

## Patrones diarios y estacionales en las relaciones hídricas de árboles siempreverdes de la sabana tropical

G. Goldstein, G. Sarmiento, F. Meinzer (\*)

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias,  
Universidad de los Andes, Mérida 5101, Venezuela.

### RESUMEN

Se estudiaron las relaciones hídricas diarias y estacionales de *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia*, *Bowdichia virgilioides* y *Casearia sylvestris*, cuatro especies arbóreas siempreverdes de sabanas neotropicales. Los cambios estacionales en el potencial hídrico del suelo en la sabana estudiada fueron más pronunciados en los horizontes superficiales (descendió hasta  $-2.0$  MPa durante la época seca). Las fluctuaciones se amortiguaron a mayor profundidad sugiriendo que la cantidad de agua disponible es adecuada durante el período de sequía para las especies leñosas que poseen sistemas radicales profundos. El potencial hídrico de base o madrugada y el potencial mínimo de *C. americana* y *B. crassifolia* se mantuvieron constantes durante todo el año de observaciones, a diferencia de *B. virgilioides* y *C. sylvestris* que experimentaron una disminución durante la época seca. Durante días de alta demanda evaporativa se observaron cierres estomáticos parciales, sin embargo la disminución de la conductancia estomática solo produciría un descenso de transpiración a valores de Deficit de Presión de Vapor (DPV) relativamente altos (más de 2 kPa). La resistencia al flujo de agua en fase líquida fué flujo dependiente en todas las especies a bajas tasas de transpiración pero se hizo independiente de la transpiración a flujos transpiratorios altos. Las resistencias hidráulicas se mantuvieron constantes durante todo el periodo de observación en *C. americana* y *B. crassifolia*, sin embargo experimentaron variaciones estacionales marcadas en las otras dos especies y particularmente en *C. sylvestris*. *B. virgilioides* sería la especie más evasora de déficits hídricos, no solo porque posee el punto de pérdida de turgencia más positivo y las resistencias hidráulicas menores, sino también porque muestra un control estomático severo aún a bajos DPV. *C. sylvestris*, por otro lado, sería la más tolerante a déficits hídricos debido a que posee los valores de pérdida de turgencia más negativos, experimenta los potenciales hídricos más bajos y posee un sistema radical relativamente superficial. *C. americana* y *B. crassifolia* tendrían estrategias intermedias de resistencia a la sequía.

PALABRAS-CLAVE : Balance hídrico - Transpiración - Resistencia hidráulica -  
Sabanas tropicales - Árboles siempreverdes.

### RÉSUMÉ

Les relations hydriques journalières et saisonnières de *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia*, *Bowdichia virgilioides* et *Casearia sylvestris*, quatre espèces ligneuses sempervirentes des savanes tropicales, ont été étudiées. Les changements saisonniers du potentiel hydrique du sol ont été plus accusés dans les horizons de surface (potentiel minimal  $-2.0$  MPa pendant la saison sèche). Les fluctuations s'estompent avec la profondeur, faisant ressortir la présence d'eau disponible pendant la saison sèche, au moins pour les espèces à système racinaire profond. Le potentiel hydrique de base (petit matin), aussi bien que le potentiel foliaire minimal, restèrent

(\*) Dirección actual : Laboratory of Biomedical and Environmental Sciences, University of California, Los Angeles, California 90024, USA.

constants pendant toute l'année d'observation pour *C. americana* et *B. crassifolia*, tandis qu'ils subirent une diminution pendant la saison sèche dans le cas de *B. virgilioides* et *C. sylvestris*. Avec une forte demande évaporative il y a eu une fermeture partielle des stomates; cependant la diminution de la conductance stomatique se manifeste par une chute dans la transpiration dans les cas où le déficit de pression de vapeur (DPV) est relativement élevé (plus de 2 kPa). La résistance au flux d'eau en phase liquide était dépendante du flux dans toutes les espèces quand la transpiration était faible, mais devenait indépendante de la transpiration avec flux transpiratoires élevés. Les résistances hydrauliques restèrent constantes pendant la période d'observation pour *C. sylvestris* et *B. virgilioides*, tandis qu'elles subirent des variations saisonnières marquées dans les deux autres espèces, tout particulièrement dans *C. sylvestris*. *B. virgilioides* semble être l'espèce évitant le plus le déficit hydrique, non seulement parce qu'elle montre un point de perte de turgescence plus positif et des résistances hydrauliques plus faibles, mais aussi parce qu'elle manifeste un strict contrôle stomatique même avec faible DPV. On en déduit que *C. sylvestris* a le comportement plus tolérant face aux déficits hydriques, étant donné qu'elle montre les valeurs plus négatives de perte de turgescence, les potentiels hydriques plus bas et, en outre, un système racinaire plus superficiel. *C. americana* et *B. crassifolia* ont des stratégies intermédiaires de résistance à la sécheresse.

