

Citar como:

Goldstein, G., Rada, F., Canales, J., Azócar, A. 1990. Relaciones hídricas e intercambio de gases en especies de sabanas americanas. En: Sarmiento, G. (Ed), *Las Sabanas Americanas: Aspectos de su biogeografía, ecología y utilización*. IUBS/ MAB-UNESCO. Ediciones Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas, pp. 219-242.

RELACIONES HIDRICAS E INTERCAMBIO DE GASES EN ESPECIES DE SABANAS AMERICANAS

G. Goldstein, F. Rada, M. Canales y A. Azócar
Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

RESUMEN

La finalidad de esta contribución es señalar algunos problemas y puntos importantes en el estudio de las relaciones agua-carbono en dos de las más importantes formas de vida de las sabanas neotropicales: árboles y gramíneas C4. Ambos grupos de especies sufren fluctuaciones en la disponibilidad de agua del suelo en diferentes maneras. Los árboles extraen el agua de los horizontes más profundos del suelo, donde el nivel del agua es prácticamente constante a través del año. Las gramíneas C4 exploran horizontes más superficiales donde el potencial hídrico del suelo, disminuye significativamente durante la estación seca.

Se discuten las relaciones entre los diferentes patrones de crecimiento y reproducción de las gramíneas C4 y sus características fisiológicas. Las especies tempranas parecieran tener mayor eficiencia en el uso del agua y una mayor capacidad para ajustarse osmóticamente, que las especies intermedias y tardías. Asimismo, se discuten las posibles similitudes y diferencias en el comportamiento fisiológico de los árboles siempreverdes y deciduos y el posible efecto del tamaño de las hojas y su orientación en los árboles siempreverdes.

WATER RELATIONS AND GAS EXCHANGE IN AMERICAN SAVANNA SPECIES

ABSTRACT

The objective of this contribution is to point out important subjects and problems in the study of water and carbon relations in the two most important life forms of the neotropical savannas: trees and C4 grasses. Both groups of species perceive soil water availability fluctuations in different manners. Trees extract water from the deeper soil horizons where there is an almost constant water level throughout the year. C4 grasses explore the upper horizons where the soil water potential decreases significantly during the dry period.

The relationship between the different growth and reproduction patterns of C4 grasses and their physiological characteristics are discussed. Early species seem to have a greater water use efficiency and a greater capacity to osmotically adjust than intermediate and late species. Possible similarities and differences in the physiological behavior of evergreen and deciduous trees and the possible effect of leaf size and orientation in evergreen species are also discussed.

INTRODUCCION

Las condiciones ambientales que prevalecen en las sabanas neotropicales tales como una desigual distribución de precipitaciones con un período de sequía muy marcado, altas temperaturas y demandas evaporativas durante todo el año y suelos bien drenados y muy pobres en nutrientes, han constituido un escenario muy peculiar para la evolución de adaptaciones morfológicas y fisiológicas. Estas características especiales de las plantas de sabanas estimularon, ya antes de mediados de este siglo, los primeros estudios experimentales ecofisiológicos (ver por ejemplo Ferri 1944, Rawitscher 1948). La contribución original de estos primeros investigadores fue la de intentar individualizar las respuestas morfológicas y fisiológicas de las especies leñosas a la sequía estacional y las consecuencias derivadas del oligotrofismo del suelo. A través de este enfoque se identificaron una serie de características del ambiente y de las plantas de las sabanas neotropicales, como son por ejemplo: (I) los horizontes superficiales del suelo tienden a secarse durante el período de sequía, aunque en profundidad queda suficiente agua disponible, (II) las plantas leñosas no ejercen, en general, un control estomático severo de la pérdida de agua por transpiración y (III) el alto grado de escleromorfismo de las hojas de los árboles siempreverdes está relacionado con la pobreza de nutrientes de los suelos. Estos y otros trabajos de la época (Arens 1958, Arens et al. 1958, Ferri 1944, Rachid 1947, Rawitscher 1948) generaron un conjunto de hipótesis muy interesantes, algunas de las cuales no han sido evaluadas rigurosamente. En la década del 70, sin embargo, la escuela brasileña de ecofisiólogos, que había hecho contribuciones tan originales para la comprensión de la estructura y funcionamiento de las sabanas tropicales, cambia de centro de interés. Recientemente, los estudios de relaciones hídricas e intercambio de gases en gramíneas y árboles de sabanas ha cobrado un nuevo impulso principalmente a través de la contribución de varios fisiólogos venezolanos la cual ha permitido un resurgimiento de intereses por la ecofisiología de organismos de sabanas tropicales (Medina 1967, 1982).

El objetivo de esta contribución es el de señalar temas y problemas en el campo de los estudios de la economía de agua y carbono de especies de sabanas neotropicales que a nuestro entender, merecen una atención más especial. Nos referiremos solamente a algunos mecanismos de regulación de las relaciones hídricas y del balance de carbono en plantas de las sabanas estacionales o Cerrado, las cuales constituyen

quizás el tipo de sabana que posee una mayor representación geográfica en América tropical (Sarmiento 1984). Estas sabanas están caracterizadas por suelos bien drenados y oligotróficos que no sufren períodos extensos con exceso de agua en los horizontes superficiales. Los árboles dominantes tienden a ser siempreverdes con grandes hojas escleromórficas que se renuevan durante la estación seca. Sin embargo, en lugares donde la concentración de nutrientes es relativamente más alta, las especies leñosas pueden ser deciduas con hojas también grandes pero menos escleromórficas que las hojas de los árboles siempreverdes.

Discutiremos los siguientes aspectos y consecuencias del ambiente y del comportamiento ecofisiológico de gramíneas y de árboles de sabanas:

1. La distribución estacional de las precipitaciones y la disponibilidad de agua en el suelo.
2. Los mecanismos de regulación del balance hídrico de árboles y gramíneas durante la época de sequía.
3. La relación entre los patrones de crecimiento estacional de diferentes especies de gramíneas y su economía de agua.
4. La eficiencia de uso de agua y balance de carbono de especies siempreverdes y deciduas.
5. El efecto del tamaño e inclinación de las hojas sobre la asimilación de carbono y las relaciones hídricas de especies leñosas siempreverdes.

Distribución de Agua en el Suelo y Respuesta Estacional de las Plantas.

La alternancia de un período lluvioso y una estación de sequía prolongada es un prerrequisito ambiental para la existencia de sabanas neotropicales. La sequía permanente o un período de lluvias muy corto da lugar, generalmente, a la existencia de arbustales espinosos. Cuando el período de sequía es de sólo 1 o 2 meses, se desarrollan selvas estacionales o siempreverdes. A diferencia del régimen de lluvias, que es fuertemente estacional (Fig. 1), la temperatura media mensual varía muy

