

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

RESISTENCIA HIDRAULICA Y MECANISMOS DE REGULACION DEL  
FLUJO DE AGUA EN ARBOLES DE SABANA, MATA Y BOSQUE  
DE GALERIA

Tesis

presentada por AMERICO M. CATALAN ante la  
UNIVERSIDAD DE LOS ANDES como requisito  
parcial para optar al grado de:  
MAGISTER SCIENTIARUM EN ECOLOGIA TROPICAL

Mérida, Noviembre de 1983

La presente Tesis de Maestría fue defendida públicamente por su autor ante un jurado de signado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, integrado por los profesores: DR. GUILLERMO GOLDSTEIN, DRA. AURA AZOCAR y DR. MIGUEL ACEVEDO, el día 19 de Diciembre de 1983. El veredicto del jurado fue : SE APRUEBA LA TESIS DE MAESTRIA PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION Y SE RECOMIENDA SU PUBLICACION.

ESTA TESIS FUE REALIZADA CON EL ASESORAMIENTO DEL PROFESOR:

DR. GUILLERMO GOLDSTEIN

## AGRADECIMIENTO

Al profesor Dr. Guillermo Goldstein de quien surgieron las ideas centrales de esta tesis, por el apoyo moral e intelectual permanente y su contribución invaluable en la redacción definitiva del presente trabajo.

Al profesor Ing. Elec. Oscar Fuentes por su valiosa contribución en el diseño y construcción del sistema de medición de velocidad de pulso de calor.

A la profesora Dra. Fresia Torres por su colaboración en el análisis anatómico de las especies.

A mis compañeros y amigos Biol. Josune Canales, Lic. Adrián Torres y Bot. Fermín Rada, por su inapreciable ayuda en el trabajo de campo.

A la dibujante Srta. Adriana Salim

A la Sra. Carmen A. Trejo por el excelente mecanografiado de este trabajo de tesis.

A la Fundación Gran Mariscal de Ayacucho.

Reconocimiento que se hace extensivo a todas aquellas personas que directa o indirectamente han participado en la realización de esta tesis de maestría.

Este trabajo fue realizado mediante subsidio otorgado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas a través de la División de Proyectos Institucionales de la Dirección de Educación al programa titulado: Procesos y adaptaciones de plantas de ecosistemas tropicales con climas contrastantes.

## RESUMEN

El papel de la resistencia hidráulica en el continuo suelo-planta-atmósfera y los mecanismos de regulación del balance hídrico fueron estudiados en dos especies siempre verdes de sabana, dos decíduas de mata y dos semidecíduas de bosque de galería.

Para comprender las diferencias en el balance hídrico de estos grupos de especies se realizaron cursos diarios de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas, análisis de los componentes del potencial hídrico foliar mediante curvas presión-volumen, estudio de algunas características anatómicas del xilema de las especies, determinaciones de resistencia hidráulica por el método de pulso de calor y estimaciones de conductividad hidráulica específica.

Los resultados indican que las especies de sabana que poseen un sistema radicular profundo tienen altos valores de conductancia foliar y bajos valores de resistencia hidráulica. Esto les permite mantener altas tasas de transpiración bajo las condiciones climáticas de las tierras calientes tropicales. Estas altas tasas de pérdidas de humedad por transpiración inducen rápidas caídas de potencial hídrico foliar y potencial de turgor como resultado de algunas propiedades del tejido foliar, particularmente células de paredes rígidas y valores bajos de potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor. Los valores relativamente bajos de potencial hídrico foliar que estas especies exhiben en el campo originan un fuerte gradiente de potencial hídrico entre el suelo y la planta promoviendo altas tasas de flujo de agua entre el suelo y la atmósfera. Estas características sugieren que estas especies arbóreas son relativamente tolerantes a déficit hídricos a pesar del agua disponible en profundidad durante gran parte del año.

