*, 2001). Sin embargo, el análisis estadístico no mostró variaciones de significación entre ambos valores de  $\theta$ , por lo que la luz incidente no tendría efecto sobre el parámetro de convexidad. Así estudios complementarios son necesarios a fin de clarificar el comportamiento ecofisiológico de los ejemplares juveniles y adultos de aliso. En relación a la eficiencia cuántica de la fotosíntesis ( $\Phi_{CO_2}$ ) la misma no presenta diferencias significativas entre los ejemplares jóvenes ( $0,08 \text{ mol mol}^{-1}$ ) y adultos ( $0,07 \text{ mol mol}^{-1}$ ). Para el caso de *A. glutinosa* creciendo en condiciones controladas se informó un valor de  $0,037 \text{ mol mol}^{-1}$  (Poole *et al.* 2000). Los resultados obtenidos en el presente trabajo resultaron coincidentes con la hipótesis que sostiene que el valor de ( $\Phi_{CO_2}$ ) en “hojas de sol” y “hojas de sombra” es insensible a las condiciones de luz durante el desarrollo de las plantas, es decir su valor resulta similar en ambos tipos de hojas (Ramos y Grace, 1990; Valladares *et al.*, 1997). En lo que respecta a la respiración nocturna ( $R_n$ ), la misma fue más alta (26,2%) en los ejemplares jóvenes que en los adultos (Tabla 2). El valor más alto de  $R_n$  en los ejemplares jóvenes estaría relacionado a una mayor tasa de crecimiento y la consecuente necesidad de aportar energía para la formación de nuevos tejidos. Variaciones similares en el valor de  $R_n$  fueron observadas en *S. macrophylla* y *D. odorata* creciendo bajo dos regímenes de luz en la Amazonia Brasileira (Marengo *et al.*, 2001). La relación  $R_n/A_{max}$  no mostró variaciones de significación entre ejemplares jóvenes y adultos. Los valores correspondientes a la tasa máxima de transporte de electrones ( $ETR_{max}$ ) fueron más altos en los ejemplares jóvenes ( $117,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en los adultos ( $94,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Tabla 2). Asimismo la ( $ETR_{max}$ ) mostró una fuerte correlación positiva con la  $A_{max}$  (dato no mostrado). Es decir a mayor tasa fotosintética, mayor es el valor de  $ETR_{max}$ . Correlaciones positivas entre ( $ETR_{max}$ ) y  $A_{max}$  también fueron comunicadas para otras especies de árboles que crecen en regiones subtropicales (Goldstein *et al.*, 2016). De este modo, siguiendo la ter-

minología de Goldstein *et al.* (2016), los valores de  $ETR_{max}$  calculados para *A. acuminata* ubicarían a los ejemplares jóvenes dentro del grupo “demandantes de sol” y a los ejemplares adultos dentro del grupo “tolerantes a la sombra”. Sin embargo, esta clasificación resultaría temporaria ya que los ejemplares jóvenes (“demandantes de sol”) con el tiempo pasarán a la categoría de “tolerantes a la sombra” debiendo ajustar su morfología y fisiología a la nueva situación.

### C) POTENCIAL HÍDRICO ( $\Psi$ )

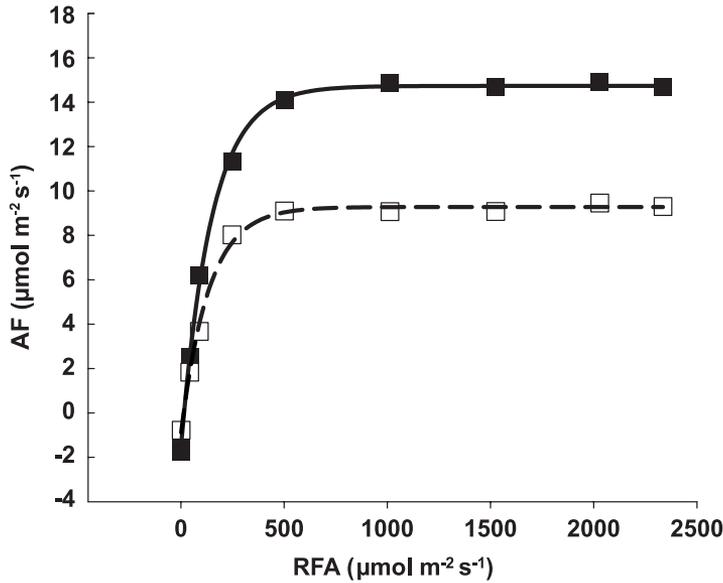
El potencial hídrico ( $\Psi$ ) medido en horas de la mañana entre las 9:00 y 11:00 no mostró diferencias significativas entre ambos tipos de plantas, oscilando entre 0,96 y 1,31 MPa (promedio 1,10 MPa) para los individuos juveniles y entre 0,86 y 1,36 MPa (promedio 1,18 MPa) para los adultos. Valores similares de  $\Psi$  fueron comunicados para *A. formosana* creciendo en Taiwan, entre 2000 y 2400 m snm (Liao y Weng, 2002).