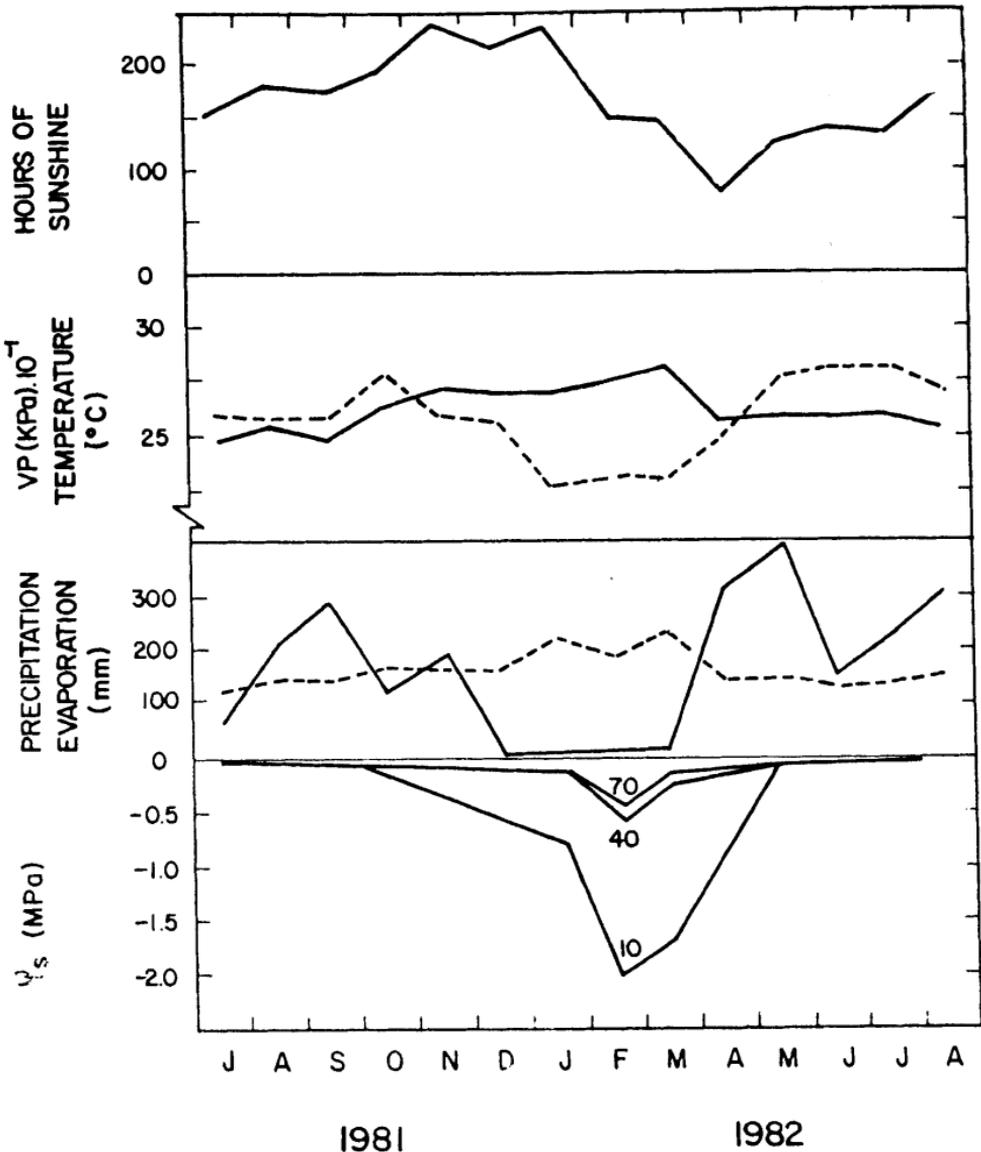


Figura 1. Curso estacional de horas de luz, presión de vapor de aire (—), temperatura media mensual (- - -), precipitación media mensual (—), evaporación de tina (- - -) y potencial hídrico del agua en el suelo a 10, 40 y 70 cm de profundidad (tomado de Goldstein et al. 1986).

Figure 1. Seasonal courses of hours of sunshine, air vapor pressure (—), mean monthly temperature (- - -), mean monthly precipitation (—), evaporation (- - -) and soil water potential at 10, 40 and 70 cm depth (After Goldstein et al. 1986).

poco. La demanda evaporativa del aire tiende a aumentar durante la estación de sequía. La Figura 1, también muestra los cambios estacionales en el potencial hídrico del agua en los primeros 70 cm del perfil del suelo. Las fluctuaciones del potencial hídrico son más pronunciadas en los horizontes superficiales donde la densidad de raíces de gramíneas es alta. Estas fluctuaciones estacionales se amortiguan a mayor profundidad, sugiriendo que la cantidad de agua disponible para las especies que poseen un sistema radicular profundo es adecuada durante todo el año.

Indudablemente este comportamiento estacional de la dinámica del agua tan diferente en las capas superficiales o profundas del suelo debe tener implicaciones muy importantes para la estructura y funcionamiento de las sabanas neotropicales. En la Figura 2 se observa que el potencial hídrico de las especies siempreverdes permanece prácticamente constante durante todo el año, aun durante la estación no lluviosa. El potencial hídrico de las gramíneas, sin embargo, exhibe fuertes fluctuaciones que coinciden con los cambios en la disponibilidad de agua de los horizontes superficiales del suelo. Esta diferencia en cambios estacionales del estado hídrico de las plantas, implica que árboles y gramíneas exploran dos capas de suelo muy diferentes en términos de la dinámica del agua del suelo.

El análisis de las tasas transpiratorias en ambas formas de crecimiento indica que la pérdida de agua por transpiración puede ser tan alta en la época seca como en la húmeda para los árboles siempreverdes, dependiendo básicamente de las condiciones atmosféricas (Fig. 3). El flujo transpiratorio, por otro lado, es muy reducido en las gramíneas durante la estación seca. No sólo disminuye la pérdida de agua por unidad de área foliar, sino que también disminuye la biomasa verde total. Estos y otros aspectos del comportamiento estacional de los árboles y gramíneas indica que las dos formas de crecimiento más importantes de las sabanas neotropicales perciben de forma diferente las variaciones estacionales en la disponibilidad de agua del suelo.

Eficiencia de Uso de Agua en Gramíneas C4

Las gramíneas con síndrome fotosintético C4 son las especies dominantes de la cubierta herbácea de las sabanas estacionales. Ellas son las plantas que más contribuyen tanto a la producción primaria

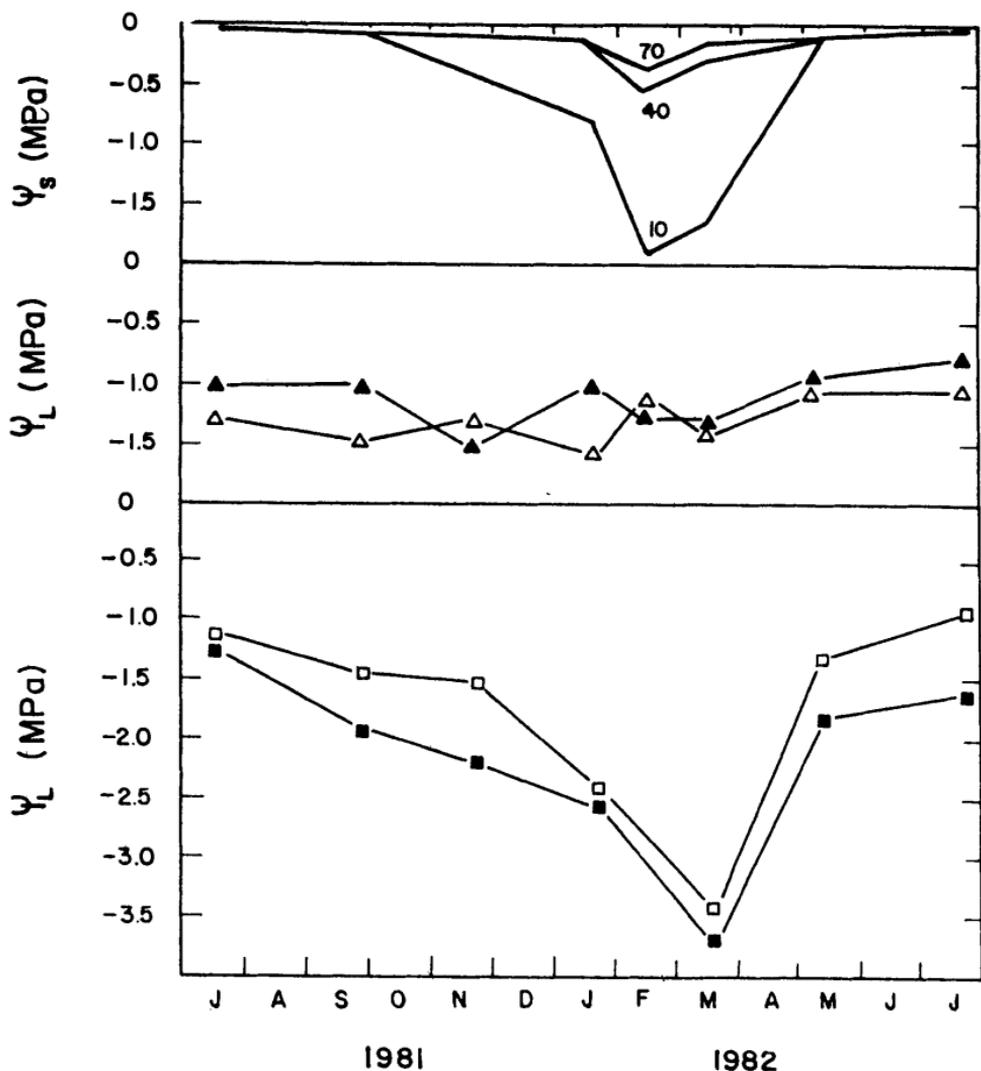


Figura 2. Curso estacional del potencial hídrico del agua en el suelo () y potencial hídrico foliar mínimo () para *Curatella americana* (), *Byrsonima crassifolia* (), *Sporobolus cubensis* () y *Trachypogon vestitus* (). Las primeras dos especies son árboles siempreverdes y las últimas dos son gramíneas perennes con síndromes fotosintéticos C4 (tomado de Goldstein y Sarmiento 1987).