Las especies decíduas de "mata" con un sistema radicular superficial, tienen bajos valores de conductancia foliar y altos valores de resistencia hidráulica. Esto hace que las tasas de transpiración sean relativamente bajas a pe-

sar de la alta demanda evaporativa. Los bajos valores de flujo transpiracional retardan la disminución del potencial hídrico foliar y potencial de turgor, debido a que estas especies tienen células de paredes elásticas y altos valores de potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor. Se originan así pequeños gradientes de potencial hídrico lo que trae como consecuencia una baja capacidad de absorción de agua. Estas características sugieren que las especies de mata son más evasoras a períodos de déficit hídrico en el suelo, que las especies siempre verdes de sabana.

Las especies de bosque de galería no presentan un único tipo de estrategia de regulación del balance hídrico, siendo una de las especies estudiadas más parecida a los árboles de sabana y la otra más parecida a los árboles de mata.

El análisis de los resultados indica que las especies estudiadas, frente a la combinación de ciertas características climáticas y edáficas poseen diferentes mecanismos morfofuncionales que les permiten sobrevivir a épocas y sitios con distinta disponibilidad de agua en el suelo. Se discute el significado ecológico de estas diferencias.

# C O N T E N I D O

Pág.

LISTA DE FIGURAS

LISTA DE TABLAS

LISTA DE APENDICES

INTRODUCCION

1

MATERIALES Y METODOS

6

A. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

6

1. UBICACION

6

2. GEOMORFOLOGIA Y SUELOS

6

3. CLIMA

6

4. VEGETACION

9

B. DESCRIPCION DE LAS ESPECIES

10

1. *Curatella americana*

10

2. *Byrsonima crassifolia*

11

3. *Genipa caruto*

11

4. *Cochlospermum vitifolium*

11

5. *Cassia moschata*

12

6. *Maprounea guianensis*

12

C. ESTUDIOS DE CAMPO

12

1. VARIABLES MICROCLIMATICAS

13

1.1. Humedad relativa del ambiente y temperatura del aire

13

## CONTENIDO (Cont.)

	Pág.
1.2. Radiación solar	13
1.3. Temperatura del suelo	13
2. VARIABLES DE RESPUESTA DE LAS PLANTAS	14
2.1. Conductancia foliar	14
2.2. Temperatura foliar	17
2.3. Potencial hídrico	18
2.4. Diferencia de presión de vapor hoja-aire	19
2.5. Densidad de flujo transpiracional	20
D. ESTUDIOS DE LABORATORIO	20
1. COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL TEJIDO FOLIAR	20
2. DESCRIPCION ANATOMICA DE LA MADERA	23
3. CONDUCTIVIDAD HIDRAULICA	25
E. VELOCIDAD DE FLUJO DE AGUA EN EL XILEMA	26
RESULTADOS	33
A. RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPECIES EN EL CAMPO	33
1. CURSOS DIARIOS DE FACTORES AMBIENTALES Y VARIABLES DE RESPUESTA DE LAS PLANTAS	33
2. RESISTENCIA HIDRAULICA	40
B. COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL TEJIDO FOLIAR	44
C. DESCRIPCION ANATOMICA DE LA MADERA	56
D. VELOCIDAD DE FLUJO DE AGUA EN EL XILEMA	60

## CONTENIDO (Cont.)

	Pág.
1. CURSOS DIARIOS DE VELOCIDAD DE PULSO DE CALOR	60
2. VELOCIDAD DE PULSO DE CALOR COMO INDICADOR DE TRANSPIRACION	64
3. RESISTENCIA HIDRAULICA	65
E. CONDUCTIVIDAD HIDRAULICA ESPECIFICA	81
DISCUSION	82
APENDICE A	96
APENDICE B	116
APENDICE C	118
APENDICE D	121
APENDICE E	128
APENDICE F	133
BIBLIOGRAFIA	135

## LISTA DE FIGURAS

Figura		Pág.
1	Curva presión-volumen típica.	22
2	Diagrama de bloques del sistema de medición de velocidad de pulso de calor.	29
3	Circuito eléctrico del sistema de medición de velocidad de pulso de calor.	30
4	Receptor del sistema de medición de velocidad de pulso de calor.	32
5	Curso diario en <i>C. americana</i> (o) y <i>B. crassifolia</i> (●), de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) y radiación solar global, realizado el 17 de septiembre de 1982.	34
6	Curso diario en <i>G. caruto</i> (o) y <i>C. vitifolium</i> (●) de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) y radiación solar global, realizado el 17 de septiembre de 1982.	35
7	Curso diario en <i>C. moschata</i> (o) y <i>M. guianensis</i> (●), de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) y radiación solar global, realizado el 17 de septiembre de 1982.	36
8	Curso diario en <i>C. americana</i> (o), <i>B. crassifolia</i> (●) y <i>C. moschata</i> (o), de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) y radiación solar global, realizado el 2 de febrero de 1983.	38

