

Variación del índice de contenido de clorofila de cinco especies de plantas bajo diferentes regímenes lumínicos establecidas en un sotobosque neotropical de Venezuela

Change the chlorophyll content index of five plant species under different light regimes established in a neotropical understory of Venezuela

Sairo Rangel Marquina*, Juan Pablo Uzcátegui-Varela*

Resumen

Objetivo: Evaluar la aclimatación a cambios en el ambiente lumínico en condiciones de campo, usando como indicador el índice de contenido de clorofila (ICC). **Metodología:** Con el empleo del medidor portátil de clorofila MCC-200 Opti-Sciences se llevaron a cabo dos experiencias; la primera consistió en determinar los ICC en plantas bajo condiciones lumínicas contrastante de sombra y plena exposición solar, utilizando cuatro especies del orden Zingiberales *Heliconia bihai*, *Heliconia latispatha*, *Heliconia platystachys* y *Calathea lutea*. Se seleccionaron doce individuos por cada condición lumínica y se hicieron medidas una vez al mes por tres meses continuos, los resultados se analizaron a través de la prueba U de Mann-Whitney. La segunda experiencia consistió en evaluar cambios en los valores del ICC a lo largo del día, producto de cambios en las propiedades ópticas de la hoja, se utilizó la especie *Syngonium vellozianum* (Familia: Araceae). Se realizaron medidas a las 10:00, 12:00, 14:00 y 16:00 h. Los resultados se analizaron a través de una prueba estadística Kruskal-Wallis. **Resultado:** Para las cuatro especies estudiadas, se registró un ICC diferente entre las poblaciones de sombra y sol ($p < 0,05$) siendo en todos los casos mayor en sombra, por otro lado, los cambios a lo largo del día en *S. vellozianum* no presentaron diferencia significativa ($p > 0,05$). **Conclusión:** El ICC en las plantas estudiadas en condiciones de campo es un buen indicador de la aclimatación a los cambios lumínico y permite medir el ajuste del contenido de clorofila a lo largo del tiempo en condiciones de campo.

Palabras clave: Clorofila, Clorofilómetro, Estudios ecológicos, MCC-200 Opti-Sciences.

Abstract

Objective: To evaluate the chlorophyll content index (CCI) in field conditions as an indicator of acclimatization in changes in the light environment. **Methodology:** with the use of portable chlorophyll meter MCC-200 Opti-Sciences two experiences were carried out; the first consisted in determining the CCI in plants under conditions contrasting light, shade and full solar exposure, using four species of the order Zingiberales *Heliconia bihai*, *Heliconia latispatha*, *Heliconia platystachys* and *Calathea lutea*. The results were analyzed through the Mann-Whitney U test. The second experience consisted of evaluating if the values of the CCI change throughout the day, product of changes in the optical properties of the leaf, using the species *Syngonium vellozianum* (Family: Araceae). Twelve individuals were selected for each light condition and measurements were taken once a month for three continuous months, measurements were taken at 10:00, 12:00, 14:00 and 16:00 h. The results were analyzed through a Kruskal-Wallis statistical test. **Results:** for the four species studied, a different CCI was recorded between the shade and sun populations ($P < 0.05$), being in all cases greater for the shade, on the other hand, the changes throughout the day in *S. vellozianum* no presentation significant difference ($P > 0.05$). **Conclusion:** The CCI in the plants studied under field conditions is a good indicator of acclimatization to light changes and allows measuring the adjustment of the chlorophyll content over time in field conditions.

Keywords: Chlorophyll, Chlorophyll meter, Ecological studies, MCC-200 Opti-Sciences.

* Universidad Nacional Experimental Sur del Lago "Jesús María Semprum" (UNESUR) Núcleo La Victoria. Grupo de investigación: Ciencia Animal y Plantas Tropicales. Mérida, Venezuela. Autor correspondencia: e-mail: rangels@unesur.edu.ve
Fecha recepción: Mayo 17, 2018 Fecha aprobación: Julio 12, 2018 Editora Asociada: Torres-Torres M.