MOTS-CLÉS : *Bilan hydrique - Transpiration - Résistance hydraulique - Savane tropicale - Arbres sempervirents.*

### ABSTRACT

Daily and seasonal water relations were studied in *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia*, *Bowdichia virgilioides* and *Casearia sylvestris*, four conspicuous evergreen tree species of neotropical savannas. The seasonal fluctuation of soil water potential was more pronounced in the upper soil horizons. Soil water potential in deeper horizons was essentially constant suggesting that soil water availability is high during the dry season for species with deep root systems. Predawn leaf water potential ( $\Psi_L^{\text{dawn}}$ ) and minimum leaf water potential ( $\Psi_L^{\text{min}}$ ) in leaves of *C. americana* and *B. crassifolia* did not show significant changes throughout the year.  $\Psi_L^{\text{dawn}}$  and  $\Psi_L^{\text{min}}$ , however, dropped considerably in *B. virgilioides* and *C. sylvestris* leaves during the dry season. Decreased stomatal conductance was observed at midday during high evaporative demand days. This partial stomatal closure, however, would induce a decrease in the magnitude of the transpiration flux at high vapor pressure differences between leaf and air (VPD) (more than 2 kPa). At low transpiration rates liquid flow resistance was flux-dependent in all species, but become nearly independent of transpiration flux density (E) as E increased. The hydraulic resistance was constant in *C. americana* and *B. crassifolia* throughout the year; however it experienced marked seasonal variations in the other two species and particularly in *C. sylvestris*. *B. virgilioides* is the most drought avoidant species because it has the highest turgor loss point, the lowest resistance to water flow, and shows severe stomatal control even at low VPD. On the other hand, *C. Sylvestris* is the most drought tolerant species because it has the lowest turgor loss point, the most negative  $\Psi_L$  in the field and does not possess a very deep root system. *C. americana* and *B. crassifolia* have intermediate drought resistance strategies.

KEY-WORDS: *Water relations - Transpiration - Hydraulic resistance - Tropical savannas - Evergreen trees.*

### INTRODUCCIÓN

Las plantas perennes de las sabanas estacionales de América tropical están sujetas a una combinación de presiones selectivas poco común: altas temperaturas y altas demandas evaporativas todo el año, variaciones estacionales significativas en la distribución de la precipitación, fuego recurrente durante la estación seca y suelos muy pobres en nutrientes (SARMIENTO, 1984). Además del estrato herbáceo dominado

por gramíneas perennes C4, caracteriza a este sistema la presencia de árboles aislados, bajos y con tronco retorcido, con hojas grandes y escleromórficas que se renuevan durante la estación seca. Indudablemente la combinación inusual de presiones selectivas y la estructura de la vegetación ha llamado la atención de investigadores desde hace mucho tiempo (FERRI, 1944; RAWITSCHER, 1948). Dos aspectos quizás han recibido mayor atención: (1) la anatomía y estructura foliar en relación con el tenor de nutrientes de los suelos y (2) las relaciones hídricas de los árboles. Desgraciadamente la mayoría de las observaciones de patrones de variación diarios y estacionales de la tasa de transpiración durante las últimas cuatro décadas se han realizado con el método de pesadas rápidas de STOCKER (1956); que requiere el desprendimiento de tallos u hojas y la evaluación de los cambios de peso del órgano transpiratorio en función del tiempo. Este método, aunque puede dar resultados válidos a nivel de patrones transpiratorios, también puede conducir a severos errores de estimación y por lo tanto ha sido fuertemente criticado (MEDINA, 1983). Solo recientemente se han comenzado a utilizar porómetros difusivos de respuesta dinámica y de estado estable para analizar la relación entre la conductancia estomática, la tasa de transpiración y las variables microclimáticas que influyen sobre la magnitud de la fuerza motriz del proceso transpiratorio (MEINZER *et al.*, 1983).

A pesar de que la composición de las sabanas estacionales varía a lo largo de su amplia distribución latitudinal algunas especies leñosas son frecuentes en casi toda el área cubierta por sabanas de América tropical. Entre estas especies se encuentran *Curatella americana* L., *Byrsonima crassifolia* (L.) HBK, *Bowdichia virgilioides* HBK y *Casearia sylvestris* SW. Los objetivos del presente trabajo han sido proveer información de base sobre cambios estacionales en las relaciones hídricas de estas cuatro especies, evaluar similitudes y diferencias en el continuo suelo-árbol-atmósfera y surgen factores de control del flujo de agua en ese continuo tanto en fase líquida como en fase gaseosa. Para ello se hicieron durante un año observaciones de ciclos diarios de conductancia estomática, transpiración, potencial hídrico foliar y temperatura foliar, así como de variables ambientales tales como potencial hídrico del suelo, temperatura del aire, humedad relativa del ambiente, radiación solar global y velocidad del viento.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Cada mes y medio, entre julio de 1981 y julio de 1982, se midieron las variaciones diarias tanto de las condiciones microclimáticas como de las variables de respuesta de las 4 especies arbóreas antes mencionadas. Las mediciones se hicieron en una sabana estacional ubicada a 4 km de la ciudad de Barinas, Venezuela (8°37' N, 70°12' W), caracterizada por una cubierta muy espesa de sedimentos sueltos, que permite la penetración profunda de las raíces del componente leñoso, y por suelos extremadamente lixiviados e infértiles. La temperatura media anual del área es de 26.4° C y la precipitación, de aproximadamente 1,500 mm anuales, está mayormente confinada al período abril-noviembre.

Las cuatro especies leñosas elegidas además de ser las dominantes en la sabana estacional estudiada, se encuentran entre las especies leñosas siempreverdes más extendidas y frecuentes en las sabanas tropicales de Sudamérica. En el área de estudio los individuos de *C. americana* y *B. crassifolia* (3 a 5 m de altura) eran más altos y tenían un índice de área foliar mayor que los individuos de *B. virgilioides* y *C. sylvestris*. Esta última especie, que no alcanza más de 1 a 1.5 metros de altura, es la única de las especies estudiadas que posee estomas en ambas caras de la hoja. Las cuatro especies renuevan su follaje durante la estación seca, cuando simultáneamente pierden sus hojas senescentes y producen las nuevas. En las mediciones se utilizan en cada fecha de muestreo las hojas de edad predominante en ese momento, es decir a partir de enero se usan las hojas nuevas producidas en ese ciclo de desarrollo foliar.