### D) AREA FOLIAR ESPECÍFICA (AFE), 1/AFE (MASA FOLIAR ESPECÍFICA, MFE), CONTENIDO DE NITRÓGENO FOLIAR Y ESPESOR DE HOJA

En la Tabla 3 se resumen los datos de AFE, MFE y contenido de nitrógeno foliar en ejemplares jóvenes y adultos de *A. acuminata*. Los ejemplares jóvenes presentan un AFE 32,3% mayor que el de los adultos. Esto

**Tabla 3.** *Alnus acuminata*. Área Foliar Específica (AFE), 1/AFE y contenido de nitrógeno foliar en ejemplares jóvenes y adultos bajo las mismas condiciones ambientales. Los valores entre paréntesis son la desviación estandar del promedio correspondiente a 5 árboles diferentes con 10 muestras por árbol. Las determinaciones de nitrógeno se realizaron por triplicado.

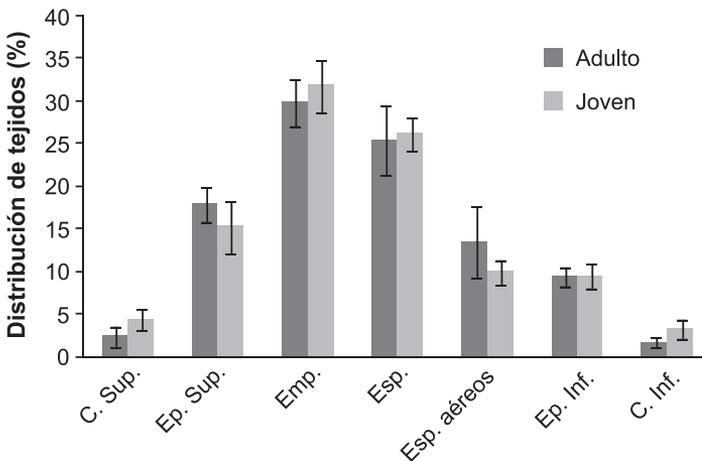
	AFE ( $\text{cm}^2 / \text{g PS}$ )	1/AFE ( $\text{mg PS} / \text{cm}^2$ )	$\text{N}_2$ foliar (%)
Aliso joven	232,1 (29,8)	4,36 (0,5)	4,2
Aliso adulto	157,2 (21,7)	6,46 (0,9)	3,2



**Fig. 5.** *Alnus acuminata*. Respuesta de la asimilación fotosintética (AF) a la radiación fotosintéticamente activa (RFA) creciente en ejemplares jóvenes y adultos. Cada punto representa el promedio de 5 árboles diferentes con 5 lecturas por planta. La barra representa la desviación estandard.

significa, en términos de inversión de carbono, que los ejemplares adultos invierten más carbono para lograr una superficie de 1 cm<sup>2</sup> de hoja. En efecto, la MFE resulta de 6,46 mg /cm<sup>2</sup> en los ejemplares adultos contra

4,36 mg/cm<sup>2</sup> en los jóvenes. El AFE es un parámetro que se correlaciona directamente con el espesor de la hoja, en ese sentido la lámina de los ejemplares adultos resultó ser un 17,5% más gruesa que la de los ejem-



**Fig. 6.** Distribución porcentual de los tejidos foliares en ejemplares adultos y jóvenes de *A. acuminata*. Las columnas representan el promedio de tres ejemplares distintos y las barras la desviación estandard. En cada ejemplar se realizaron mediciones en 10 lugares diferentes de la lámina foliar. C. Sup.: Cutícula superior; E. Sup. Epidermis superior (células epidérmicas y subepidérmicas); Emp.Sup.: empalizada superior; Esp. : Tejido esponjoso; Ep. Inf.: Epidermis inferior y C. Inf.: Cutícula inferior.