Introducción

El contenido de clorofila representa un indicador acertado cuando se trata de evaluar el nivel de estrés en las plantas y por tanto el potencial para la captación de CO₂, así como el desarrollo general de los tejidos, de esta manera, monitoreando el contenido de clorofila, se puede facilitar la administración de fertilizantes, la salud de los bosques y la respuesta a ambientes estresantes (Franiel y Babczyńska 2011).

Los medidores de contenido de clorofila (MCC) miden de forma indirecta los valores de clorofila y han sido utilizados ampliamente en plantas de cultivo (Cate y Perkins 2003), sin embargo, su uso en estudios ecológicos de campo puede ser limitado debido principalmente a que la historia ambiental de las plantas es desconocida y, el alto número de variables que intervienen. No obstante, se presentan como una buena herramienta para el muestreo y evaluación de grandes poblaciones vegetales (Biber 2007).

Los MCC se basan en las propiedades ópticas de la hoja, por lo que trabajan en base a la reflectancia y la transmitancia de la luz emitida por el sensor, y el índice de contenido de clorofila (ICC) es relativo a la absorbancia debida a la clorofila presente en el tejido (Carter y Knapp 2001, Opti-Sciences 2010), pero estos valores son afectados en gran medida por las características fisiológicas de la hoja, tales como: estructura celular, movimiento de los cloroplastos, estado hídrico, tipo de superficies y tamaño foliar (Martínez y Guiamet 2004, Biber 2007).

Carter y Knapp (2001) señalan que las plantas bajo condiciones de estrés producen cambios en las características espectrales de la hoja, especialmente se observa un aumento en la reflectancia; de esta manera Martínez y Guiamet (2004) trabajando con el MCC SPAD 502 encuentran aumento del contenido relativo de clorofila en hojas deshidratadas, menores irradiancia, fertilizadas con nitrógeno y en horas de la mañana.

Muchos estudios se han enfocado en hacer correlaciones entre el ICC y la concentración de clorofila *a*, *b* y *total* en plantas de humedales, agrícolas y arboles (Richardson *et al.* 2002, Cate y Perkins 2003, Biber 2007, Goncalves *et al.* 2008, De Lima *et al.* 2012) encontrando en todos los casos correlaciones positivas. En este trabajo se evalúa el ICC mediante el uso del MCC-200 Opti-Sciences en plantas herbáceas de

un sotobosque del neotrópico que se encuentran en ambientes lumínicos contrastante de sombra y plena exposición solar, y tratar de inferir sobre el valor de estos índices en estudios ecológicos *in situ* relacionados a la aclimatación al factor luz. En una parte del trabajo se pretende realizar medidas del ICC en plantas de poblaciones de sol y sombra, y por otra parte se quiere evaluar los posibles cambios en esos valores para una misma planta en el transcurso del día.

Metodología

Área de estudio. El sitio de estudio está ubicado en la Hacienda la Victoria, núcleo de la Universidad Nacional experimental Sur del Lago “Jesús María Semprum” UNESUR cercano a la población de Santa Cruz de Mora del estado Mérida al occidente de Venezuela, sobre los 527 msnm y N 8° 25' 32,4" W 71° 36' 09,1", entre las unidades ecológicas del Sur del Lago de Maracaibo y el Valle del Mocoties (Figura 1). El tipo de vegetación natural es de Bosque Húmedo Montano Bajo, con precipitaciones promedio anual de 1000 mm y con temperaturas de 26°C (Quintero y Riera 1988), esta área ha sido muy intervenida para el establecimiento de cultivos de cacao y café y más recientemente anturios y ganadería, por lo que las zonas boscosas naturales, están restringidas principalmente a pequeños relictos asociados a laderas y afluentes de ríos. Por su orientación en el Valle del Mocoties La Hacienda la Victoria, recibe los vientos húmedos provenientes del Sur del Lago de Maracaibo generando un ambiente con una humedad relativa promedio de 65%.

La evaluación del ICC se realizó en un bosque con tres estratos bien definidos, en el sotobosque se encuentra un gran número de especie del orden Zingiberales y de la familia Araceae, y en muchas áreas donde se generan dos ambientes lumínicos contrastantes de sombra y plena exposición solar se pueden encontrar algunas especies de Zingiberales distribuidas entre ellas.