Las variables ambientales y fisiológicas fueron medidas a intervalos regulares desde la madrugada hasta el atardecer. La temperatura foliar fue medida con termopares de cobre-constantán calibre 36; la temperatura del suelo con termopares o termistores; la humedad relativa ambiente con psicrómetros ventilados tipo Assmann ubicados a 1,5 m de altura; la radiación solar global con piranómetros conectados a integradores (LI-COR modelo LI-500); la velocidad del viento con anemómetros integradores de copa. Conjuntamente con estas mediciones microclimáticas se midió el potencial hídrico foliar ( $\Psi_L$ ), con una cámara de presión, en 3 vástagos con hojas completamente expandidas y maduras de cada una de las cuatro especies. La conductancia estomática ( $g_s$ ) fue medida en hojas de edad similar a las que se usaron para determinar  $\Psi_L$ , ya sea con un porómetro de respuesta dinámica (LI-COR, modelo LI-60) que se calibraba contra discos perforados antes y después de cada viaje de campo, o con un porómetro de estado estable construido localmente. Se hicieron además calibraciones cruzadas entre los dos tipos de porómetros y ambos coincidieron tanto en valores absolutos de conductancia como en los patrones de variación diaria. Para el cálculo de conductancia se usó el área foliar proyectada, suponiendo que sólo hay estomas en la cara abaxial. Como *C. sylvestris* tiene la misma densidad estomática en ambas caras, los valores de transpiración fueron multiplicados por dos.

El contenido relativo de agua en el suelo fué medido a 3 profundidades (10, 40 y 70 cm), en cada ocasión en que se medían las variaciones diarias en los factores microclimáticos y en las respuestas de las plantas. Con este fin se recogían cinco muestras de suelo a cada profundidad, colocándolas inmediatamente en cajas herméticas de aluminio. En el laboratorio se obtuvieron curvas de calibración entre contenido gravimétrico de humedad del suelo y su potencial hídrico, mediante el uso de placas de presión (Soiltest, modelo A-140). El contenido de agua en el suelo fue finalmente expresado como potencial hídrico en MPa con el fin de representar en las mismas unidades la capacidad del agua para realizar trabajo a lo largo del continuo suelo-planta-atmósfera.

Los datos climáticos utilizados en este trabajo fueron obtenidos en la estación meteorológica de Barinas, que dista solo 4 km del área de trabajo.

## RESULTADOS

### *Cambios Estacionales*

Las condiciones climáticas durante 1981-1982 fueron representativas del clima regional en el área de estudio. La temperatura media mensual (fig. 1) solo varió 2,5° C durante el período de observaciones, alcanzándose las medias más bajas en la época seca. En contraste con este alto grado de constancia térmica estacional, las temperaturas diarias variaron 11 o 12° C aproximadamente. Debido a la falta de variaciones térmicas estacionales la temperatura media máxima diaria rara vez sobrepasó los 34° C.

El regimen de lluvias fuertemente estacional, alcanzó las máximas precipitaciones al comienzo y al final de la época húmeda (fig. 1). La demanda evaporativa también estuvo sometida a cambios estacionales debido a que la humedad absoluta tiende a disminuir durante el período de menor precipitación. Estas variaciones en la humedad absoluta de las capas de aire cercanas a la superficie del suelo se reflejan en los valores de evaporación de tanque, ya que la diferencia entre los máximos (marzo) y los mínimos (julio-junio) fué de 100 mm. La intersección entre la curva de aportes por precipitación y la de pérdida por evaporación en la figura 1, delimita aproximadamente la época seca (considerando una retención de agua en el suelo del orden de los 100 o 150 mm, la cual sería evaporada en menos de un mes y tomando la evaporación de tanque como un estimador de la evapotranspiración potencial). La figura 1 muestra también los cambios de potencial hídrico en los primeros 70 cm del suelo. La pérdida de agua fue más pronunciada en los horizontes superficiales donde la densidad de raíces, particularmente de gramíneas, es más alta. Las fluctuaciones de

potencial hídrico se amortiguan a mayor profundidad sugiriendo que la cantidad de agua disponible, aún sin la proximidad de una capa freática, es adecuada todo el año para aquellas formas de crecimiento como los árboles siempreverdes que poseen un sistema radical muy profundo y extendido (FOLDATS & RUTKIS, 1969).

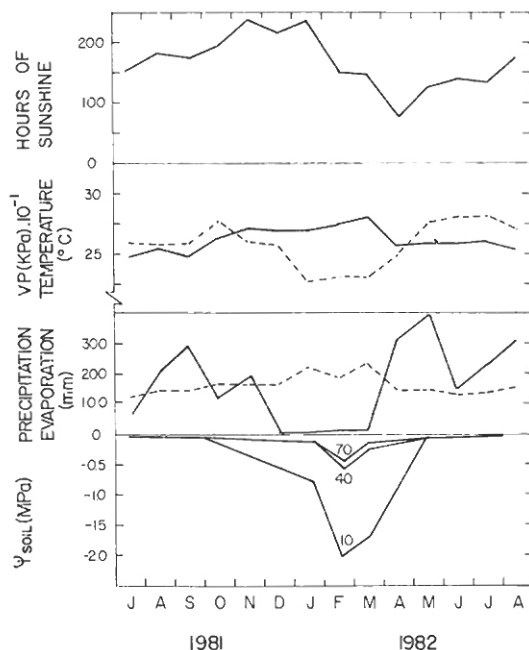


FIG. 1. — Seasonal course of hours of sunshine during the month, vapor pressure at the corresponding mean monthly temperature and relative humidity ( $vp$ , —), mean monthly temperatures (— · — ·), pan evaporation (----), total monthly precipitation (—), and soil water potential ( $\Psi_{\text{soil}}$ ) at 10, 40 and 70 cm depth.