## LISTA DE FIGURAS (Cont)

Figura		Pág.
9	Relación entre potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y transpiración relativa, durante la época húmeda (o) y época seca (●). _____ es resultado de una regresión lineal y --- es resultado de una regresión exponencial.	51
10	Curva presión-volumen (a)(b) y diagrama de Höfler (c) (d), en <i>C. americana</i> . Las curvas fueron realizadas el mes de febrero de 1982 (época seca) y el mes de junio de 1983 (época húmeda).	46
11	Curva presión-volumen (a)(b) y diagrama de Höfler (c) (d), en <i>B. crassifolia</i> . Las curvas fueron realizadas el mes de febrero de 1982 (época seca) y el mes de junio de 1983 (época húmeda).	47
12	Curvas presión-volumen (a)(b) y diagrama de Höfler (c) (d), en <i>G. caruto</i> y <i>C. vitifolium</i> . Curvas realizadas el mes de junio de 1983.	48
13	Curvas presión-volumen (a)(b) y diagrama de Höfler (c) (d), en <i>C. moschata</i> . Curvas realizadas el mes de febrero de 1982 (época seca) y el mes de junio de 1983 (época húmeda).	49
14	Curvas presión-volumen (a)(b) y diagrama de Höfler (c) (d), en <i>M. guianensis</i> . Curvas realizadas el mes de febrero de 1982 (época seca) y el mes de junio de 1983 (época húmeda).	50
15	Relación entre el número de vasos por mm <sup>2</sup> y diámetro de vasos ( $\mu$ ) para las seis especies estudiadas.	59
16	Cursos diarios de velocidad de pulso de calor (VPC), para <i>B. crassifolia</i> (●—●), <i>C. americana</i> (●---●), <i>C. moschata</i> (o---o) y <i>G. caruto</i> ( ), durante la época seca (marzo, 1983) y época húmeda (junio, 1983).	61
17	Cursos diarios de velocidad de pulso de calor (VPC), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), en <i>C. americana</i> , <i>B. crassifolia</i> y <i>C. moschata</i> , realizado el mes de marzo de 1983.	66

LISTA DE FIGURAS (Cont.)

Figura		Pág.
18	Relación entre velocidad de pulso de calor (VPC) y densidad de flujo transpiracional (DFT), para <i>C. americana</i> ( $\Delta$ ), <i>B. crassifolia</i> ( $\bullet$ ) y <i>C. moschata</i> (o). Se indica coeficiente de correlación (r).	67
19	Relación entre potencial hídrico y (a) velocidad de pulso de calor, (b) velocidad de pulso de calor por área basal y (c) velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción, para <i>B. crassifolia</i> durante la época húmeda (junio, 1983) y época seca (marzo, 1983).	71
20	Relación entre potencial hídrico y (a) velocidad de pulso de calor, (b) velocidad de pulso de calor por área basal y (c) velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción, para <i>C. moschata</i> , durante la época húmeda (junio de 1983) y época seca (marzo de 1983).	75
21	Relación entre potencial hídrico y (a) velocidad de pulso de calor, (b) velocidad de pulso de calor por área basal y (c) velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción, para <i>C. americana</i> , durante la época húmeda (junio de 1983) y época seca (marzo de 1983); y para <i>G. caruto</i> , durante la época húmeda (junio de 1983).	76
22	Especies Tolerantes a Déficit Hídricos	96
23	Especies Evasoras a Déficit Hídricos	97

LISTA DE TABLAS

Pág.