plares jóvenes (139, 9  $\mu\text{m}$  contra 115,4  $\mu\text{m}$ , respectivamente) (Fig. 6). Por otro lado, el porcentaje de nitrógeno foliar fue mayor en los ejemplares jóvenes (4,2%) que en los adultos (3,2%). Valores de  $\text{N}_2$  foliar algo superiores al 3% fueron comunicados por Muthuri *et al.* (2009) para ejemplares jóvenes de *A. acuminata* creciendo en zonas semiáridas de Kenya a 1520 m snm. En consonancia con esta suposición, el mayor contenido de  $\text{N}_2$  foliar de los ejemplares jóvenes de *A. acuminata* se corresponde con una tasa más alta de asimilación de  $\text{CO}_2$  (mayor  $A_{\text{max}}$ ) (Fig. 1 y Tabla 3).

#### E) PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS (CLOROFILA Y CAROTENOIDES)

El contenido de pigmentos fotosintéticos: clorofila *a*, *b* y total (*a+b*) y carotenoides, resultó significativamente más alto en los ejemplares jóvenes de “aliso” en comparación a los adultos. La relación Cl *a*/Cl *b* al igual que la relación Car/Cl total, no mostraron variaciones de significación entre ambos tipos de planta (Tabla 4).

El contenido más alto de clorofila *a* y *b* en los individuos juveniles de “aliso” se relaciona directamente a la mayor tasa de fotosíntesis registrada en estos ejemplares. Sin embargo al analizar los contenidos individuales de ambas formas de clorofila, se observa que tanto la *a* muestran similares contenidos que las plantas adultas. Este hecho resulta de mucha significación por cuanto la isoforma *b* de la clorofila incrementa fuertemente su contenido en “hojas de sombra” (Lichtenthaler y Babani, 2004).

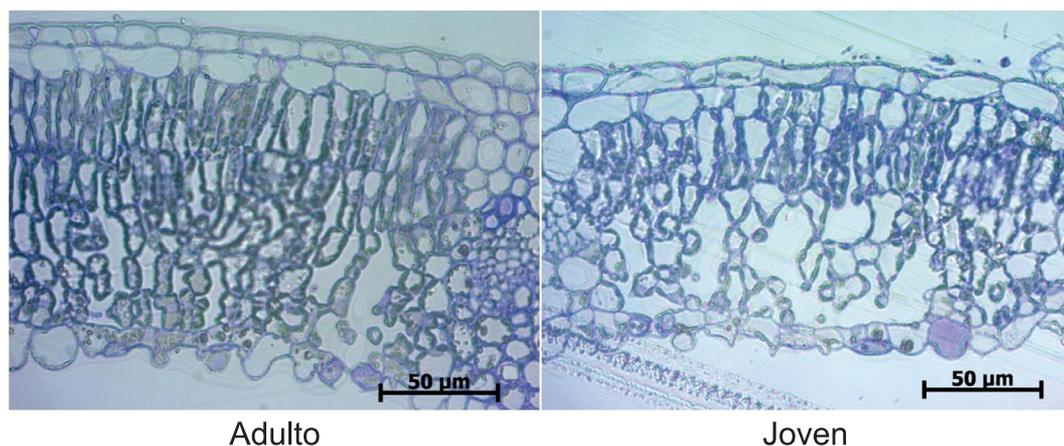
De este modo puede asumirse que las plantas de “aliso” analizadas en este estudio no se corresponden realmente a plantas con “hojas de sol” (jóvenes) y plantas con “hojas de sombra” (adultas); lo que indicaría que las hojas de los diferentes ejemplares estudiados no están totalmente adaptados a luz ni a sombra y por el contrario se trata de estadios transicionales desde una forma pionera (ejemplares jóvenes desarrollándose en lugares abiertos) hacia formas más estables (ejemplares adultos formando bosques). Por lo tanto, sería más correcto hablar de aclimatación de las hojas a las condiciones ambientales circundantes. Por su parte, el mayor contenido de carotenoides en los ejemplares jóvenes podría estar relacionado con la protección del aparato fotosintético frente al daño fotooxidativo causado por la mayor cantidad radiación solar que reciben las hojas de estos ejemplares (Lichtenthaler, 2007; Nisar *et al.*, 2015).