Esta constancia en el potencial hídrico de los horizontes profundos del suelo se puede observar en la figura 2, donde se graficó el potencial hídrico de madrugada o de base ( $\Psi_L^{\text{base}}$ ) de las 4 especies estudiadas. *C. americana* y *B. crassifolia* no exhibieron cambios de  $\Psi_L^{\text{base}}$ , durante la época seca, presentando por el contrario los valores más negativos al final de la época húmeda. Contrastando con esto, el  $\Psi_L^{\text{base}}$  en *C. sylvestris* y *B. virgilioides* disminuyó durante la época seca, sugiriendo que sus sistemas radiculares son más superficiales que el de las otras dos especies. Aquellos  $\Psi_L^{\text{base}}$  que no aparecen conectados en la secuencia estacional de la figura 2, representan valores medidos a la madrugada cuando todavía la planta no había alcanzado una recuperación total, debido probablemente a cierta transpiración nocturna. Los valores que se conectaron en secuencia, corresponden a las medidas efectuadas aproximadamente una hora después. El potencial hídrico mínimo ( $\Psi_L^{\text{min}}$ ) siguió la misma tendencia que el de base. Siendo *C. sylvestris* la especie que alcanzó los valores de potencial hídrico más negativos. La figura 2 muestra asimismo el curso estacional de la tasa de transpiración máxima y de la diferencia de presión de vapor de agua (DPV) entre la hoja y el aire. Los valores de transpiración y DPV registrados entre las 10 y las 16 hs fueron

promediados para que los cambios mostrados en la figura 2 reflejen las condiciones que prevalecieron durante el período del día de máxima demanda evaporativa. Se promediaron además los valores de DPV de *C. americana* y *B. crassifolia* por una parte, y los de *C. sylvestris* y *B. virgilioides* por otra, tomando en cuenta que el lamaño de las hojas y las propiedades espectrales de estos dos pares de especies, y por lo tanto su temperatura foliar y DPV, son similares.

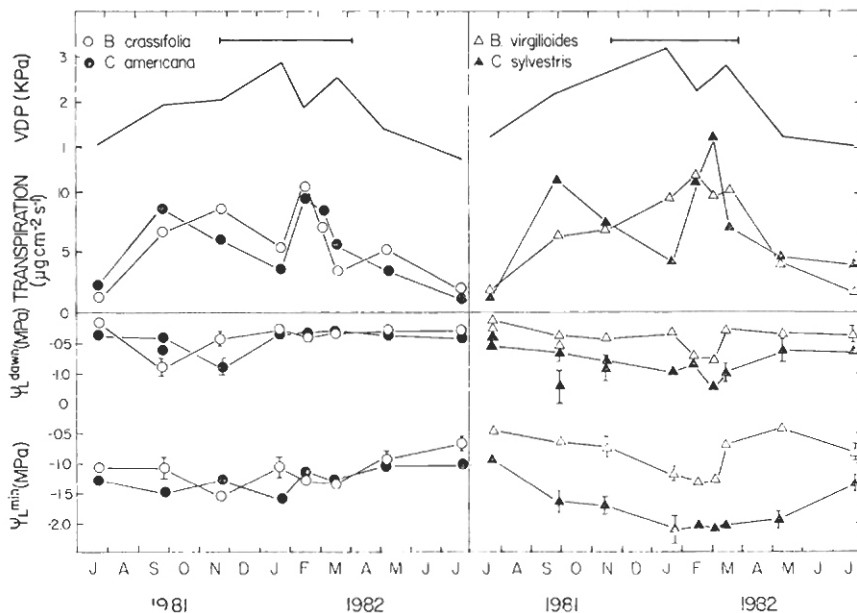


FIG. 2. — Seasonal courses of leaf-to-air vapor pressure deficit (VPD), transpiration, dawn leaf water potential ( $\Psi_L^{\text{dawn}}$ ), and minimum leaf water potential ( $\Psi_L^{\text{min}}$ ) from July, 1981 to July, 1982. Vertical bars for  $\Psi_L^{\text{dawn}}$  and  $\Psi_L^{\text{min}}$  measurements represent  $1 \pm$  standard error. Absence of bars indicates that the standard error was smaller than the symbol. Upper segments indicate length of the dry season.

El curso estacional de las tasas de transpiración máxima sigue una tendencia parecida en *C. americana* y *B. crassifolia*. Los cambios en la demanda evaporativa durante la estación seca fueron la imagen especular de los cambios en la magnitud del flujo transpiratorio, es decir, la tasa de transpiración es alta cuando el DPV es bajo y viceversa. Este efecto podría ser causado por cierres estomáticos parciales a altos DPV, que produzcan pérdidas de agua por transpiración mucho menores que las que alcanzarían sin control estomático. Debido a que las hojas nuevas se expanden a comienzos o mediados de la estación seca, este comportamiento especular entre DPV y transpiración de *C. americana* y *B. crassifolia* sugiere una mayor sensibilidad estomática a la humedad externa en hojas jóvenes que en hojas maduras.