Tabla

1	Datos de algunas variables microclimáticas, donde $\bar{X}(1)$ es promedio mensual, $\bar{X}(2)$ promedio diario y $\bar{X}$ media anual. Estación Barinas-aeropuerto. Edo. Barinas. Período 1976-1982. Lat: 08°-36'-55"; Long: 70°-12'-15"; Alt: 180 m.s.n.m.	7
2	Datos de algunas variables microclimáticas, donde $\bar{X}(1)$ es promedio mensual $\bar{X}(2)$ promedio diario y $\bar{X}$ media anual. Estación Barinas aeropuerto. Edo. Barinas. Año 1982. Lat: 08°36' 55", Long: 70°12' 15"; Alt: 180 m.s.n.m.	8
3	Valores máximos de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT) y Diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV): EH es época húmeda (septiembre 1982) y ES, es época seca (Febrero 1983).	42
4	Relación Potencial hídrico y transpiración relativa para seis especies estudiadas durante época húmeda (EH) y época seca (ES). Se incluye el ajuste de una función lineal y una función exponencial r es el coeficiente de correlación respectivo.	43
5	Parámetros de relaciones hídricas obtenidos de las curvas presión-volumen; potencial osmótico de saturación ( $\psi_0(\text{sat})$ ), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\psi_0(\text{tlp})$ ), contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRW (tlp)), módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ),ajuste osmótico pasivo ( $\Delta\psi$ ), número de osmoles de soluto por peso seco ( $N_s/P_s$ ) y porcentaje de retención de agua osmótica en plasmólisis incipiente ( $V_p/V_0$ ), durante la época húmeda (EH) y época seca (ES).	55
6	Algunas características anatómicas del xilema de las especies estudiadas.	57
7	Cursos diarios de velocidad de pulso de calor (VPC) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) en 4 de las especies estudiadas durante la estación húmeda (Julio, 1983).	62

## LISTA DE TABLAS (Cont)

Tabla		Pág.
8	Cursos diarios de velocidad de pulso de calor (VPC), densidad de flujo transpiracional (DFT) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), en 3 de las especies estudiadas, durante la estación seca (Marzo, 1983).	63
9	Diámetros a la altura de pecho (DAP), área basal (G) y área efectiva de conducción (AEC), en 4 de las especies estudiadas.	68
10	Cursos diarios de velocidad de pulso de calor por área basal (VPC x G) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), en 4 de las especies estudiadas, durante la estación húmeda (Julio, 1983).	70
11	Cursos diarios de velocidad de pulso de calor por área basal (VPC x G) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), en 3 de las especies estudiadas durante la estación seca (Marzo, 1983).	71
12	Cursos diarios de velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción (VPC x AEC) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), en 4 de las especies estudiadas durante la estación húmeda (Julio, 1983).	72
13	Cursos diarios de velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción (VPC x AEC) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), en 3 de las especies estudiadas durante la estación seca (Marzo, 1983).	73
14	Relación potencial hídrico ( $\psi_f$ ) y velocidad de pulso de calor (VPC) durante la época húmeda (EH) y época seca (ES). Se incluye el ajuste de una función lineal y una función exponencial. $r$ es el coeficiente de correlación respectivo.	77
15	Relación potencial hídrico ( $\psi_f$ ), y velocidad de pulso de calor por área basal (VPC x G) durante época húmeda (EH) y época seca (ES). Se incluye el ajuste de una función lineal y una función exponencial. $r$ es el coeficiente de correlación respectivo.	78

## LISTA DE TABLAS (Cont.)

		Pág.
Tabla		
16	Relación potencial hídrico ( $\psi_f$ ) y velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción (VPC x AEC) durante la época húmeda (EH) y época seca (ES). Se incluye el ajuste de una función lineal y una función exponencial. $r$ es el coeficiente de correlación respectivo.	79
17	Conductividad hidráulica expresada por peso fresco (1) peso seco (2) y área foliar (3) $\pm$ el error standar de la media.	83