Especies objeto de estudio. Se trabajó con las especies de Zingiberales: *Heliconia bihai* L., *Heliconia latispatha* Benth., *Heliconia platystachys* Baker, *Calathea lutea* (Aubl.) E. Mey. Ex Schult. El criterio para la selección de estas especies fue que eran de las pocas que se podían encontrar en las dos condiciones contrastantes de radiación lumínica,

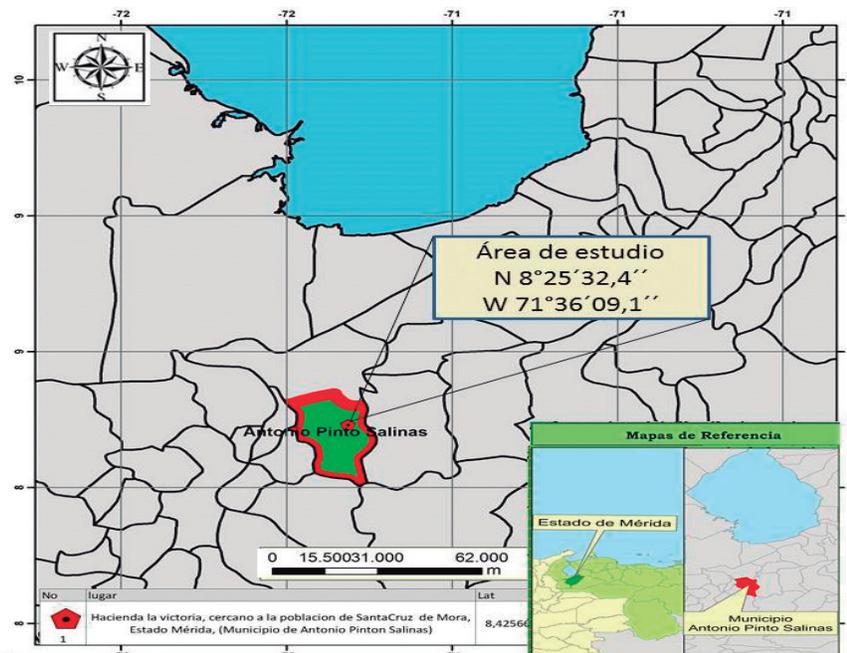


Figura 1. Localización del área de estudio, donde se llevaron a cabo los muestreos Hacienda la Victoria, Santa Cruz de Mora del estado Mérida, Venezuela.

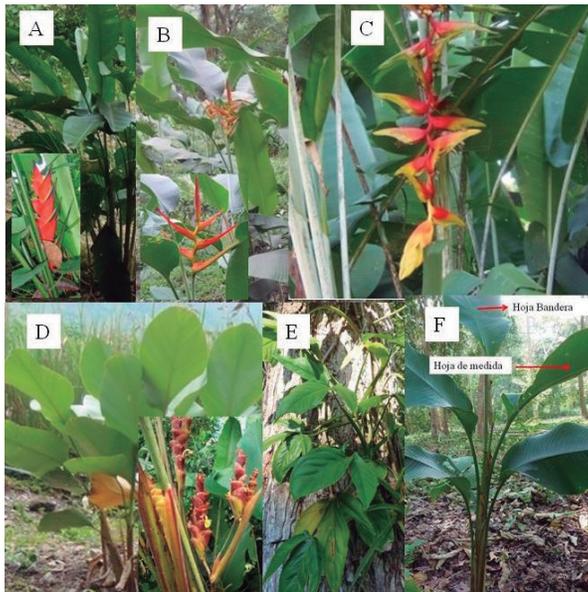


Figura 2. Especies de sotobosque utilizadas para medir el ICC. A: *H. bihai*, B: *H. latispatha*, C: *H. platystachys*, D: *C. lutea*, E: *S. vellozianum*, F: hoja utilizada para hacer las medidas en las Zingiberaceas.

generando poblaciones de sol en claros del bosque o al borde del bosque y poblaciones de sombra en el sotobosque, por otra parte, también se trabajó con la Aracea hemiepífita *Syngonium vellozianum* Schott que se encontraba solo bajo sombra en el sotobosque (Figura 2). Las especies se identificaron

en el campo de forma visual y utilizando las claves sugeridas por Costa *et al.* (2011) y Kress (1997).