#### Cursos Diarios

La figura 3 muestra las variaciones diarias del DPV, la temperatura foliar, el potencial hídrico foliar y la conductancia estomática, durante un día representativo

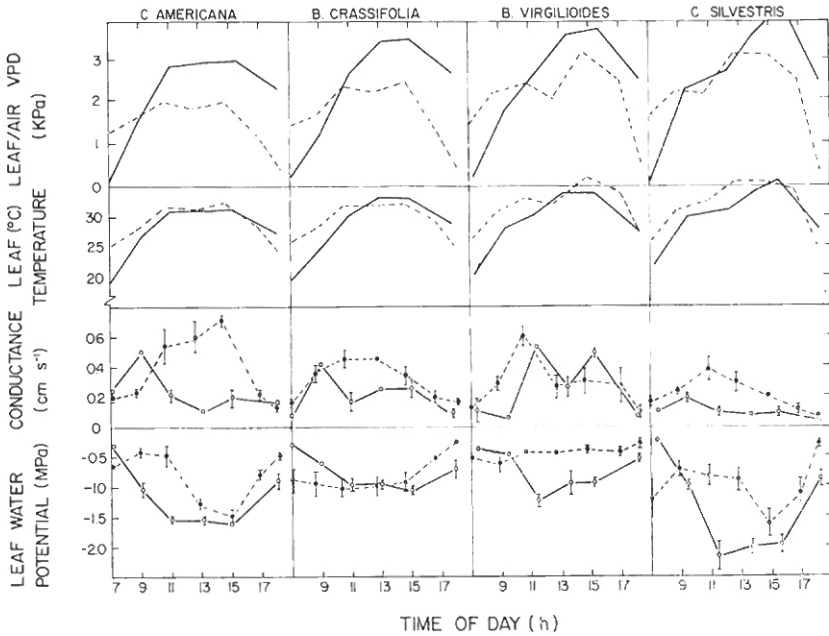


FIG. 3. — Daily courses of leaf-to-air vapor pressure deficit (VPD), leaf temperature, stomatal conductance and leaf water potential for *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia*, *Bowdichia virgilioides* and *Casearia silvestris* during one dry season day (01-21-1982, ○—) and one wet season day (09-30-1981, ●---). Vertical bars for conductance and water potential measurements represent  $1 \pm$  standard error ( $n = 3$  to 5). Absence of bar indicates that the standard error was smaller than the symbol.

de la época húmeda y otro de la época seca. En ambos casos la radiación solar global máxima y la temperatura máxima del aire al mediodía fueron aproximadamente de  $700 \text{ W m}^{-2}$  y  $34^\circ \text{ C}$  respectivamente. La demanda evaporativa fue mayor durante el día de la época seca, siendo la diferencia de los valores máximos de DPV entre ambos días de aproximadamente  $0,8 \text{ kPa}$ . Las temperaturas foliares de cada especie en las horas del mediodía no difirieron significativamente entre ambos días. Los gradientes de densidad de vapor de agua resultaron mayores y las conductancias estomáticas menores bajo condiciones de alta demanda evaporativa. Esta compensación de factores tiende a igualar las pérdidas de calor latente por transpiración y en consecuencia la temperatura foliar, a pesar de que las hojas hayan estado sujetas a condiciones meteorológicas distintas.

La disminución inicial del  $\Psi_L$  y su posterior recuperación en las últimas horas de la tarde fué parecida en *C. americana* y *B. crassifolia* bajo condiciones de DPV distintas. Esto podría estar relacionado con los cierres estomáticos parciales que ocurrieron en ambas especies al mediodía en la estación seca. Por ejemplo, la tasa de transpiración máxima en *B. virgilioides* fué de  $9,97 \mu\text{g cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$  el 30-09-1981, mientras que durante el día de la estación húmeda (21-01-1982) fué de  $10,33 \mu\text{g cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . A igualdad de conductancia estomática la diferencia en las pérdidas de agua por transpiración hubiera sido mucho mayor.

*B. virgilioides* exhibió cierres estomáticos parciales y valores máximos de  $g_s$  similares en ambos días. El  $\Psi_L$  permaneció casi constante durante el día de la época húmeda, siendo los valores más negativos de solo  $-0,6$  MPa a las 9 de la mañana. Sin embargo durante el día de alta demanda evaporativa el  $\Psi_L$  descendió hasta  $-1,25$  MPa. Los valores de  $g_s$  en *C. sylvestris* fueron relativamente menores, mostrando un patrón unimodal, particularmente durante el día de la estación húmeda. El  $\Psi_L$  descendió hasta  $-2,2$  MPa, un valor más negativo que los alcanzados por las otras tres especies.

La información presentada en las figuras 2 y 3 sugiere que en función de sus características y mecanismos de regulación del balance hídrico, las especies estudiadas podrían constituir tres grupos formando *C. americana* y *B. crassifolia* un mismo grupo.

#### *Flujos de Agua en el Continuo Suelo-Planta-Atmósfera y Potencial Hídrico*

Un factor determinante de las fluctuaciones del potencial hídrico foliar es la magnitud de la resistencia al flujo de agua en fase líquida desde el suelo hasta las hojas (BEGG & TURNER, 1970; BLACK, 1979). Para evaluar la resistencia hidráulica de las cuatro especies estudiadas se usaron gráficos de transpiración contra  $\Psi_L$  (fig. 4). La pendiente de la relación transpiración- $\Psi_L$  puede ser considerada como una estimación de la magnitud de la resistencia al flujo de agua en fase líquida (BOYER, 1974; CAMACHO-B *et al.*, 1974). En la construcción de la figura 4 solo se usaron los valores de transpiración- $\Psi_L$  medidos en todos los ciclos diarios durante la primera parte del día, es decir bajo condiciones de aumento de transpiración y disminución de  $\Psi_L$ , ya que de esta manera se eliminan los efectos de histéresis durante la fase de recuperación. La resistencia aparente al flujo de agua de todas las especies tiende a disminuir (disminuye la pendiente) con el aumento del flujo transpiratorio, haciéndose casi independiente de la magnitud del flujo de agua a altas tasas transpiratorias. Patrones de resistencia flujo-dependientes similares fueron también obser-