## LISTA DE APENDICES

	Pág.
<p>APENDICE A. RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPECIES EN EL CAMPO</p>	96
<p>Tabla 1. Curso diario en <i>C. americana</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Septiembre 1982.</p>	99
<p>Tabla 2. Curso diario en <i>B. crassifolia</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Septiembre 1982.</p>	100
<p>Tabla 3. Curso diario en <i>G. caruto</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Septiembre 1982.</p>	101
<p>Tabla 4. Curso diario en <i>C. vitifolium</i> de variables microclimáticas y de respuesta de la plantas. Septiembre 1982.</p>	102
<p>Tabla 5. Curso diario en <i>C. moschata</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Septiembre 1982.</p>	103
<p>Tabla 6. Curso diario en <i>M. guianensis</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Septiembre 1982.</p>	104
<p>Tabla 7. Curso diario en <i>C. americana</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Febrero 1983.</p>	105
<p>Tabla 8. Curso diario en <i>B. crassifolia</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Febrero 1983.</p>	106
<p>Tabla 9. Curso diario en <i>C. moschata</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Febrero 1983.</p>	107

## LISTA DE APENDICES (Cont.)

	Pág.
Tabla 10. Curso diario en <i>C. americana</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Julio 1982.	108
Tabla 11. Curso diario en <i>B. crassifolia</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Julio 1982.	109
Tabla 12. Curso diario en <i>G. caruto</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Julio 1982.	110
Tabla 13. Curso diario en <i>C. vitifolium</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Julio 1982.	111
Tabla 14. Curso diario en <i>C. moschata</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Julio 1982.	112
Tabla 15. Curso diario en <i>M. guianensis</i> de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas. Julio 1982.	113
Figura 1. Relación entre potencial hídrico foliar y densidad de flujo transpiracional en especies de sabana (a) y especies de mata (b). Septiembre 1982.	114
Figura 2. Relación entre potencial hídrico foliar y densidad de flujo transpiracional en especies de bosque (a), Septiembre 1982 y en especies de sabana y <i>C. moschata</i> (b), Febrero 1983.	115
APENDICE B. COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL TEJIDO FOLIAR	116
Tabla 1. Valores utilizados en la construcción de las curvas presión-volumen	117

## LISTA DE APENDICES (Cont.)

	Pág.
APENDICE C. DESCRIPCION ANATOMICA DE LAS ESPECIES	118
APENDICE D. VELOCIDAD DEL FLUJO DE AGUA EN EL XILEMA	121
Figura 1. Relación entre potencial hídrico y velocidad de pulso de calor. Julio 1983.	122
Figura 2. Relación entre potencial hídrico y velocidad de pulso de calor. Marzo 1983.	123
Figura 3. Relación entre potencial hídrico y velocidad de pulso de calor por área basal. Julio 1983.	124
Figura 4. Relación entre potencial hídrico y velocidad de pulso de calor por área basal. Marzo 1983.	125
Figura 5. Relación entre potencial hídrico y velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción. Julio 1983.	126
Figura 6. Relación entre potencial hídrico y velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción. Marzo 1983.	127
APENDICE E. CONDUCTIVIDAD HIDRAULICA ESPECIFICA	128
Tabla 1. Valores de flujo gravitacional y conductividad hidráulica para <i>C. americana</i> y <i>B. crassifolia</i> .	129
Tabla 2. Valores de flujo gravitacional y conductividad hidráulica para <i>G. caruto</i>	130
Tabla 3. Valores de flujo gravitacional y conductividad hidráulica para <i>C. vitifolium</i> .	131
Tabla 4. Valores de flujo gravitacional y conductividad hidráulica para <i>C. moschata</i> y <i>M. guianensis</i> .	132
APENDICE F. RESUMEN GENERAL DE LA INFORMACION OBTENIDA.	133

## INTRODUCCION

Los Llanos Occidentales de Venezuela y particularmente los Llanos ubicados al Norte del Estado Barinas, zona en que se realizó este estudio, se caracterizan por poseer un clima megatérmico, con isoterminia anual. La diferencia entre la media del mes más frío y la del mes más cálido es de sólo 3°C. Su clima hídrico es marcadamente estacional, concentrándose las precipitaciones en 7 a 8 meses del año.

A pesar de existir condiciones climáticas similares la vegetación de la zona presenta dos tipos fisonómicos muy diferentes: sabana y bosque, cuya presencia respondería a factores topográficos, geomorfológicos y/o edáficos diferentes.