Figure 2. Seasonal courses of soil water potential () and minimum leaf water potential () for *Curatella americana* (), *Byrsonima crassifolia* (), *Sporobolus cubensis* () and *Trachypogon vestitus* (). The first two species are evergreen trees and the last two are perennial C4 grasses (After Goldstein and Sarmiento 1987).

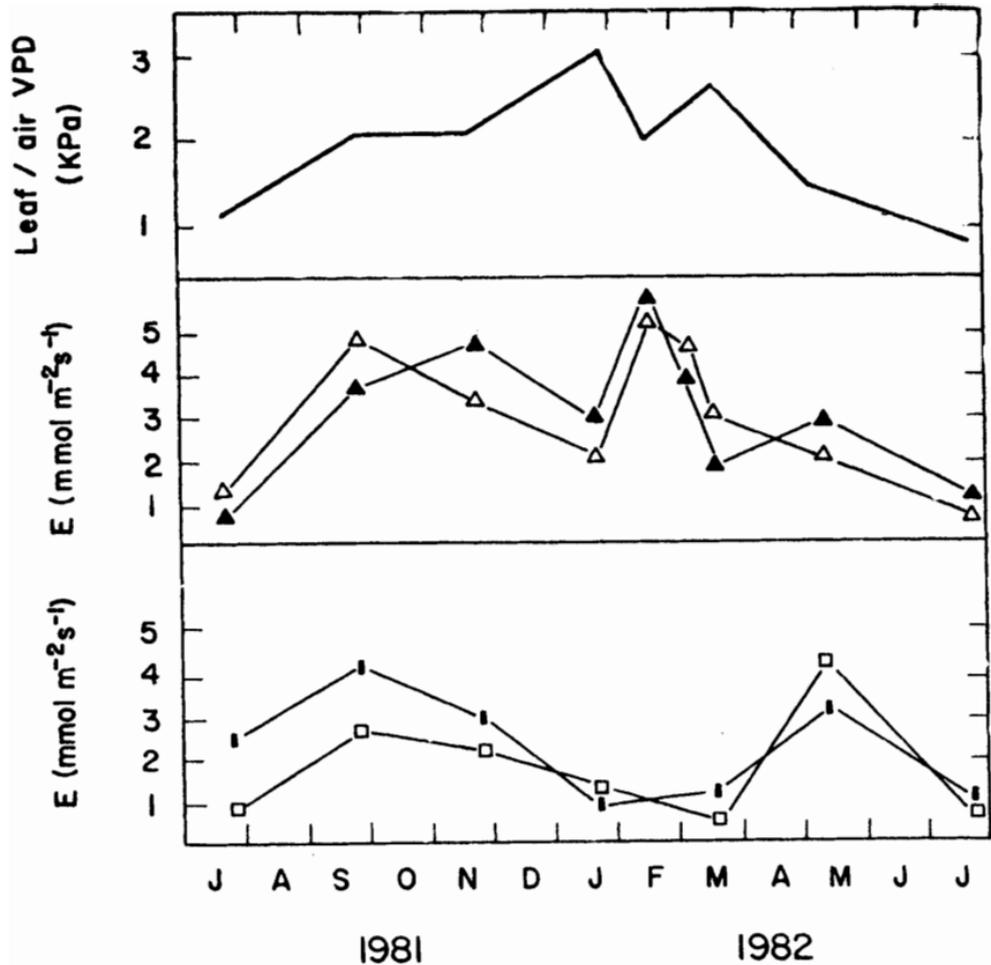


Figura 3. Curso estacional de déficit de presión de vapor, y tasas de transpiración (E) para *Curatella americana* (△), *Byrsonima crassifolia* (▲), *Sporobolus cubensis* (□) y *Andropogon semiberbis* (■). Las primeras dos especies son árboles siempreverdes y las últimas dos son gramíneas C4. (Tomado de Goldstein y Sarmiento 1987).

Figure 3. Seasonal courses of vapor pressure difference (VPD) and transpiration rates (E) for *Curatella americana* (△), *Byrsonima crassifolia* (▲), *Sporobolus cubensis* (□) and *Andropogon semiberbis* (■). The first two species are evergreen trees and the last two are C4 grasses (After Goldstein and Sarmiento 1987).

como a la diversidad de especies de estos ecosistemas. Se podría especular, por lo tanto, que la coexistencia de tantas especies diferentes, pero con características morfológicas y fotosintéticas aparentemente similares, es posible debido a que pueden utilizar recursos diferentes, o recursos similares pero en diferentes épocas del año. Los resultados de Sarmiento (1984) y Silva (1987) sugieren que las gramíneas de algunas sabanas venezolanas se comportan como si existiera cierta división temporal del nicho, por lo menos en cuanto a actividades reproductivas y de crecimiento se refiere. Hay especies que comienzan a crecer inmediatamente después del fuego, durante el período de transición entre la época seca y la húmeda. Otras especies de gramíneas, sin embargo, crecen más gradualmente y desarrollan sus vástagos lentamente, alcanzando máximo crecimiento y tamaño reproductivo en diferentes épocas de la estación lluviosa. Estas diferencias en la dinámica de crecimiento y reproducción presupone cierta diferenciación fisiológica entre las especies de gramíneas. Las especies tempranas que comienzan a crecer vigorosamente cuando la disponibilidad de agua en el suelo es todavía baja, tendrían que tolerar déficits hídricos relativamente altos a diferencia de las intermedias y tardías que crecen activamente sólo durante la estación lluviosa.

Algunos resultados preliminares muestran que, efectivamente, las gramíneas pertenecientes a grupos fenológicos diferentes poseen atributos morfológicos y fisiológicos también diferentes. Por ejemplo, las especies de crecimiento temprano tienden a mantener tasas de transpiración relativamente bajas y potenciales de turgor altos, en comparación con especies de gramíneas de crecimiento intermedio y tardío (Fig. 4). El mantenimiento de turgor le permitiría a las especies tempranas tener tasas de asimilación de carbono relativamente altas y tasas de crecimiento continuo, aun bajo condiciones de déficit hídricos severos. Debido a que (a) no se han encontrado, hasta ahora, grandes diferencias en la capacidad de fijar carbono entre especies de gramíneas C4 nativas del neotrópico (Torres 1985) y (b) la magnitud de pérdida de agua por transpiración parece variar entre las especies pertenecientes a los diferentes grupos fenológicos, la eficiencia de uso de agua (la razón entre la asimilación de carbono (A) y la transpiración (E)) debería ser diferente para las diferentes especies. Las especies de crecimiento temprano parecen tener una eficiencia de uso de agua alta (Fig. 4) probablemente como una consecuencia de su capacidad para controlar las pérdidas de agua por transpiración mediante cierres estomáticos