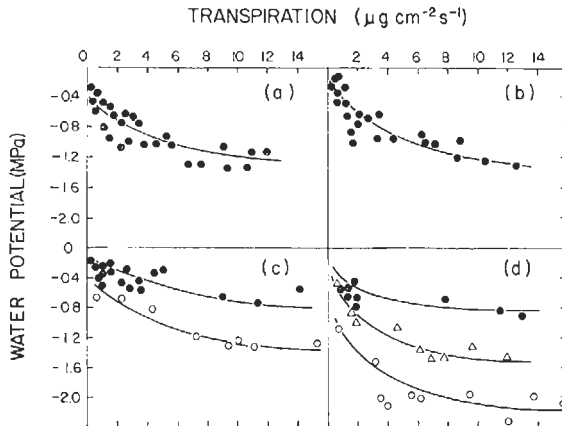


FIG. 4. — Relationship between leaf water potential and transpiration for (a) *C. americana*, (b) *B. crassifolia*, (c) *B. virgilioides*, and (d) *C. sylvestris*. Data sets for (c) and (d) were segregated on the basis of dawn leaf water potentials.



vados por MEINZER *et al.* (1983) en las mismas especies objeto de este estudio, usando hojas en distinto grado de desarrollo.

Nuevamente aparecen 3 tipos de comportamiento hídrico: (1) por una parte *C. americana* y *B. crassifolia* mostraron un tipo único de relación, independientemente de la época del año y de la disponibilidad de agua en los horizontes superficiales del suelo en el momento de la observación, *B. virgilioides* y *C. sylvestris* en cambio tuvieron patrones de comportamiento diferentes en cada época del año; (2) en *B. virgilioides* la magnitud de la resistencia hidráulica fué muy baja en ambas estaciones, sin embargo debido a la disminución de los potenciales hídricos de base durante la época seca, la intersección al origen de la relación transpiración- $\Psi_L$  se desplazó hacia abajo sin cambiar significativamente la forma de la curva. Es decir, la magnitud de la resistencia hidráulica a igualdad de flujos se mantuvo constante; (3) el tercer tipo de comportamiento fué el de *C. sylvestris*, donde no solo se desplazó hacia abajo la intersección al origen de la función de resistencia, sino que la resistencia hidráulica aumenta de magnitud (aumentó la pendiente), particularmente a flujos bajos, a medida que disminuye la disponibilidad de agua en el suelo durante la estación seca.

Finalmente la figura 5 muestra los diagramas de dispersión del conjunto de pares de valores de  $\Psi_L$  y  $g_s$  medidos durante todo el año de estudio. Puede observarse que la conductancia tiende a aumentar con la disminución del potencial hídrico lo cual sugiere (si bien esta relación <sup>(1)</sup> causa-efecto) que el estado energético del agua en las hojas no influye significativamente en el comportamiento <sup>(2)</sup> dentro del rango de  $\Psi_L$  observado en el campo. Se incluyeron en la figura 5 valores promedio de potencial

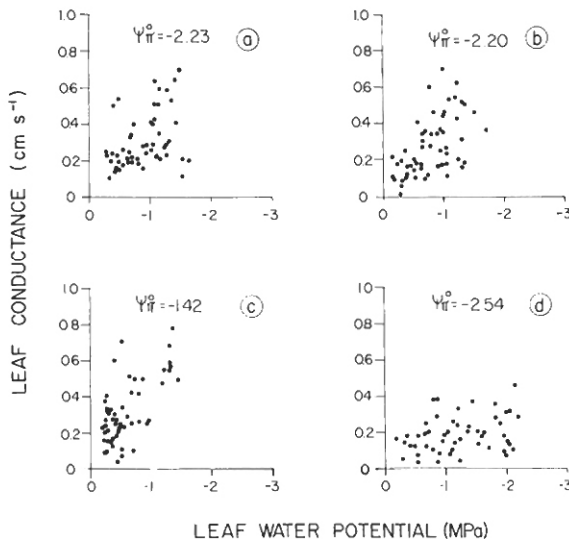


FIG. 5. — Scatter diagrams of stomatal conductance measurements plotted against leaf water potential for (a) *C. americana*, (b) *B. crassifolia*, (c) *B. virgilioides* and (d) *C. sylvestris*. Leaf turgor loss points ( $\Psi_{\pi}^0$ ) in MPa are also shown.

(1) Funcional no supone una relación.

(2) Estomático.

hídrico en el punto de plasmólisis incipiente ( $\Psi_{\pi}^0$ ) de hojas maduras determinados mediante curvas presión-volumen durante ambos períodos climáticos.

## DISCUSIÓN

Una característica resaltante en las relaciones hídricas de tres de las cuatro especies estudiadas es su alto grado de constancia estacional. En particular, *C. americana* y *B. crassifolia* no exhiben cambios ni de potencial hídrico de base ni de potencial hídrico mínimo. Paradójicamente los potenciales de base más negativos en estas dos especies se alcanzan durante la estación lluviosa (fig. 2), cuando el potencial hídrico del suelo es más alto. Probablemente el cierre estomático nocturno en algunas especies no es total durante ese período climático (LABOURIAU *et al.*, 1963; VALIO *et al.*, 1966), impidiéndose por lo tanto alcanzar un equilibrio en el continuo suelo-planta, bajo condiciones en que la presión de vapor de agua en la atmósfera no está saturada y las pérdidas de vapor de agua por transpiración continúan durante la noche a tasas relativamente pequeñas pero significativas.