Las sabanas mejor representadas pertenecen a las sabanas estacionales el cual es uno de los ecosistemas de sabana de mayor extensión en América del Sur (Sarmiento, 1983). En este tipo de vegetación se encuentran árboles aislados perennifolios, de hojas escleromórficas de gran tamaño que están profundamente enraizados. El escleromorfismo de algunos de estos árboles podría deberse a los suelos pobres y de baja capacidad de intercambio catiónico, en que se encuentran estas sabanas (Goodland y Pollard, 1973; Sarmiento, 1983). Existe una disponibilidad adecuada de agua en el suelo aún en época seca (Sarmiento, et al., 1983).

La continuidad de la sabana estacional es interrumpida por la presencia de pequeños bosques deciduos llamados "matas", que le dan a la sabana una fisonomía de parque. Los suelos en que se encuentran los bosques deciduos tienen agua disponible sólo en época húmeda y son más ricos en nutrientes que los suelos en que se encuentran las sabanas.

También se encuentran en esta zona, bosques semideciduos (bosques de galería), siguiendo cursos pequeños de agua, posiblemente con un abastecimiento extra de agua por escurrimiento en época de sequía.

Las diferencias en cuanto a disponibilidad de agua en el suelo, en períodos de escasez de lluvias y la diferente periodicidad estacional en el follaje sugiere que las especies arbóreas consideradas en este estudio tendrían diferentes estrategias de resistencias para esos períodos desfavorables y también diferirían en sus mecanismos de regulación del flujo de agua.

El objetivo del presente trabajo de tesis, es estudiar los mecanismos de regulación del flujo de agua, el efecto de la resistencia al flujo de agua en fase líquida y las estrategias de resistencia a períodos de sequía en dos especies perennifolias de sabana, dos especies decíduas de "mata" y dos especies seridecíduas de bosque de galería.

Se seleccionaron especies que fueran representativas de los ecosistemas estudiados, diferentes en cuanto a su caducifolia y que se encuentran en sítios contrastantes en cuanto a disponibilidad de agua en el suelo, situación que permitiría simplificar el análisis de las diferencias entre ellas.

Dado que teóricamente el balance hídrico de una planta, depende no solamente de la disponibilidad de agua en el suelo, y de las pérdidas por transpiración sino también de las resistencias que el flujo de agua encuentra a lo largo del continuo suelo-planta-atmósfera, se hace énfasis en este trabajo en las propiedades del sistema de conducción del flujo de agua a lo largo del tallo, pensando que deben existir diferencias en las especies consideradas, y que estas diferencias podrían ser importantes para explicar el éxito de las distintas especies en su capacidad de regulación del balance hídrico.

Debido a que las propiedades anatómicas del xilema de las especies influyen en las características hidráulicas del sistema de conducción y por lo tanto en el movimiento del agua en el tallo (Chaney y Kozłowski, 1977; Lassoie et al, 1977) algunos aspectos relacionados con el largo, ancho y número de vasos del xilema también fueron incluidos en el presente estudio. Por ejemplo distintos gradientes de potencial hídrico pueden ser requeridos para mantener iguales tasas de flujo de agua, en especies con diferentes diámetros de vasos en el xilema.

En este trabajo también se hace un análisis de resistencias hidráulicas en el xilema, las cuales son estimadas con el método de pulso de calor, método originalmente descrito por Huber (1932) y Huber y Schmidt (1937). Poniendo especial énfasis en diferentes métodos de estimación de resistencias hidráulicas, también se han realizado mediciones de conductividad hidráulica específica.

Zimmermann (1978), midió tasas de flujo de una solución a través de secciones de tallo y ramas, bajo condiciones de flujo gravitacional y expresadas por peso fresco de hojas abastecidas, encontrando que esta conductividad hidráulica específica no es uniforme en el árbol.

Hoy en día, existe un conocimiento adecuado sobre la ecología y características fisiológicas (balance hídrico) de algunas especies leñosas principalmente de climas templados. Sin embargo, a pesar de cierta tradición de estudios ecofisiológicos de plantas leñosas en zonas tropicales, particularmente en Brasil y Venezuela, los conocimientos sobre adaptaciones y mecanismos de regulación del balance hídrico son relativamente escasos.