#### F) ANATOMÍA FOLIAR, DENSIDAD ESTOMÁTICA Y TAMAÑO DE LOS ESTOMAS

En el caso de *A. acuminata* la disposición de las hojas en ambos tipos de ejemplares, con porte distinto según la edad de la planta, jugaría un papel importante en la exposición a la radiación solar; por lo que sería esperable la existencia no solo de variaciones a nivel fisiológico tal como fue demostrado en este trabajo sino también a nivel anatómico. En ese sentido, el estudio anatómico de las hojas de ambos tipos de ejemplares de *A. acuminata* reveló importantes diferencias a nivel tisular. Si bien en ambos casos se trata

**Tabla 4.** Densidad, tamaño y superficie estomática. D.E. Densidad estomática; T.E. Tamaño estomático; S.E. Superficie estomática. [\*] diferencia significativa con  $p \leq 0,05$ ; [\*\*] diferencia significativa con  $p \leq 0,01$ .

	D.E. (estomas/mm <sup>2</sup> )	T.E.		S.E. ( $\mu\text{m}^2$ )
		Largo ( $\mu\text{m}$ )	Ancho ( $\mu\text{m}$ )	
Aliso joven	217,4 (29,7)*	19,5 (1,1)**	16,4 (1,4)**	251,2 (31,2)**
Aliso adulto	164,5 (26,6)*	24,9 (1,0)**	20,6 (0,6)**	401,7 (23,6)**



**Fig. 7.** *Alnus acuminata*. Transcorte de lámina foliar de ejemplar adulto y joven donde se muestran la diferencia en la distribución porcentual de los tejidos.

de una especie con una disposición de tejidos típica de las especies C3 (dorsiventral, hipostomática), su distribución porcentual reveló diferencias entre individuos juveniles y adultos.

Tanto la epidermis superior (la cuál comprende dos estratos celulares, el segundo al cual llamaremos de células sub-epidérmicas ya que desconocemos si se trata de una hipodermis o una epidermis pluriestratificada según su origen ontogenético) e inferior, parénquima en empalizada y esponjoso, así como los espacios aéreos presentaron mayores dimensiones en los ejemplares adultos (Fig. 6 A, B). Es interesante resaltar que tanto en los ejemplares adultos como jóvenes se observa una capa de células subepidérmicas, de aspecto cubico-cuadrangular (adultos) a ligeramente elongadas anticlinalmente (jó-

venes) (Fig. 6 A, B). Características histológicas similares de *A. acuminata* fueron comunicadas con anterioridad por Ponessa y Rodríguez (1997). En relación a este hecho, Lambers *et al.* (1998) considera que el tejido subepidérmico podría actuar como una lente que concentraría la luz sobre los cloroplastos del mesófilo, favoreciendo así la fotosíntesis. En ese sentido los ejemplares adultos presentan 3 capas de células en empalizada con una disposición más compacta que la observada en los ejemplares jóvenes, que por otra parte presentan 2-3 capas de células en empalizada. De este modo la luz penetraría más profundamente en las hojas jóvenes, lo que redundaría en una mayor captación de luz por los cloroplastos. El “aliso” es una especie hipostomática (estomas sólo en la epidermis inferior) con una den-

**Tabla 5.** *Alnus acuminata*. Contenido de clorofilas y carotenoides. Cl a: clorofila a; Cl b: clorofila b; Cl tot: clorofila total y Carot.: carotenoides. Cada valor representa el promedio de 5 plantas distintas con 5 determinaciones por planta. El valor entre paréntesis corresponde a la desviación estándar. [\*\*]: diferencia significativa con  $P \leq 0,01$ , [\*]: diferencia significativa con  $P \leq 0,05$ , ns: diferencia no significativa.