Los máximos valores de conductancia estomática encontrados en una gran mayoría de las especies leñosas investigadas (calculada en base al área foliar proyectada) están comprendidos en el rango 0,2 a 1,0  $\text{cm s}^{-1}$  (KORNER *et al.*, 1979). En las 4 especies en estudio hemos medido valores máximos de más de 0,8  $\text{cm s}^{-1}$ . A pesar de estos altos valores de conductancia, que implican altos valores de transpiración potencial, *C. americana*, *B. crassifolia* y *B. virgilioides* parecen presentar cierta sensibilidad estomática frente a las variaciones de humedad externa y por lo tanto controlarían parcialmente las pérdidas de agua durante períodos de muy alta demanda evaporativa. Es necesario señalar que a pesar de la aparente sensibilidad estomática al DPV, el control de las pérdidas transpiratorias es débil y raramente se produce una disminución significativa de la transpiración en condiciones naturales. Experimentos de laboratorio hechos bajo condiciones controladas de irradiancia (1 100  $\text{W m}^{-2}$ ) y temperatura foliar (26-28° C) indican que la tasa de transpiración en *C. americana* y *B. crassifolia* comienza a disminuir lentamente como consecuencia de cierres estomáticos parciales a valores de DPV mayores de 2 kPa (GOLDSTEIN, MEINZER & SARMIENTO, información no publicada). Altas tasas de transpiración y un débil control estomático también han sido observados en otras especies leñosas de sabanas y cerrados (MEDINA, 1982). SARMIENTO *et al.* (1985) interpretan que las altas tasas de transpiración observadas en especies leñosas siempreverdes de las sabanas americanas, aún durante el período de sequía, contribuirían a evitar el sobrecalentamiento de las hojas, incrementar la asimilación de  $\text{CO}_2$  y eventualmente podrían mejorar la economía de nutrientes de estas plantas que crecen en suelos oligotróficos.

El potencial hídrico foliar no parece influir significativamente en la fisiología de los estomas. La figura 3 revela que la conductancia puede aumentar o disminuir sin que se produzcan cambios de  $\Psi_L$ , sugiriendo que el potencial hídrico no sería una variable importante en la regulación de las pérdidas de agua por transpiración en condiciones de campo. Esta aparente falta de control estomático por parte del potencial hídrico foliar es similar al observado en *Gmelina arborea*, una especie forestal tropical, que no exhibe cierres estomáticos parciales ni aún cuando las hojas se marchitan temporalmente al mediodía (WHITEHEAD *et al.*, 1981). El aumento de conductancia foliar a potenciales hídricos más negativos (observado en la figura 5) es probablemente causado por un aumento de radiación solar y/o temperatura foliar,

que generalmente está correlacionado con la disminución del  $\Psi_L$  en ausencia de un control estomático severo de las pérdidas de agua.

La mayoría de las especies investigadas nunca experimentaron pérdidas de turgor aún durante la estación seca (fig. 5). Es interesante señalar que las variaciones de los componentes del potencial hídrico foliar fueron muy acentuadas durante el corto período de expansión foliar (MEINZER *et al.*, 1983). En los 10-11 meses restantes las hojas parecen experimentar pocos cambios de  $\Psi_\pi^0$ . Más aún, resultados preliminares indicarían que después de la completa expansión foliar el  $\Psi_\pi^0$  y el potencial osmótico de saturación tenderían a aumentar hasta la abscisión de la hoja. Esto podría estar relacionado con la disminución progresiva de solutos osmóticamente activos observada por MONTES & MEDINA (1977) en árboles de sabanas.

No solamente los componentes del potencial hídrico varían significativamente con la edad de la hoja en estas especies, sino también las conductancias estomáticas y resistencias hidráulicas (MEINZER *et al.*, 1983), y las conductancias cuticulares, humectabilidad de la superficie foliar y la permeabilidad a algunos iones (SARMIENTO *et al.*, 1985). Todo esto indica que los cambios fisiológicos y morfológicos que se observan durante el desarrollo y maduración de las hojas en especies arbóreas siempreverdes de sabanas tropicales podría hacer confundir respuestas condicionadas por el grado de desarrollo ontogénico con respuestas derivadas de factores ambientales. Afortunadamente la expansión y senescencia foliar en estas especies está sincronizada por lo que esta fuente de error en estudios de variaciones estacionales puede ser minimizada.

Es frecuente que cuando se realizan estudios de características fisiológicas y morfológicas de plantas en relación a su habilidad para resistir períodos de baja disponibilidad de agua, se tienda a diferenciar entre especies que evaden y especies que toleran (PARKER, 1968; LEVITT, 1972). Las especies de sabana estudiadas tienen características de ambos grupos por lo que esta clasificación no parece muy adecuada para identificar a cada una de ellas como tolerantes o evasoras a la sequía. Sin embargo se cree que todavía tiene cierta utilidad con fines comparativos si se quisiera diferenciar tipos de estrategias adaptativas en cuanto a relaciones hídricas y sintetizar la información obtenida. Así *C. sylvestris* sería la especie más tolerante ya que siempre experimenta en el campo los potenciales hídricos más negativos y posee los  $\Psi_\pi^0$  más bajos. El  $\Psi_L^{\text{base}}$  sufre cambios estacionales pronunciados (fig. 2) lo que sugiere que su sistema radical es comparativamente más superficial. Las otras tres especies estudiadas son más difícil de ubicar unívocamente en una u otra categoría, sin embargo *C. americana* y *B. crassifolia* podrían ser consideradas especies intermedias no solamente en los valores de los componentes del potencial hídrico estimados mediante curvas presión-volumen (fig. 5), sino también en la amplitud de las oscilaciones diarias del  $\Psi_L$  que se observan en el campo. La especie más evasora sería *B. virgilioides* porque presenta el punto de pérdida de turgencia más positivo, resistencias hidráulicas menores (fig. 4) y aparentemente exhibe control estomático durante las épocas húmeda y seca. Estas características le permiten mantener valores de  $\Psi_L^{\text{min}}$  generalmente más positivos (altos) que los de las otras 3 especies (fig. 2).