Heliconia bihai: Pertenece a la familia Heliconiaceae, es una planta monocotiledóneas, herbácea, musoide de unos 2-5 m de altura, las hojas pueden tener un largo de 1,0-2,4 m x 25-38 cm. De inflorescencia erecta de unos 30-55cm de largo, formada por brácteas rojas con borde verde. Esta especie está distribuida en las Antillas Menores, Guyana, Guayana Francesa, Brasil, Colombia y Venezuela (Kress 1997).

Heliconia latispatha: Pertenece a la familia Heliconiaceae, es una planta monocotiledóneas, herbácea, musoide de unos 2-4 m de altura, las hojas pueden tener un largo de 75-150 cm x 18-33 cm. Inflorescencia erecta en forma de espiral de unos 45 cm de largo y con brácteas que pueden ser de color rojo o naranja. Esta especie está distribuida ampliamente en Centro América, Colombia, Ecuador y Venezuela (Kress 1997).

Heliconia platystachys: Pertenece a la familia Heliconiaceae, es una planta monocotiledóneas, herbácea, musoide de unos 3-4 m de altura, las hojas pueden tener un largo de 1,0-1,7 m x 32-40 cm. Inflorescencia péndula de unos 80 cm de largo en forma de espiral con brácteas rojas de bordes amarillos. Presenta una fina pubescencia en el raquis. Esta especie

está distribuida en Costa Rica, Panamá, Colombia y Venezuela (Kress 1997).

Calathea lutea: Pertenece a la familia Marantaceae, es una planta monocotiledóneas, herbácea, de unos 1-3 m de alto, hojas elípticas u ovaladas de 50-100 cm de largo por 25-60 cm de ancho con ápice redondeado y superficie inferior blanco-ceroso. Inflorescencia en espiga de 15-20 cm de largo, con 4-14 brácteas coriáceas color marrón rojizo con zonas verdosas y flores amarillas. Originaria de América tropical (Hoyos 1999).

Syngonium vellozianum: Pertenece a la familia Araceae del orden Alismatales, es una monocotiledóneas, trepadora. Rizoma aéreo, de 1-2 cm de de espesor, con abundantes raíces que le sirven para adherirse y trepar, hojas con lóbulos basales separados, inflorescencia con espata de 8-10 cm de largo, de color blanco y algo rojizo al madurar, espádice sésil, más corto que la espata. Es originaria desde América Central hasta Brasil (Hoyos 1999).

Medidas del ICC. Se utilizó el clorofilómetro MCC-200 Opti-Sciences, Este dispositivo emplea dos longitudes de onda, una en el rango de absorción de la clorofila a 653nm y otro a 931nm que sirve para compensar las diferencias debidas al grosor del tejido, calculando el ICC= % transmitancia 931nm/% transmitancia a 653 nm.

El método consiste en colocar el tejido foliar de un tamaño no menor de 0,95 cm² en la cámara de medida y el valor del ICC será visible en el dispositivo; el valor de 1 indica sin contenido de clorofila y valores superiores a los 70 representan muy altos contenidos de clorofila (Cate y Perkins 2003).

Para la medida del ICC en condiciones contrastantes de luz y su evaluación en el tiempo, se trabajó con las especies *H. bihai*, *H. latispatha*, *H. platystachys* y *C. lutea*, se seleccionaron doce individuos por especie debido a que fue el número máximo de repeticiones no pertenecientes a la misma colonia clonal que se podían encontrar en cada condición lumínica dentro del área de estudio.

Para medir el ICC se escogió la hoja anterior a la hoja bandera (Figura 2), debido a que se considera que esta es una hoja madura, completamente expandida y con alta actividad en sus procesos fisiológicos. Para hacer la medida se accedió a la parte media de la hoja en horas de la mañana (10 am), esta lectura se realizó una vez al mes en días diferentes en cada

especie ya que se fue cuidadoso en que siempre fuera a la misma hora.