	Cl a ( $\mu\text{g} / \text{gPS}$ )	Cl b ( $\mu\text{g} / \text{gPS}$ )	Cl tot (a+b) ( $\mu\text{g} / \text{gPS}$ )	Cl a / Cl b	Carot. ( $\mu\text{g} / \text{gPS}$ )	Carot. / Cl total
Aliso joven	2903,4 (67,1)**	1068,7 (75,8)**	3972,1 (126,4)**	2,7 (0,2) ns	496,2 (50,5) ns	0,125
Aliso adulto	2546,4 (38,1)**	922,1 (59,4)**	3468,6 (91,9)**	2,8 (0,2) ns	458,8 (52,5) ns	0,126

alidad estomática significativamente más alta (+24%) en los ejemplares jóvenes (Tabla 5). Sin embargo, la dimensiones de los estomas (largo y ancho) son mayores en los ejemplares adultos, lo que podría considerarse como una estrategia adaptativa para compensar el menor número de estomas comparado al de los individuos juveniles.

### CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio han puesto de manifiesto la influencia que ejerce la luz sobre la fisiología y anatomía de *A. acuminata*, una especie pionera que pasa por diferentes estadios sucesionales comenzando como plántulas en sitios degradados desprovistos de vegetación, siguiendo como plantas jóvenes que crecen en ambientes abiertos hasta convertirse en una formación boscosa con otras especies acompañantes. El estudio reveló una alta correspondencia entre las estructuras foliares y la actividad fotosintética mediado por la radiación solar, lo que le permitiría a este especie adaptar su desarrollo y crecimiento según el estadio sucesional en el que se encuentre.

### AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Fundación Miguel Lillo (FML) por el apoyo a este tipo de investigaciones bajo el proyecto “*Estudios ecofisiológicos en especies que se repiten en gradientes altitudinales y latitudinales*” lo mismo que a las Dras. Graciela Ponessa y María I. Mercado (Instituto de Morfología de la FML) por las sugerencias recibidas y por el apoyo con el material óptico necesario (microscopio y cámara). Al Dr. C. Grosse, del Instituto de Física de la Universidad Nacional de Tucumán (UNT), por su ayuda en la elaboración de un programa específico para el cálculo de los parámetros fotosintéticos derivados de la curva de respuesta fotosintética a la radiación fotosintéticamente activa.

### BIBLIOGRAFÍA

Balza Vioria M. 1959. Estudio sobre el aliso y su regeneración natural en el valle del Alto Chama. Trabajo Especial. Facultad

- de Ciencias Forestales. Universidad de Los Andes, Venezuela, 41 pp.
- Bazzaz F. A., Carlson R. W. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54: 313-316.
- Bell D. A. 1987. Distribución de los Bosques de aliso (*Alnus acuminata* H.B.K.) en la Provincia de Tucumán-Argentina. Seminario de Grado. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina, 107 pp.
- Bianchi A. R., Yañez C. E. 1992. Las precipitaciones en el Noroeste Argentino. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). 2ª edición, Buenos Aires, Argentina, 383 pp.
- Bond B. 2000. Age-related changes in photosynthesis of woody plants. *Trends in Plant Science* 5: 349-353.
- Cavender-Bares J., Bazzaz F. A. 2000. Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* 124: 8-18.
- Cabrera A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Fascículo 1. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. 2ª edición. Tomo II. Editorial ACME SACI. Buenos Aires, Argentina, 85 pp.
- Cabrera A. L., Willink A. 1980. Biogeografía de América Latina. Serie de Biología, Monografía N° 13. Secretaría Gral. O.E.A. Programa Regional de Desarrollo Científico y Técnico. Washington, USA, 122 pp.
- Chappelle E. W., Kim M. S., McMurtrey III J. E. 1992. Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): an algorithm for the remote estimation of the concentrations of chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, and carotenoids in soybean leaves. *Remote Sensing of Environment* 39: 239-247.
- Campanello P. I., Gatti M. G., Montti L., Villagra M., Goldstein G. 2011. Ser o no ser tolerante a la sombra: economía de agua y carbono en especies arbóreas del Bosque Atlántico (Misiones, Argentina). *Ecología Austral* 21: 285-300.
- Cristiano P. M., Madanes N., Campanello P. I., di Francescantonio D., Rodríguez S. A., Zhang Y. J., Oliva Carrasco L., Goldstein G. 2014. High NDVI and potential canopy photosynthesis of South American subtropical forests despite seasonal changes in leaf area index and air temperature. *Forests* 5: 287-308.