Estas diferencias en las adaptaciones a la resistencia a la sequía son consistentes con los tipos de habitats que ocupan. Generalizando conclusiones de varios autores sobre la distribución geográfica y ecológica de estas 4 especies (VAN DONSELAAR, 1965; GOODLAND, 1966; GOODLAND & POLLARD, 1973; SARMIENTO, 1983) se podría disponer a las mismas en un gradiente de humedad. *C. sylvestris* ocuparía los habitats más secos,

*B. virgilioides* los más húmedos, en tanto que las otras dos especies, de comportamiento fisiológico y ecológico muy similar ocuparían situaciones intermedias de humedad. Los tipos de relaciones hídricas, por lo tanto, permiten explicar en buena medida la distribución y los ambientes que ocupan.

A una conclusión similar sobre la importancia crucial del balance hídrico en la determinación de la densidad de leñosas en sabanas de África del Sur llegan KNOOP & WALKER (1985), lo que hace pensar que el déficit de agua en el suelo ha sido una presión selectiva determinante para los árboles en los diferentes ecosistemas de sabana tropical.

### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Luis NIETO por su ayuda en el trabajo de campo y a Dimas ACEVEDO por su valiosa colaboración en el procesamiento de los datos.

Este trabajo fué subsidiado por el Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad de los Andes (Proyecto No. C-181-81).

### BIBLIOGRAFÍA

- BEGG J. E., TURNER N. C., 1970. — Water potential gradients in field tobacco. *Plant Physiol.*, **46**, 343-346.
- BLACK C. R., 1979. — The relationship between transpiration rate, water potential and resistances to water movement in sunflower (*Helianthus annuus L.*). *J. Exp. Bot.*, **30**, 235-243.
- BOYER J. S., 1974. — Water transport in plants: Mechanism of apparent changes in resistance during absorption. *Planta*, **117**, 245-253.
- CAMACHO-B S. E., HALL A. E., KAUFMANN M. R., 1974. — Efficiency and regulation of water transport in some woody and herbaceous species. *Plant Physiol.*, **54**, 169-172.
- FERRI M. G., 1944. — Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. *Boletim Facultad Filosofia Ciências Letras, Universidad de São Paulo, Botânica*, **4**, 161-224.
- FOLDATS E., RUTKIS E., 1969. — Suelo y agua como factores determinantes en la selección de algunas de las especies de árboles que en forma aislada acompañan nuestros pastizales. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, **115-116**, 9-30.
- GOODLAND R., 1966. — South american savannas. Comparative studies Llanos and Guyana. *McGill Univ. Savanna Res. Ser.*, **5**, 52 p.
- GOODLAND R., POLLARD R., 1973. — The brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *Journal of Ecology*, **61**, 219-224.
- KNOOP W. T., WALKER B. H., 1985. — Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of Ecology*, **73**, 235-253.
- KORNER C. H., SCHEEL J. A., BAUER H., 1979. — Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants *Photosynthetica*, **13**, 45-82.
- LEVITT J., 1972. — *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press Inc. N. Y., 697 p.
- LABOURIAU L. G., VALIO I. F. M., MAGALHAES A. C., 1963. — Nota sobre a abertura estomática noturna em plantas do cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **36**, 465-477.
- MEDINA E., 1982. — Physiological ecology of neotropical savanna plants. In: B. J. HUNTLEY & B. H. WALKER, eds. *Ecology of Tropical Savannas*, Ecological Studies, 42, Springer-Verlag, Berlin, 308-335.
- MEDINA E., 1983. — Adaptations of tropical trees to moisture stress. In: F. B. GOLLEY, ed., *Tropical Rain Forest Ecosystems. A. Structure and Function*, Elsevier, Amsterdam, 225-237.
- MEINZER F., SEYMOUR V., GOLDSTEIN G., 1983. — Water balance in developing leaves of four tropical savanna woody species. *Ecologia*, **60**, 237-243.
- MONTES R., MEDINA E., 1977. — Seasonal changes in nutrient content of leaves of savanna trees with different ecological behavior. *Geo-Eco.-Trop.*, **1**, 295-307.
- PARKER J., 1968. — Drought-resistance mechanisms. In: T. T. KOZLOWSKI, ed., *Water Deficits and Plant Growth*, 1. Academic Press Inc., N. Y., 195-234.

- RAWITSCHER F., 1948. — The water economy of the vegetation of the « campos cerrados » in southern Brazil. *Journal of Ecology*, **36**, 237-268.
- SARMIENTO G., 1983. — The savannas of tropical America. In: F. BOURLIÈRE, ed, *Ecosystems of the World. Tropical Savannas*, Elsevier, Amsterdam, 245-288.
- SARMIENTO G., 1984. — *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press, Cambridge, 235 p.
- SARMIENTO G., GOLDSTEIN G., MEINZER F., 1985. — Adaptive strategies of woody species in neotropical Savannas. *Biol. Rev.*, **60**, 315-355.
- STOCKER O., 1956. — Messmethoden der Transpiration. In: W. Ruhland, ed, *Encyclopedia of Plant Physiology*, III, Springer-Verlag, Berlin, 239-311.
- VALIO I. F. M., MORAES B., MARQUES M., MATOS M. E., DE PAULA J. E., 1966. — Sobre o balanço d'água de *Terminalia argentea* Mart. & Succ. nas condicoes do Cerrado, na estacao chuvosa. *Ann. Acad. Bras. Cienc.*, **38** (Suppl.), 227-290.
- VAN DONSELAAR J., 1965. — An ecological and phytogeographic study of northern Surinam savannas. *Wentia*, **14**, 1-163.
- WHITEHEAD D., OKALI D. U. U., FASEHUN F. E., 1981. — Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *J. Appl. Ecol.*, **18**, 571-587.