Las lecturas se realizaron por tres meses seguidos que involucraron la época seca y húmeda; los resultados fueron analizados por la prueba estadística no paramétrica de U de Mann-Whitney que nos permitió identificar las diferencias entre las poblaciones de sombra y plena exposición solar, para este fin se utilizó el programa estadístico SPSS Versión 20.

Para evaluar los posibles cambios en los valores del ICC para una misma planta de sotobosque en el transcurso del día, se trabajó con la especie *S. vellozianum*, para ello se escogieron doce plantas, y para hacer la lectura del ICC se seleccionó la tercera hoja desde la apical hacia abajo, porque se consideró que ésta era una hoja madura, completamente expandida y con alta actividad en sus procesos fisiológicos, se realizaron medidas en el mismo sitio de la hoja a las 10:00, 12:00, 14:00 y 16:00 h, como lo recomienda De Lima *et al.* (2012). Los resultados se analizaron a través de una prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis, que nos permitió observar las diferencias en el ICC en la población a diferentes horas del día, para este fin se utilizó el programa estadístico SPSS Versión 20 (IBM SPSS Statistics 2011)

Resultados

En la Tabla 1 y Figura 2 se pueden observar los diferentes valores de ICC para cada especie en las dos condiciones lumínicas consideradas, se puede destacar que en los cuatro casos las poblaciones de sombra registraron valores superiores a los de sol ($p < 0,05$). Para *H. bihai* el mayor valor fue en sombra con $110,1 \pm 7,2$ y el de menor en sol con $81,0 \pm 5,7$, para *H. latispatha* el mayor valor fue en sombra con $87,8 \pm 9,3$ y el de menor en sol con $53,1 \pm 5,9$, para *H. platystachys* el mayor valor fue en sombra con $86,1 \pm 5,3$ y el de menor en sol con $60,2 \pm 9,6$ y para *C. lutea* el mayor valor fue en sombra con $60,3 \pm 2,1$ y el de menor en sol con $43,4 \pm 1,6$.

En la Figura 3 se puede observar en cada especie de Zingiberales como existen ajustes en las concentraciones de clorofila entre los diferentes meses de medición, pero siempre conservando la tendencia de valores más alto en las plantas de sombra

En los resultados obtenidos se puede destacar que *H. bihai* fue la especie que presentó los valores más

Tabla 1. Medida del ICC para cuatro especies de Zingiberales en condiciones lumínicas de sol y sombra. Letras diferente indica diferencia significativa ($p < 0,05$)

Especie	Condición lumínica	Lecturas (mes)		
		1	2	3
<i>H. bihai</i>	Sol	81,0±5,7 ^a	82,0±6,2 ^a	89,7±6,3 ^a
	Sombra	99,4±8,2 ^b	110,1±7,2 ^b	102,8±6,3 ^b
<i>H. latispatha</i>	Sol	65,3±7,0 ^a	53,1±5,9 ^a	71,7±7,3 ^a
	Sombra	82,5±3,6 ^b	68,8±4,1 ^b	87,8±9,3 ^b
<i>H. plastytachys</i>	Sol	60,2±9,6 ^a	72,3±7,3 ^a	66,9±4,3 ^a
	Sombra	81,4±8,3 ^b	86,1±5,3 ^b	82,8±4,4 ^b
<i>C. lutea</i>	Sol	43,4±1,6 ^a	44,9±2,3 ^a	46,4±2,9 ^a
	Sombra	57,6±2,1 ^b	60,3±2,1 ^b	56,12±1,7 ^b

altos tanto en condiciones de sombra como en sol, mientras que *C. lutea* presentó los menores valores también en condiciones de sombra como a plena exposición solar.

Los cambios del ICC a lo largo del día en la especie *S. vellozianum* no presentaron diferencia significativa ($p > 0,05$) entre los valores registrados, encontrándose los promedios diarios entre los 51,25±1,2 (Figura 4).