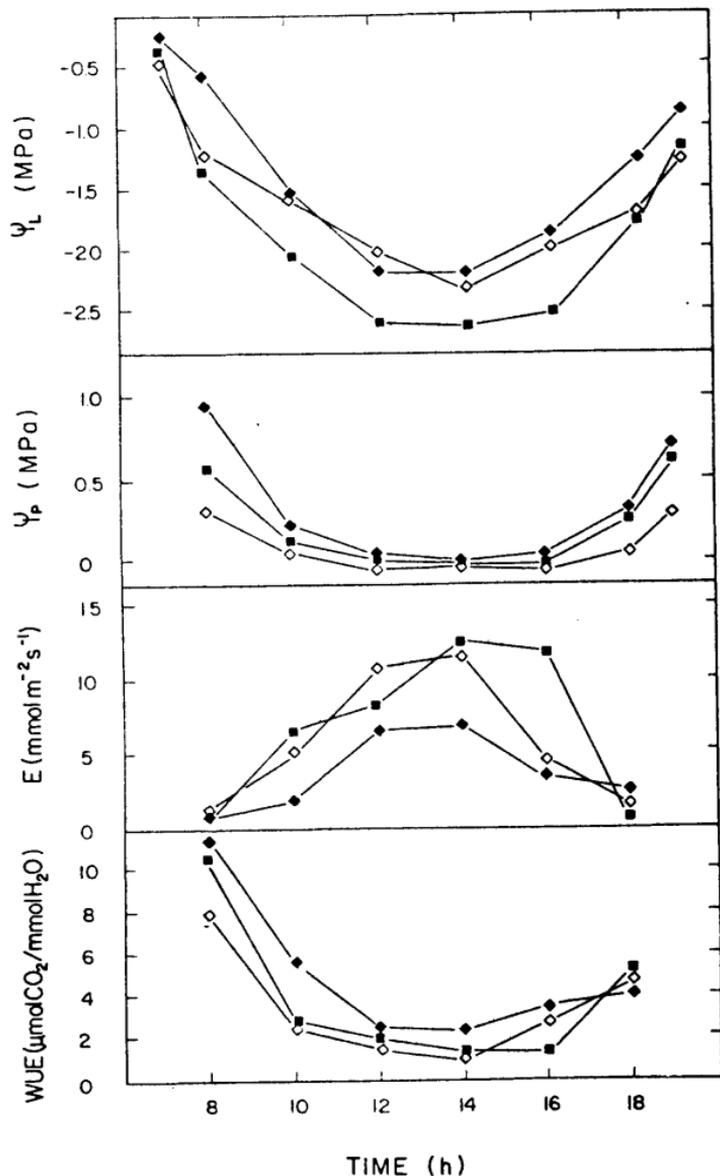


Figura 4. Variaciones diurnas de potencial hídrico foliar (), potencial de turgor (), transpiración (E) y eficiencia de uso de agua (EUA) para *Hypharrenia rufa* (), *Trachypogon vestitus* () y *Leptocoriphium lanatum* (), tres especies de gramíneas perennes C4. *Leptocoriphium lanatum* tiende a crecer precozmente después de las quemas de la estación seca. (Adaptado de Torres, 1985).

Figure 4. Daily variations in leaf water potential (), turgor potential (), transpiration (E) and water use efficiency (WUE) for *Hypharrenia rufa* (), *Trachypogon vestitus* () and *Leptocoriphium lanatum* (), three perennial C4 grasses. *Leptocoriphium lanatum* tends to grow right after the fire in the dry season (After Torres 1985).

parciales. Estas diferencias en los mecanismos de regulación del intercambio gaseoso podrían ayudar a explicar las altas tasas de crecimiento de las especies tempranas durante el período de transición de la estación seca a la estación húmeda. La evaluación de estas hipótesis mediante estudios experimentales e investigaciones adicionales sobre los mecanismos de regulación del balance hídrico y de intercambio de gases, además de estudios conjuntos sobre la ecofisiología y biología poblacional de especies con distintos patrones temporales de crecimiento, podría producir nuevos conocimientos no sólo para la comprensión de la dinámica de la cubierta herbácea de las sabanas sino también para el manejo y optimización de la producción primaria de las mismas.

Economía de Nutrientes y Relaciones Hídricas en Árboles Siempreverdes

La mayoría de los árboles de las sabanas neotropicales tienen hojas grandes escleromórficas que duran aproximadamente 13 meses desde el momento de la expansión hasta la senescencia (Sarmiento 1984). La renovación de estas hojas se produce durante el período de sequía, que aparentemente es el período más favorable para el crecimiento. La concentración de nutrientes tales como nitrógeno, fósforo y potasio tiende a ser significativamente menor en las hojas de los árboles siempreverdes que en las especies del bosque o especies deciduas por sequía, que crecen bajo condiciones climáticas similares a las de las especies de sabana. Sarmiento y colaboradores (1985) han sugerido que habría dos mecanismos que contribuirían a mejorar la economía de nutrientes de estas especies. Uno sería la realocación de nutrientes entre hojas maduras y hojas jóvenes. Estas hojas son susceptibles a grandes pérdidas de nutrientes por lavado de agua de lluvia debido a que la cutícula está poco desarrollada durante el período de expansión, el cual puede durar hasta dos meses. Experimentos con lluvias simuladas mostraron que una hoja joven en expansión puede perder hasta 4 veces más nutrientes que una hoja madura totalmente expandida (Sarmiento et al. 1985). El desarrollo de hojas durante la época de sequía tiene un claro sentido adaptativo debido a que las hojas más susceptibles a la pérdida de nutrientes por lluvias se expanden durante el período del año en el que las precipitaciones son muy poco frecuentes. Las consecuencias de estas hipótesis podrían ser evaluadas mediante experimentos de manipulación en el campo, tales como experimentos de

defoliación durante la estación de lluvias para estimular el crecimiento de hojas nuevas durante el período climático más susceptible al lavado de nutrientes, o a la simulación de lluvias durante el período de sequía en el que las hojas se están expandiendo activamente.

Si por un lado la expansión de hojas durante el período de sequía puede constituir una ventaja adaptativa debido a que ayuda a la planta a reciclar y conservar nutrientes más eficientemente, por el otro lado el crecimiento de hojas durante la estación en la cual la humedad relativa del ambiente es menor, y por lo tanto las diferencias de presión de vapor de agua entre la hoja y el aire son mayores, puede constituir una dificultad. Sin embargo, el mantenimiento del turgor en los tejidos foliares de hojas en expansión, necesario para garantizar tasas de crecimiento continuas, es posible debido a que (I) los estomas de las hojas jóvenes pueden ejercer un control relativamente severo de las pérdidas de agua por transpiración, y (II) la resistencia al flujo de agua en fase líquida es menor entre el tallo principal y las hojas jóvenes que entre el tallo principal y las hojas maduras (Meinzer et al. 1983). Estos dos mecanismos ayudarían a evitar que las hojas jóvenes tengan potenciales hídricos muy negativos y por lo tanto pierdan turgor durante el período de crecimiento, aun bajo condiciones de alta demanda evaporativa.

La mayoría de las especies siempreverdes no sólo pueden mantener toda la superficie de intercambio gaseoso activa durante la estación seca sino que además durante ese período climático estos organismos renuevan estas estructuras. Esta aparente contradicción de producir hojas nuevas en el período climático más desfavorable desde el punto de vista hídrico, es posible debido a que las especies leñosas tienen acceso al agua disponible en los horizontes profundos del suelo mediante sistemas radiculares profundos y extendidos. Este costo asociado a la distribución interna de carbono asimilado por las hojas es parcialmente compensado por el beneficio que le brinda el alto grado de constancia hídrica estacional. En particular *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia* no exhiben cambios ni de potencial hídrico de base ni de potencial hídrico mínimo (Fig. 5). Paradójicamente los potenciales de base más negativos en estas dos especies se alcanzan durante la estación lluviosa, cuando la disponibilidad de agua en los horizontes superficiales del suelo es mayor. 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