- Dang Q. L., Xie C. Y., Ying C., Guy R. D. 1994. Genetic variation of ecophysiological traits in red alder (*Alnus rubra* Bong.). Canadian Journal of Forest Research 24: 2150-2156.
- Dizeo de Strittmater C. G. 1973. Nueva técnica de diafanización. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 15: 126-129.
- Evans J. R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. Oecologia 78: 9-19.
- Field C., Mooney H. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish, T.J. (ed.), On the Economy of Form and Function. Cambridge University Press, Cambridge, England, pp. 25-55.
- Grau A. 1985. La expansión del aliso del cerro (*Alnus acuminata* H.B.K. ssp. *acuminata*) en el Noroeste de Argentina. Lilloa 36: 238-247.
- Goldstein G., Santiago L. S., Campanello P. I., Avalos G., Zhang Y. J., Villagra M. 2016. Facing Shortage or Excessive Light: How Tropical and Subtropical Trees Adjust Their Photosynthetic Behavior and Life History Traits to a Dynamic Forest Environment. In: Goldstein, G. and L.S. Santiago (eds.), Tropical Tree Physiology. Adaptations and Responses in a Changing Environment. Springer International Publishing. Switzerland, pp. 319-336
- García-Núñez C., Azócar A., Rada F. 1995. Photosynthetic acclimation to light in juveniles of two cloud forest tree species. Trees 10: 114-124.
- González J. A., Ponessa G., Torres de Plaza M., Parrado M., Arias M., Benítez de Parra L. 1998. Variaciones en la morfología foliar de *Podocarpus parlatorei* Pilger (Podocarpaceae), según la posición espacial de la hoja en la copa. Lilloa 39: 129-135.
- Grosse C. 2014. A program for the fitting of Debye, Cole-Cole, Cole-Davidson, and Havriliak-Negami dispersions to dielectric data. Journal of Colloid and Interface Science 419: 102-106.
- Hueck K. 1954. Der Anden-Erlenwald [Die *Alnus jorullensis*-assoziation in der Provinz Tucuman-Argentinien]. Angew Pflanzent Soziologie Festschrift Aichinger 1: 172-512.
- Kenzo T., Ichie T., Watanabe Y., Yoneda R., Ninomiya I., Koike T. 2006. Changes in photosynthesis and leaf characteristics with tree height in five dipterocarp species in a tropical rain forest. Tree Physiology 26: 865-873.
- Lambers H., Chapin III F. S., Pons T. L. 1998. Plant Physiological Ecology. Springer-Verlag, New York, USA, 540 pp.
- Larcher W. 2003. Physiological Plant Ecology. 4th ed. Springer Verlag, Berlin, Germany, 513 pp.
- Liang N. S., Maruyama K. 1995. Interactive effects of CO<sub>2</sub> enrichment and drought stress on gas exchange and water-use efficiency in *Alnus firma*. Environmental and Experimental Botany 35: 353-361.
- Liao T. S., Weng J. H. 2002. Ecophysiological characteristics of Taiwan alder (*Alnus formosana*) seedlings adapted to the subtropical region. Tree Physiology 22: 355-362.
- Lichtenthaler H. K., Babani F. 2004. Light Adaptation and Senescence of the Photosynthetic Apparatus. Changes in Pigment Composition, Chlorophyll Fluorescence Parameters and Photosynthetic Activity. In: Papageorgiou, G.G. Govindjee (eds.), Chlorophyll Fluorescence: a Signature of Photosynthesis. Springer Verlag, Dordrecht, Netherlands, pp. 713-736.
- Lichtenthaler H. K. 2007. Biosynthesis, accumulation and emission of carotenoids,  $\beta$ -tocopherol, plastoquinone and isoprene in leaves under high photosynthetic irradiance. Photosynthetic Research 92: 163-179.
- McDowell N., Licata J., Bond B. 2005. Environmental sensitivity of gas-exchange in different sized-trees. Oecologia 145: 9-20.
- Marengo R. A., Gonçalves J. F. C., Vieira G. 2001. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. Tree Physiology 21: 1311-1318.
- Monclus R., Dreyer E., Villar E. M., Delmotte F. M., Delay D., Petit J. M., Barbaroux C., LeThiec D., Bréchet C., Brignolas F. 2005. Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* x *Populus nigra*. New Phytologist 169: 765-777.
- Meyer T., Weyranch W. K. 1966. Guía para Dos Excursiones Biológicas en la Provincia de Tucumán. Miscelánea 23. Instituto Miguel Lillo. UNT, Argentina.
- Muthuri C. W., Ong C. K., Craigan J., Mati B. M., Ngumi V. W., Black C. R. 2009. Gas exchange and water use efficiency of trees and maize in agroforestry systems in semi-arid Kenya. Agriculture, Ecosystem and Environment 129: 497-507.
- Nabeshima E., Hiura T. 2008. Size-dependency in hydraulic and photosynthetic