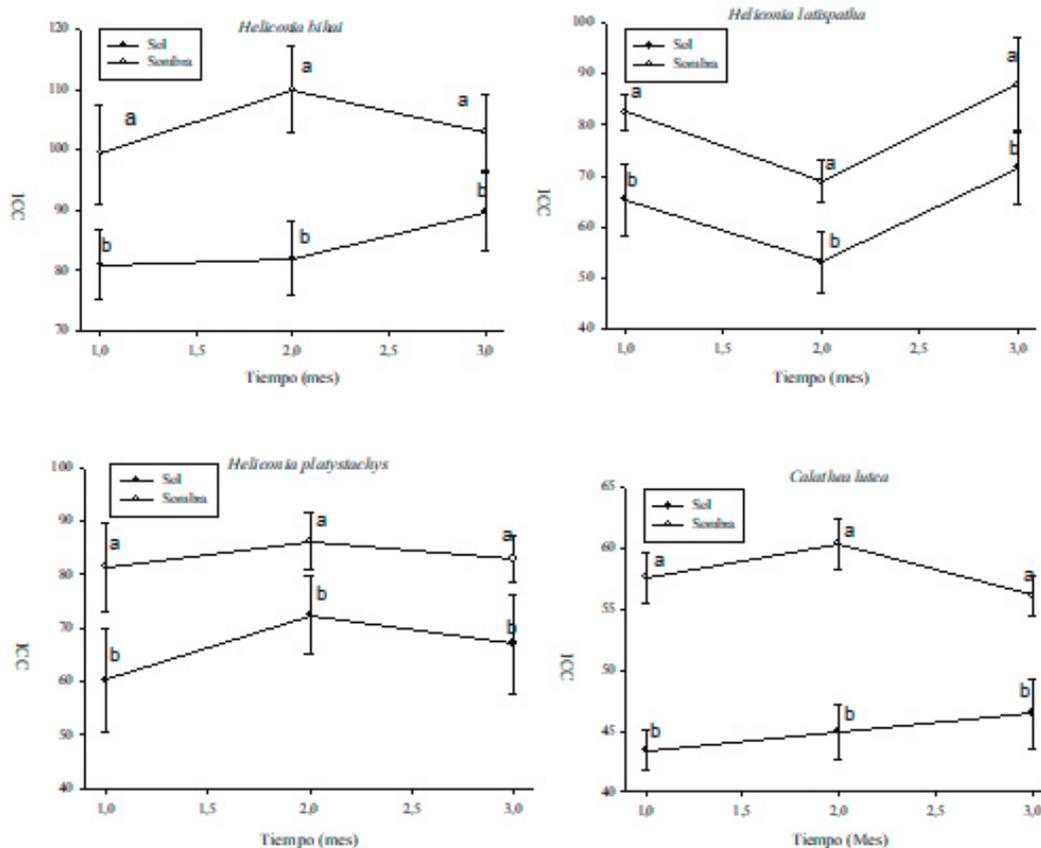


Figura 3. ICC en cuatro especies de sotobosque bajo condiciones de sombra y plena exposición solar a lo largo de tres meses de medidas. Letras diferentes indica diferencia significativa ($p < 0,05$) de cada especie entre las dos condiciones lumínicas.

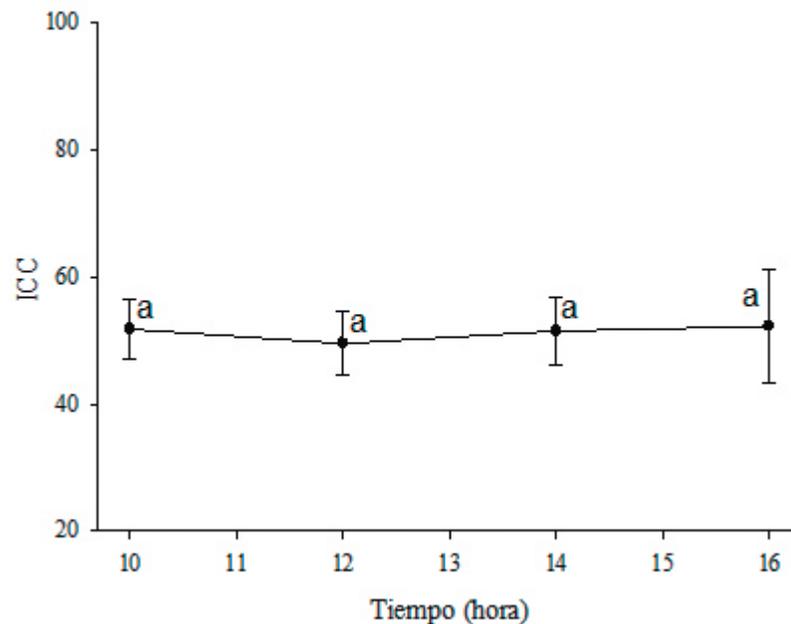


Figura 4. ICC en la especie *S. vellozianum* a lo largo de un día. Letras diferentes indica diferencia significativa ($p < 0,05$).