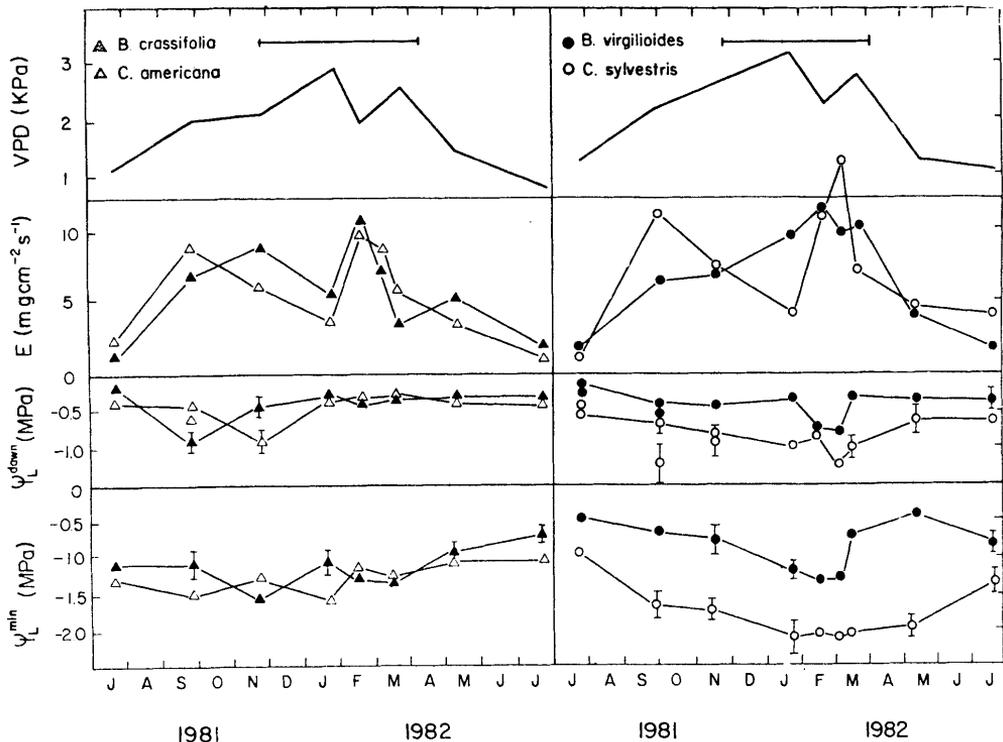


Figura 5. Variaciones estacionales de déficit de presiones de vapor (DPV), transpiración (E), potencial hídrico de madrugada () y potencial hídrico mínimo () desde julio de 1981 hasta julio de 1982. El segmento superior indica aproximadamente la longitud de la estación de sequía. (Tomado de Goldstein et al. 1986).

Figure 5. Seasonal variations in vapor pressure difference (VPD), transpiration (E), dawn water potential () and minimum leaf water potential () from July 1981 to July 1982. The upper line segments represent the approximate length of the dry season (After Goldstein et al. 1986).

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.

No todas las especies siempreverdes pueden mantener el mismo grado de constancia hídrica estacional. *Casearia sylvestris*, por ejemplo, experimenta variaciones estacionales marcadas en el potencial hídrico foliar (Fig. 5) y posee los potenciales osmóticos en el punto de pérdida de turgencia más negativos (Goldstein et al. 1986). Esto indica que aunque el sistema radicular de esta especie es relativamente superficial, el grado de tolerancia a déficits hídricos tanto diarios como estacionales es alto. Este balance entre el costo de construcción de un sistema radicular profundo y el mantenimiento de una alta constancia hídrica estacional, por un lado, y el desarrollo de un sistema radicular menos caro junto con mecanismos de tolerancia a la sequía, por el otro, parece clave para comprender los mecanismos de regulación del balance hídrico de especies leñosas de sabanas. Estudios adicionales de otras especies representativas de diferentes regiones neotropicales son necesarios para tener un panorama más claro sobre las estrategias de regulación de la economía del agua en árboles de sabana.

Eficiencia de Transporte de Agua y Asimilación de Carbono en Árboles Deciduos y Siempreverdes

Muchas sabanas neotropicales están caracterizadas por la presencia no sólo de árboles siempreverdes sino también de árboles deciduos. Los árboles siempreverdes crecen generalmente como individuos aislados en los suelos más oligotróficos, mientras que las especies deciduas tienden a formar pequeñas islas de bosques en manchones con suelos más ricos en nutrientes (Sarmiento 1984). Estas áreas de suelos más ricos pueden ser la consecuencia de la actividad de hormigas o termitas y/o el resultado de la acción de diferentes procesos formadores de suelos o frecuencia de incendios recurrentes. Los árboles en estas islas forestales pueden llegar a ser, en su mayoría, deciduos, es decir, pierden sus hojas con el comienzo de la época seca cuando disminuye el agua disponible en el suelo.

La asociación de árboles siempreverdes a suelos pobres en nutrientes y de árboles deciduos a suelos ricos en nutrientes es un fenó-

meno muy conocido en regiones de clima templado y de clima tropical (ver por ejemplo Beadle 1966 y Monk 1966). Como resultado de estudios comparativos en ambientes con condiciones climáticas similares se ha generalizado la noción de que los árboles deciduos tienen tasas de transpiración y de fotosíntesis mayores que las de los árboles siempreverdes, y de que los sistemas de transporte de agua de las especies deciduas son más eficientes que los de las especies siempreverdes, coincidiendo con características de especies evasoras y tolerantes a la sequía, respectivamente. Estos síndromes adaptativos, sin embargo, no parecen describir adecuadamente algunas características fisiológicas de las especies leñosas de las sabanas americanas. En efecto, la eficiencia de transporte de agua (conductividad hidráulica) parece ser mayor en especies siempreverdes que en especies deciduas (Tabla 1). Esto tiene un valor adaptativo para los árboles siempreverdes, que generalmente exhiben tasas de pérdidas de agua por transpiración relativamente altas (Fig. 6) y un control estomático débil, debido a que una alta conductividad hidráulica les permite reemplazar rápidamente el agua perdida por transpiración sin que se produzca una disminución excesiva del potencial hídrico foliar. Un pobre suministro de agua a las hojas, expuestas gene-

TABLA 1. Valores de la conductividad hidráulica específica de especies leñosas siempreverdes y deciduas de la sabana estacional.

TABLE 1. Specific hydraulic conductivity values for evergreen and deciduous woody species in a seasonal savanna.

Species	Specific hydraulic conductivity	
	per unit leaf dry weight ($\mu\text{lh}^{-1} \text{g}^{-1}$)	per unit leaf area ($\mu\text{lh}^{-1} \text{cm}^{-2}$)
<i>C. americana</i>	84.47 + 21.32	0.47 + 0.14
<i>B. crassifolia</i>	170.17 + 27.13	1.47 + 0.24
<i>C. vitifolium</i>	16.04 + 1.04	0.10 + 0.01
<i>G. caruto</i>	18.20 + 1.39	0.20 + 0.02