- properties of tree Acer species having different maximum sizes. *Ecological Research* 23: 281-288.
- Nisar N., Li L., Lu S., Khin N. C., Pogson B. J. 2015. Carotenoid metabolism in plants. *Molecular Plant* 8: 68-82.
- Ögren E. 1993. Convexity of the photosynthetic light-response curve in relation to intensity and direction of light during growth. *Plant Physiology* 101: 1013-1019.
- Parkhurst D. F. 1982. Stereological methods for measuring internal leaf structure variables. *American Journal of Botany* 69: 31-39.
- Pereira D. C., Barros C. F., Scarano F. R. 2009. In situ variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. *Acta Botanica Brasiliensis* 23: 267-273.
- Piper F. I., Cavieres L. A. 2010. Gas exchange of juvenile and mature trees of *Alnus jorullensis* (Betulaceae) at sites with contrasting humidity in the Venezuelan Andes. *Ecological Research* 25: 51-58.
- Ponessa G., Rodríguez C. A. 1997. Morfología foliar en *Alnus acuminata* H.B.K. (Betulaceae). *Acta Científica Venezolana* 48: 35-41.
- Poole I., Lawson T., Weyers J. D. B., Raven J. A. 2000. Effect of elevated CO<sub>2</sub> on the stomatal distribution and leaf physiology of *Alnus glutinosa*. *New Phytologist* 145: 511-521.
- Ramos G., Grace J. 1990. The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical trees from Mexico. *Functional Ecology* 4: 667-677.
- Rawson H. M., Begg J. E., Woodward R. G. 1977. The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Planta* 134: 5-10.
- Schulte M., Offer C., Hansen U. 2003. Induction of CO<sub>2</sub>-gas exchange and electron transport: comparison of dynamic and steady-state responses in *Fagus sylvatica* leaves. *Trees* 17: 153-163.
- Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. 2005. Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos. Informe Nacional. Buenos Aires, Argentina, 117 pp.
- Thomas S. C., Winner W. E. 2002. Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. *Tree Physiology* 22: 117-127.
- Valladares F., Allen M. T., Pearcy R. W. 1997. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111: 505-514.
- Vervoorst F. 1982. Noroeste. En: Conservación de la Vegetación Nativa de la República Argentina. Serie de Conservación de la Naturaleza 2: 9-24. Fundación Miguel Lillo, Tucumán. Argentina.
- Vides Almonacid R. 1985. Estudio comparativo de las taxocenosis de aves de los bosques de aliso de Tucumán. Seminario de Grado. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto M. Lillo. UNT, Argentina, 252 pp.
- Vieira G. 1996. Gap dynamics in managed Amazonian forest: structural and eco-physiological aspects. Ph.D. Thesis, Oxford University, Oxford, England, 162 pp.
- Walters R. G. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany* 56: 435-447.
- Wellburn A. R. 1994. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* 144: 307-313.
- Yu G. R., Chen Z., Piao S. L., Peng C. H., Ciais P., Wang Q. F., Li X. R., Zhu X. J. 2014. High carbon dioxide uptake by subtropical forest ecosystems in the East Asian monsoon region. *Proceeding of the National Academy of Science of the United States of America* 111: 4910-4915.
- Zhang Y. J., Cristiano P. M., Zhang Y. F., Campanello P. I., Tan Z. H., Zhang Y. P., Cao K. F., Goldstein G. 2016. Carbon Economy of Subtropical Forests. In: Goldstein, G. and L.S. Santiago (eds.), *Tropical Tree Physiology. Adaptations and Responses in a Changing Environment*. Springer International Publishing. Switzerland, pp. 337-355.
- Zuccardi R. B., Fadda G. S. 1992. Bosquejo agrológico de la provincia de Tucumán. Miscelánea N° 86. Facultad de Agronomía y Zootecnia, UNT, Argentina, 63 pp.