Discusión

El equipo MCC-200 Opti-Sciences permitió registrar valores correspondientes al contenido relativo de clorofila en Zingiberales en diferentes condiciones lumínicas, los cuales se ajustan a los resultados esperados debido a que las poblaciones que se encontraban a la sombra registraron valores más altos. Según Taiz y Zeiger (1998) las plantas de sombra presentan mayores concentraciones de clorofila, en comparación a las de sol debido a que estas son controladas por la intensidad lumínica, siendo sintetizada y destruida constantemente por una fotooxidación inducida por la luz, por tal motivo altas irradiancias generan mayor degradación, y en consecuencia las plantas de sombra presentan mayor contenido de clorofila.

En las especies de Zingiberales estudiadas se pudo observar como las concentraciones de clorofila variaron entre los diferentes meses, muy probablemente estos ajustes son en respuestas a las condiciones ambientales propias de cada época, en la cual existen cambios en la intensidad de radiación que puede llegar al bosque producto de la nubosidad propia de la época de lluvia o cambios en el dosel.

Para nuestro estudio, las plantas del sotobosque registraron valores hasta de $110,1 \pm 7,2$ de ICC, muy

por encima a los reportados para humedales, plantas agrícolas y arboles (Richardson *et al.* 2002, Cate y Perkins 2003, Biber 2007, Gonçalves *et al.* 2008, De Lima *et al.* 2012, Callejas *et al.* 2013) en donde para los mayores casos citados es de 51,5 para arboles de *Eugenia cumini* (L) del Amazonas del Brasil (Gonçalves *et al.* 2008) y $\pm 83,0$ en uva *Vitis vinifera* variedad Red Globe (Callejas *et al.* 2013); en tal sentido, como las plantas de sombra presentan mayores ICC, está reportado que bajo tales condiciones lumínicas, estas disminuyen el contenido de clorofila *a* y aumenta el de clorofila *b* para mejorar su eficiencia en la captación de luz (Schulze *et al.* 2005) y aunque el MCC-200 Opti-Sciences está diseñado para medir la clorofila total, su rango del pico de absorción está en el de la clorofila *a* (653 nm) (Opti-Sciences 2010), podemos señalar que el resultado obtenido indica que el sensor utilizado, puede estar generando valores altamente correlacionados entre el ICC con el contenido de clorofila *a* y clorofila total, como lo reportan Richardson *et al.* (2002) y Gonçalves *et al.* (2008).

Para el caso de *H. bihai* en poblaciones de sol y sombra los ICC están en la mayoría de las veces por encima de 70, es decir que presentan muy altos niveles según los rangos señalados por Kate y Perkins (2003), para esta especie mediante el uso de técnicas

químicas de extracción de clorofila, se ha reportado una mayor concentración a la sombra en condiciones de campo y controladas de invernadero (Rangel *et al.* 2014), por lo que los datos arrojados por el sensor está dentro del resultado esperado, demostrando la alta plasticidad fenotípica a las condiciones lumínicas que han sido reportada para *H. bihai* (Rangel *et al.* 2014) y para otras heliconias como *H. latispatha* (Rundel *et al.* 1998), y que les permite un amplio rango de distribución.

En este estudio los cambios del ICC a lo largo del día en la Aracea *S. vellozianum* no presentan diferencia significativa, resultados similares son reportados en cultivos de uva (*V. vinifera*) (Callejas *et al.* 2013), si bien estos resultados contradicen con los reportados por Martínez y Guiamet (2004) en maíz (*Zea mays*) y por De Lima *et al.* (2012) en papa (*Solanum tuberosum*) es posible que en nuestro caso, las condiciones naturales de un sotobosque del trópico con altos niveles de humedad relativa, baja intensidad lumínica, flecos de luz y alta disponibilidad de agua, puede generar pocos cambios en el movimiento de los cloroplastos y estado hídrico que afectan las propiedades ópticas de la hoja. (Martínez y Guiamet 2004).