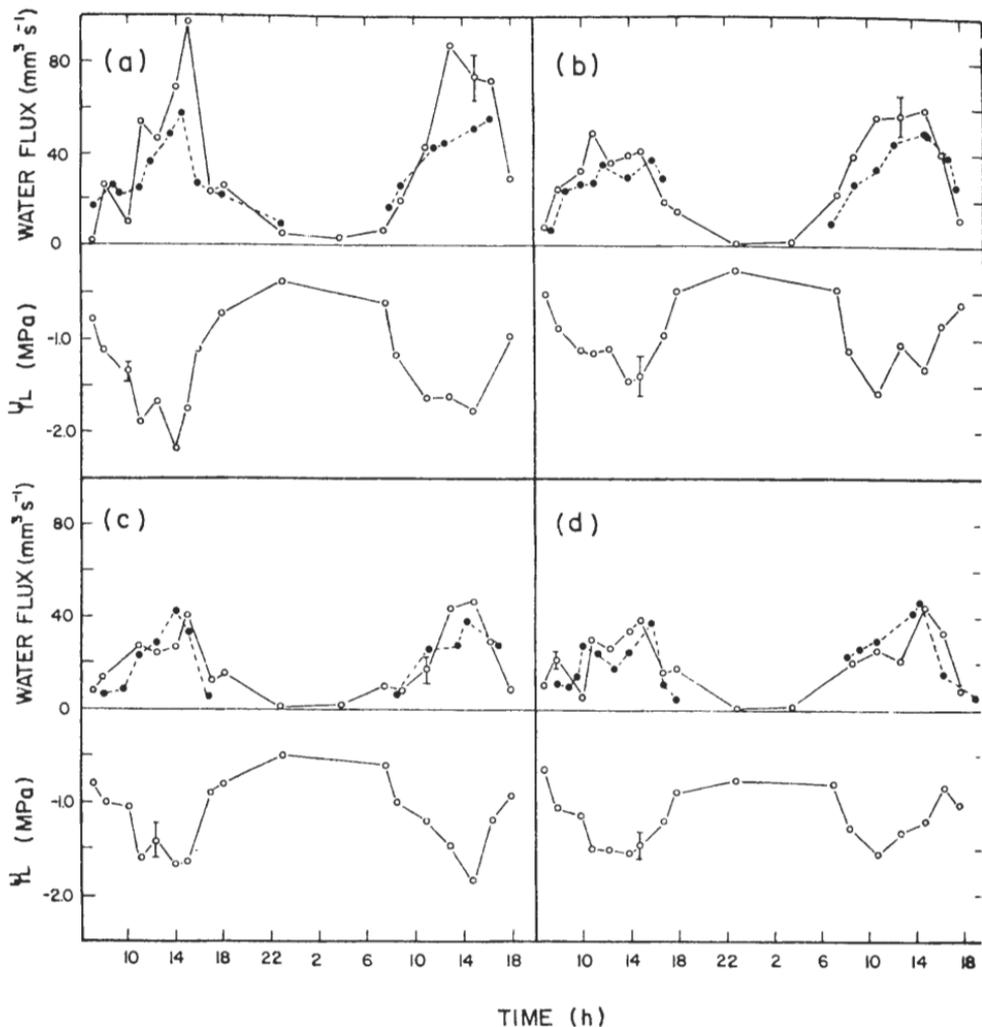


Figura 6. Cursos diarios de transpiración (●) medidos con porómetros de estado estable, Flujo volumétrico de agua en el tallo (○) calculado mediante mediciones de velocidades de pulsos de calor en el xilema de tallos, y potenciales hídricos foliares para (a) *Curatella americana*, (b) *Byrsonima crassifolia*, (c) *Cochlospermum vitifolium*, y (d) *Genipa caruto*. (Tomado de Goldstein et al. 1987).

Figure 6. Daily courses of transpiration (●) measured with steady state porometers, water flow in the stem (○) calculated from measurements of heat pulse velocities in the stem xylem and leaf water potentials for (a) *Curatella americana*, (b) *Byrsonima crassifolia*, (c) *Cochlospermum vitifolium* and (d) *Genipa caruto* (After Goldstein et al. 1987).

ralmente a condiciones ambientales que estimulan altas pérdidas de agua por transpiración, principalmente durante los meses sin lluvias, no sólo produciría déficit hídricos frecuentes sino que también ocasionaría una disminución significativa en la asimilación de carbono. Para los árboles deciduos, por otro lado, con hojas con concentraciones de nutrientes más altas, pero principalmente sin hojas durante el período de sequía y sin costos asociados con un sistema radicular muy grande, un suministro muy eficiente de agua a las hojas no sería tan crítico para el mantenimiento de un presupuesto favorable de carbono y de agua, como lo sería para los árboles siempreverdes.

La Figura 7 muestra cursos diarios de fotosíntesis y eficiencia de uso de agua de dos especies siempreverdes y dos especies deciduas. Es evidente que las especies deciduas no exhiben ni tasas de asimilación ni eficiencias de uso de agua más altas que las de las especies siempreverdes. Estos resultados indudablemente contradicen ideas muy bien establecidas en la literatura de que las especies deciduas deberían tener una mayor capacidad para fijar carbono que las especies siempreverdes, siempre que se comparen formas de crecimiento similares (árboles en este caso) creciendo bajo condiciones ambientales similares. La explicación de esta aparente discrepancia parecería residir en la gran diferencia que hay en el peso foliar específico (peso hoja/área hoja). Las hojas de los árboles siempreverdes son generalmente muy escleromórficas y por lo tanto un peso foliar específico es mucho más alto que el de las hojas de los árboles deciduos. Se sabe que la correlación entre fotosíntesis máxima y concentración de nitrógeno foliar, expresadas ambas variables por unidad de peso, es muy alta (Field y Mooney 1986). La correlación obtenida entre esas mismas variables expresadas por unidad de área foliar, sin embargo, no es tan alta cuando se incluyen en el análisis varias especies. Las hojas de los árboles deciduos tienen concentraciones de nitrógeno mucho más altas que las de los árboles siempreverdes cuando se expresan las concentraciones por unidad de área foliar. Las diferencias, sin embargo pueden no ser significativas, cuando las concentraciones de nitrógeno se expresan por unidad de peso foliar. Esto podría explicar, desde un punto de vista mecanístico, la similaridad en la capacidad de adquisición de carbono entre estas dos formas de crecimiento dominantes de las sabanas americanas. Desde un punto de vista de los costos comparativos para la construcción y mantenimiento de las hojas, parecería también que las especies siempreverdes tendrían que mantener tasas de fotosíntesis relativamente altas a pesar de las

DECIDUOUS

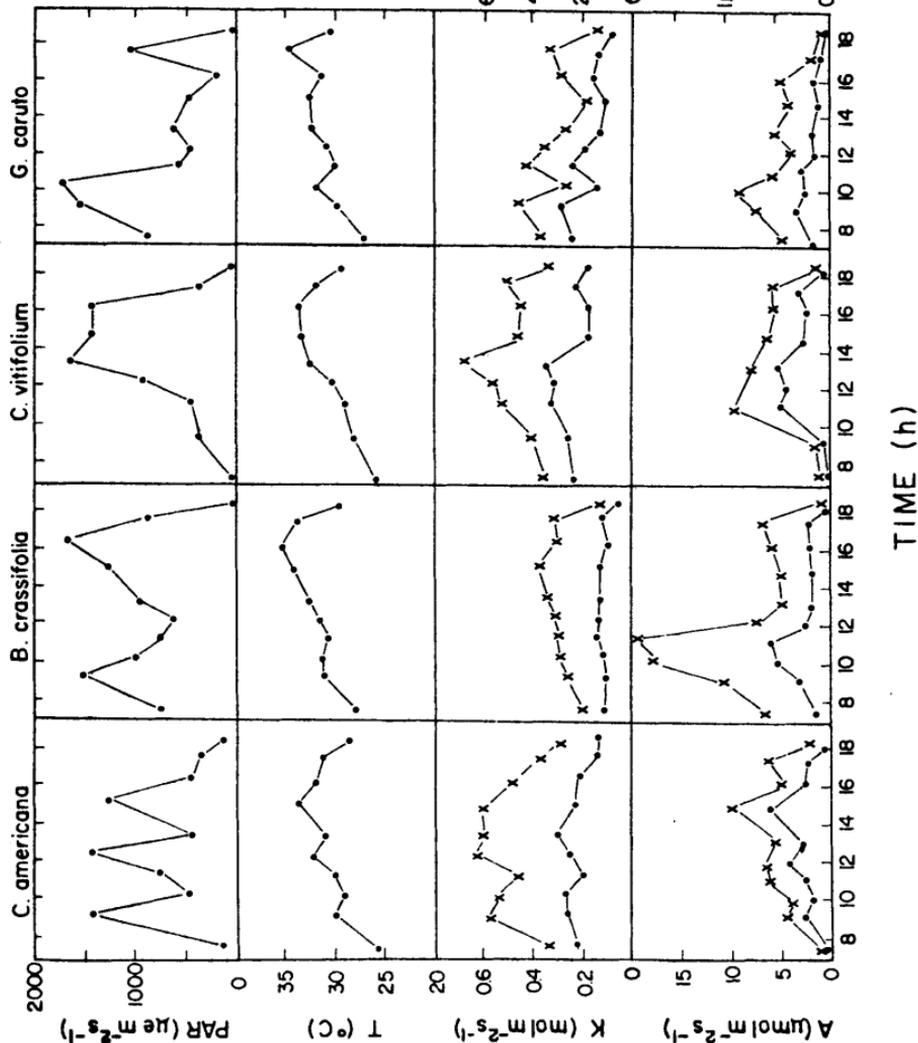


Figura 7. Variaciones diurnas de radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura foliar (T), conductancia estomática (Ks), transpiración (E), asimilación de carbono (A), y eficiencia de uso de agua (A/E) para dos especies de árboles siempreverdes y dos especies de árboles deciduos (Información no publicada).