Conclusiones

Sabiendo que el contenido de clorofila en una planta es un parámetro multifactorial porque depende de muchas variables, el ICC arrojado por el clorofilómetro está dentro del rango esperado para las condiciones lumínicas estudiadas, ya que las poblaciones de sombra presentan mayores valores comparados con las de plena exposición solar, lo que refleja una aclimatación fisiológica de estas especies herbáceas de sotobosque al factor lumínico.

La especie *S. vellozianum* no registró cambios significativos en el ICC durante el día, posiblemente debido a que las condiciones naturales del sotobosque no inducen mayores modificaciones en las propiedades ópticas de la hoja.

Literatura citada

- Biber P. 2007. Evaluating a chlorophyll content meter on three coastal wetland plants species. *Agricul, Food Environme Sci.* 1(2): 1-11.
- Calleja R, Kania E, Contreras A, Peppi C, Morales L. 2013. Evaluación de un método no destructivo para estimar las concentraciones de clorofila en hojas de variedades de uva de mesa. *IDESIA.* 31(4): 19-26.
- Carter G, Knapp A. 2001. Leaf optical properties in higher plants: linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration. *Am J Botany.* 88(4): 677-84.
- Cate T, Perkins T. 2003. Chlorophyll content monitoring in sugar maple (*Acer saccharum*). *Tree Physiology.* 23: 1077-9.
- Costa F, Penna F, Figueiredo F. 2011. *Guide to the Zingiberales of PPBio site in Brazilian Western Amazonia.* Áttema Design Editorial; 284 pp.
- De Lima R, De Mello R, Reyes A, Caione G. 2014. Efecto del horario de medición, posición y porción de la hoja en los índices de clorofila de la papa. *Idesia.* 32 (4): 23-8.
- Franiel I, Babezyńska A. 2011. The growth and reproductive effort of *Betula pendula* Roth in a heavy-metal polluted area. *Polish J Environ Stud.* 20 (4): 1097-101.
- Gonçalves FC, dos Santos UM, da Silva EA. 2008. Evaluation of a portable chlorophyll meter to estimate chlorophyll concentrations in leaves of tropical wood species from Amazonian forest. *Hoehnea.* 35 (2): 185-8.
- Hoyos J. 1999. *Plantas tropicales ornamentales de tallo herbáceo.* Sociedad de Ciencias Naturales La Salle; 592 pp.
- IBM Corp. 2011. *IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0.* Armonk, NY: IBM Corp.
- Kress W. 1997. A synopsis of the genus *Heliconia* (Heliconiaceae) in Venezuela, whit one new variety. *Biollania.* 6: 407-30.
- Martínez D, Guiamet J. 2004. Distortion of the SPAD 502 chlorophyll meter reading by changes in irradiance and leaf water status. *Agronomie.* 24: 41-6.
- Opti-Sciences, Inc. 2010. *CCM-200 plus chlorophyll content meter.* Operator's manual. 24 pp.
- Quintero M, Riera L. 1988. *La comercialización del café en la Cuenca del Mocoties.* (Trabajo de grado). Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes. Mérida; 52 pp.
- Rangel S, García-Núñez C, Jaimez R. (2014). *Ecofisiología de Heliconia bihai L. en el Sur del Lago de Maracaibo.* Editorial Académica Española; 101 pp.
- Richardson AD, Duigan SP, Berlyn GP. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist.* 153: 185-94.
- Rundel P, Sharifi M, Gibson A, Esler K. 1998. Structural and physiological to light environments in neotropical *Heliconia* (Heliconiaceae). *J Trop Ecol.* 14: 789-801.
- Schulze ED, Beck E, Müller-Hohenstein K. (2005). *Plant Ecology.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York; 702 pp.
- Taiz L, Zeiger E. 1998. *Plant physiology.* Sinauer Associates, Inc., Publishers; 792 pp.