Figure 7. Daily variations in photosynthetically active radiation (PAR), leaf temperature (T), stomatal conductance (Ks), transpiration (E), carbon assimilation (A) and water use efficiency (WUE) for two evergreen and two deciduous trees (unpublished results).

limitaciones impuestas en el desarrollo del aparato fotosintético por la baja concentración de nutrientes del suelo. Es evidente que la construcción de una hoja en un árbol siempreverde involucra costos energéticos más altos que la de una hoja de un árbol decíduo debido no sólo a la naturaleza escleromórfica de las hojas de los siempreverdes sino también porque estos árboles usan una proporción mayor de fotoasimilados para la construcción de un sistema radicular grande, que la que usan los árboles decíduos. Parecería que la mayor longevidad de las hojas de los árboles siempreverdes no sería suficiente para pagar los altos costos de construcción y mantenimiento de sus hojas si sus tasas de fotosíntesis fueran relativamente bajas. En este contexto, es posible también que conductancias estomáticas altas y un sistema vascular eficiente para el transporte de agua desde el suelo hasta las hojas en especies leñosas siempreverdes, sea crítico para obtener tasas de asimilación relativamente altas bajo las condiciones climáticas que prevalecen en las sabanas tropicales. Estas ideas creemos que merecen ser analizadas con una base de datos más extensa y mediante estudios de manipulación en el campo y en el laboratorio.

Tamaño y Orientación de Hojas

Una de las características morfológicas que quizás más claramente aparece como de menor valor adaptativo, es el tamaño de las hojas de los árboles siempreverdes. La mayoría de las especies siempreverdes de las sabanas de América del Sur, poseen hojas cuyas superficies van desde los 20 hasta los 200 cm² (Medina 1982, Sarmiento et al. 1985, Toledo Rizzini 1976). Este tamaño es mucho más grande que el que predicen los modelos que se basan en consideraciones sobre los procesos de intercambio de energía entre la hoja y el aire que la rodea (Parkhurst and Loucks 1972, Givnish and Vermeij 1976) para las condiciones climáticas que prevalecen en las sabanas tropicales. La Figura 8 muestra las variaciones de la temperatura foliar como función de la conductancia estomática para dos condiciones de demanda evaporativa (alta, representativa de la estación seca y relativamente baja, representativa de la estación lluviosa) y para 5 tamaños de hojas hipotéticas. Durante la simulación del modelo la temperatura del aire se mantuvo constante a 33°C, que es una temperatura que se puede alcanzar en las horas del mediodía. Durante los días de baja demanda evaporativa, una hoja de sabana (típicamente con un ancho de 11 cm) tendría que tener una conductancia estomática muy alta para evitar el sobrecalentamiento,

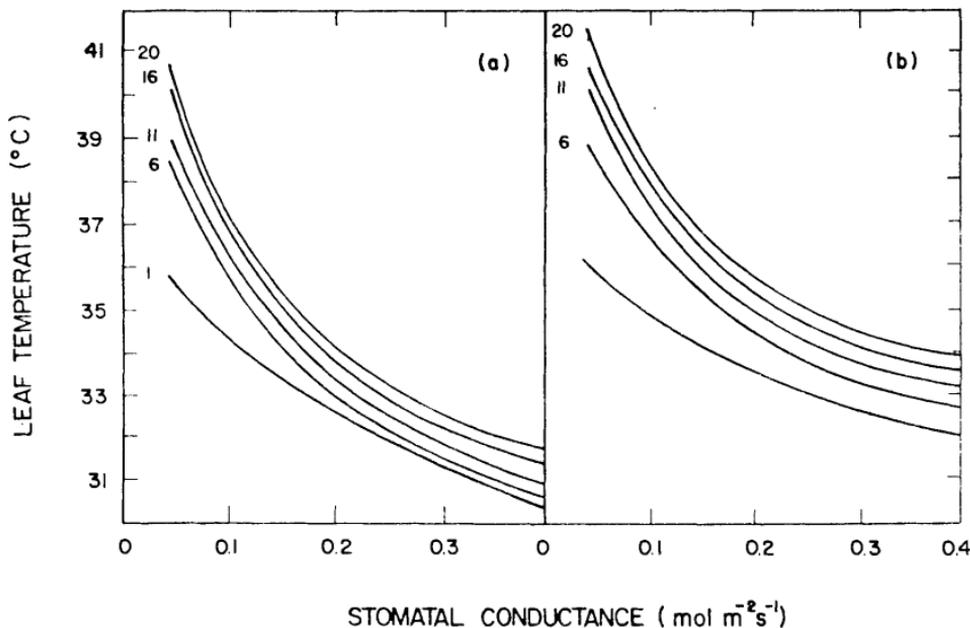


Figura 8. Temperatura foliar predecida como función de la conductancia estomática para hojas de 1, 6, 11, 16 y 21 cm de ancho bajo (a) condiciones de alta demanda evaporativa (humedad del aire = 12 g m^{-3}) y (b) condiciones de baja demanda evaporativa (humedad del aire = 20 g m^{-3}). Radiación solar incidente fue mantenida a 600 W m^{-2} , temperatura del aire a 33°C y velocidad del viento a 0.5 m s^{-1} . La absorbancia foliar de 0.51 usada en la simulación es representativa de árboles siempreverdes de sabana.

Figure 8. Predicted leaf temperature as a function of stomatal conductance for leaves 1, 6, 11, 16 y 21 cm under (a) high evaporative demand conditions (air humidity = 12 g m^{-3}) and (b) low evaporative demand conditions (air humidity = 20 g m^{-3}). Incident solar radiation was maintained at 600 W m^{-2} , air temperature at 33°C and wind velocity at 0.5 m s^{-1} . Leaf absorbance of 0.51 used in the simulation is representative of evergreen savanna trees.

lo que implicaría un costo alto en términos de agua perdida por transpiración. Una hoja mucho más pequeña, por ejemplo de 1 cm de ancho, podría evitar el sobrecalentamiento mediante tasas de transpiración mucho menores. Debido a que la temperatura óptima para la fotosíntesis en especies siempreverdes de sabana, está alrededor de los 25-28°C y que la tasa de fotosíntesis disminuye rápidamente con pequeños cambios de temperatura a ambos lados del óptimo (Sarmiento et al. 1985), los resultados del modelo sugieren que las hojas de los árboles de sabana tienen que tener conductancias estómatas muy altas para mantener la temperatura foliar cerca del óptimo fotosintético, particularmente durante días de baja demanda evaporativa. Los árboles de sabana generalmente exhiben un débil control estomático y tasas de transpiración altas (Meinzer et al. 1983, Goldstein et al. 1986). De esa forma logran no sólo evitar el sobrecalentamiento sino también mantener un balance de carbono favorable. Algunos árboles como *Curatella americana* tienden a tener hojas con ángulos agudos, es decir, las láminas de la hoja minimizan la intercepción de la radiación solar al mediodía. Esto podría ayudar a mantener en estas especies un balance térmico favorable al reducir la intercepción de radiación durante las horas más desfavorables del día. Sin embargo, parecería que hojas horizontales podrían asimilar más carbono que hojas verticales (Fig. 9) si el aumento de radiación absorbida es compensado por un aumento en el enfriamiento evaporativo que mantendría la temperatura foliar constante. Este es un mecanismo que podría dar buenos resultados sólo a corto plazo, pues quizás a largo plazo puede conducir a un consumo excesivo de agua del suelo. La pregunta concerniente al tamaño de las hojas, por lo tanto, todavía permanece sin responder porque hojas más pequeñas pueden producir el mismo resultado a un costo transpiracional menor. El hecho de que la mayoría de los árboles siempreverdes tengan hojas grandes implica que ese tamaño de hojas está siendo seleccionado positivamente, a pesar de sus costos intrínsecos. Es posible que la selección favorezca características de las hojas que tiendan a maximizar las pérdidas de agua por transpiración. Si eso es así, el estudio del posible papel del flujo de agua en árboles de sabana sobre, por ejemplo, la absorción de nutrientes, sería necesario para comprender el significado del tamaño foliar en la economía de agua y de carbono de los árboles de sabanas neotropicales.

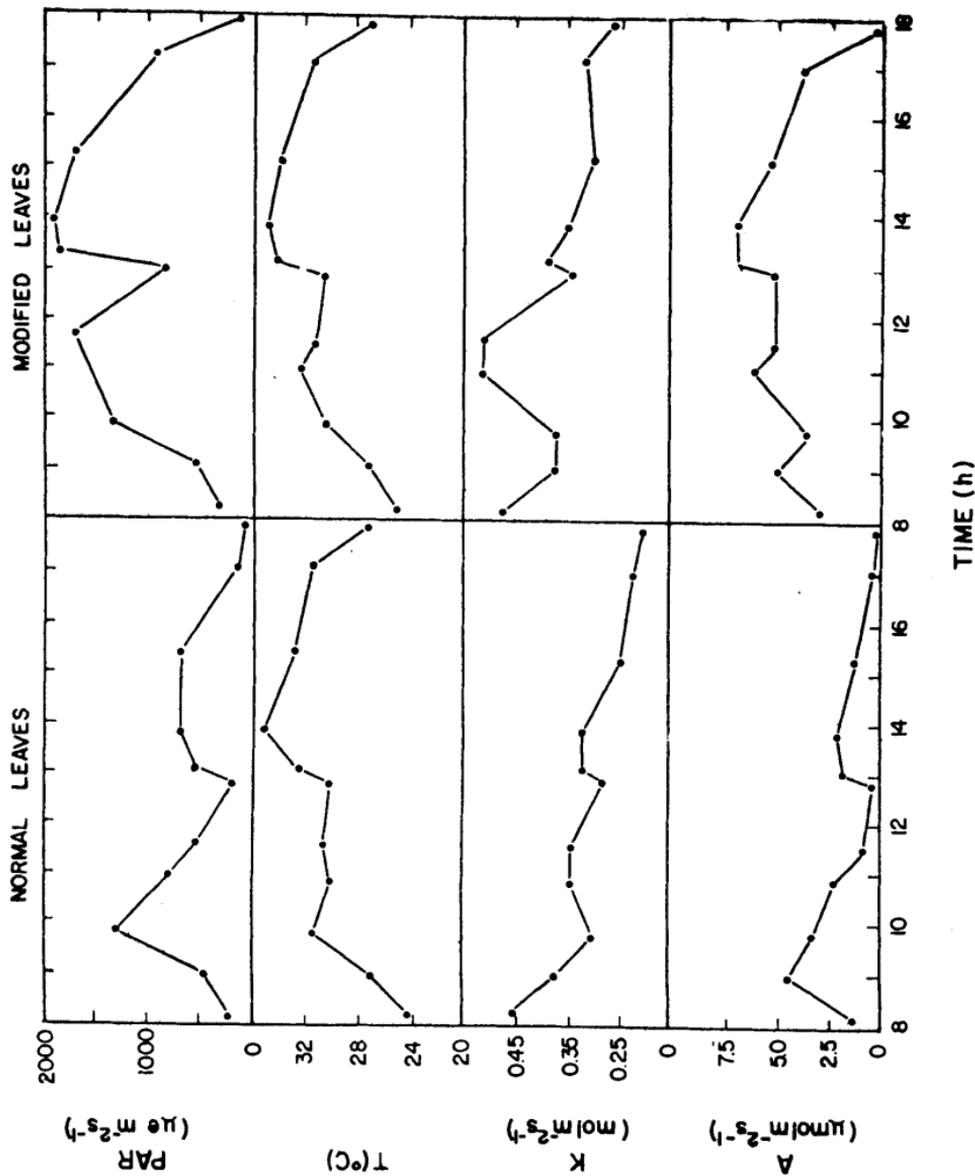


Figura 9. Variaciones diarias de radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura foliar, conductancia estomática y asimilación de carbono para hojas normales y hojas mantenidas en posición horizontal de *Curatella americana*. (Información no publicada).

Figure 9. Daily variations in photosynthetically active radiation (PAR), leaf temperature (T), stomatal conductance (Ks) and carbon assimilation (A) for normal upright leaves and horizontally modified leaves of *Curatella americana* (Unpublished results).

REFERENCIAS

- Arens, K. (1958) O cerrado como vegetação oligotrófica. *Bolm. Fac. Filos. Cienc. Letr., Univ. Saõ Paulo, Botânica* 15:59-77.
- Arens, K., Ferri, M.G., Coutinho, L.M. (1958) Papel do factor nutricional na economia d'água de plantas do cerrado. *Revista de Biologia* (Lisbon) 1:313-324.
- Beadle, N.C.W. (1966) Soil phosphate and its role in molding segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology* 47:992-1007.
- Ferri, M.G. (1944) Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. *Bolm. Fac. Filos., Cienc., Letr., Univ. Saõ Paulo, Botânica* 4:161-224.
- Field C., Mooney H.A. (1986) The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En *On the Economy of Plant Form and Function* (ed. T.J. Givnish). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25-54.
- Givnish T.J., Vermeij G.J. (1976) Sizes and shapes of Liane leaves. *American Naturalist* 110:743-778.
- Goldstein, G., Sarmiento, G., Meinzer, F. (1986) Patrones diarios y estacionales en las relaciones hídricas de árboles siempreverdes de la sabana tropical. *Oecol. Plant.* 21:107-119.
- Goldstein, G., Sarmiento G. (1987) Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. En *Determinants of Tropical Savannas* (ed. B.H. Walter). IUBS monograph series No. 3. ICSU Press, pp. 13-38.
- Goldstein, G. Rada F., Catalan A. (1987) Water transport efficiency in stems of evergreen and deciduous savanna trees. *Proceedings of the Intern. Conf. on Measurement of Soil and Plant Water Status, Vol. 2 Plants*, 267-274. Utah State University.
- Labouriau, L.G., Valio I.F.M., Magalhaes A.C. (1963) Nota sobre a abertura estomatica noturna em plantas do cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 36:465-477.
- Medina, E. (1967) Intercambio gaseoso de árboles de la sabana de Trachypogon en Venezuela. *Bolctín Sociedad Venezolana Ciencias Naturales* 27:56-59.
- Medina, E. (1982) Physiological ecology of neotropical savanna plants. En *Ecology of Tropical Savannas* (ed. B.J. Huntley and B.H. Walker), Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin, pp. 308-335.
- Meinzer F., Seymour, V., Goldstein G. (1983). Water balance in developing leaves of four tropical savanna woody species. *Ecologia* 60:237-243.
- Monk, C.D. (1966) An ecological significance of evergreenness. *Ecology* 47:504-505.
- Parkhurst, D., Loucks O. (1972) Optimal leaf size in relation to environment. *J. Ecol.* 60:505-537.

- Rachid, M. (1947) Transpiração e sistemas subterrâneos da vegetação de verão dos campos cerrados de Emas. *Bolm. Fac. Filos. Cienc. Letr. Univ. S. Paulo*, 80, Bot. 5:1-140.
- Rawitscher F. (1948) The water economy of the vegetation of the campos cerrados in southern Brazil. *J. Ecol.* 36:238-268.
- Sarmiento G. (1984) *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Sarmiento, G., Goldstein, G., Meinzer F. (1985) Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biol. Rev.* 60:315-355.
- Silva J. (1987) Responses of savannas to stress and disturbance: species dynamics. En *Determinants of Tropical Savannas* (ed. B.H. Walker. IUBS Monograph series No 3. ICSU Press, Miami, pp. 141-156.
- Toledo Rizzini, C. (1976) *Tratado de Fisiogeografia do Brasil. Aspectos Ecologicos*. Editora da Universidade de Sao Paulo, Sao Paulo.
- Torres, A. (1985) Estudio de algunos aspectos de la ecofisiología de tres gramíneas en la sabana estacional. Tesis Maestría Ecología Tropical, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Valio I.M.F., Moraes B., Marques M., Matos M.E., De Paula, J.E. (1966) Sobre o balanço d'água de ital Mart. & Succ. nas condições do Cerrado, na estação chuvosa. *Ann. Acad. Bras. Cienc.* 38 (suppl.):227-290.