Ya los primeros estudios sobre transpiración de árboles del cerrado, nombre con que los investigadores brasileros identifican a las sabanas tropicales durante la década del 40, mostraron que a pesar del aparente xeromorfismo de sus hojas, la mayoría de las especies escasamente controlan las pérdidas de agua, aún durante el pico de la estación seca (Ferri, 1944, 1955; Rawitscher, 1948; Ferri y Coutinho, 1958; Coutinho y Ferri, 1960; citados por Sarmiento et al, 1983).

Resultados similares han sido encontrados en árboles de las sabanas de Venezuela. Vareschi (1960), realizando algunas observaciones sobre la transpiración de árboles llaneros durante la época de sequía encontró que no existe control estomático severo en *B. crassifolia* ubicando estos árboles dentro del grupo, de plantas con transpiración excesiva. San José (1977), midió tasas de transpiración en *C. americana* en la temporada seca de la sabana de los Llanos Altos Centrales, encontrando valores similares a los encontrados por Vareschi (1960).

Aparentemente las especies siempre verdes de sabana tienen acceso mediante un sistema radicular profundo a agua disponible en profundidad (Medina, 1967), esto les permite mantener altas tasas de transpiración sin aparente control estomático, aún durante la época seca. Foldats y Rutkis (1975) estudiaron el sistema radical de las plantas leñosas de la sabana encontrando que las rai -

se extienden superficialmente. Ellos no pudieron observar sin embargo, la penetración de las raíces a través de fracturas de la "capa dura" de gravas silíceas en el alto llano del Guárico.

En trabajos más recientes, Meinzer et al (1983) estudiaron el balance hídrico en el desarrollo de la hoja de *C. americana*, *B. crassifolia*, *B. virgilioi* y *C. sylvestris*. Estudiando los componentes del potencial hídrico foliar, conductancia foliar con porómetro de estado estable y densidad de flujo transpiracional concluyeron que a pesar de la apariencia escleromórfica de sus hojas, las cuatro especies leñosas siempre verdes bajo las condiciones estudiadas durante la época seca eran capaces de mantener altas tasas de flujos transpiracionales y ejercer sólo ocasionalmente controles estomacales débiles de las pérdidas de agua. Goldstein et al (1983), estudiaron algunos aspectos de relaciones hídricas, balance energético y economía del carbono en *C. americana* y *B. crassifolia*, en relación al tamaño de su hoja. Estos autores describieron algunas de las características fisiológicas que permiten el mantenimiento de un balance favorable de carbono y un "aceptable" eficiencia de uso de agua en hojas grandes de árboles siempre verdes de la sabana estacional. Sin embargo, encontraron que hojas pequeñas producirían los mismos o mejores resultados a un menor costo de transpiración.

Estos mismos autores encontraron que el potencial hídrico foliar no cambia mucho durante el año y permanece siempre por encima del punto de pérdida de turgor, permitiendo la expansión foliar continua durante la estación seca que es el período de desarrollo de las nuevas hojas en árboles siempre verdes.

Desafortunadamente existen muy pocos estudios ecofisiológicos en Venezuela sobre las especies de "matas" y bosque de galería.

Aunque las relaciones hídricas de algunas especies de tierras calientes tropicales están bien analizadas, sin embargo no existe una comparación sistemática entre los mecanismos de regulación de balance hídrico de especies con ecologías y fenologías diferentes. Tampoco se ha realizado un

estudio sobre el papel de la resistencia hidráulica en el continuo suelo-planta-atmósfera y su efecto sobre la capacidad de regulación del balance hídrico en dichas especies.

En este trabajo se pondrá especial énfasis en estos dos aspectos **recien se**  
ñalados.

## MATERIALES Y METODOS

### A. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

#### 1. UBICACION

El área en que se realizó el estudio está ubicada políticamente en el Distrito Barinas del Estado Barinas, y geográficamente en los  $8^{\circ}37'$  latitud Norte y  $70^{\circ}12'$  longitud Oeste y a una altitud de 250 m.s.n.m.

#### 2. GEOMORFOLOGIA Y SUELOS

El área se encuentra en una gran unidad regional, llamada "pie de monte andino", formada durante el Cuaternario; esta unidad está constituida por una franja paralela a la dirección general de la Cordillera Andina, SW-NE y tiene aproximadamente 10 km de ancho. Concretamente, el área se encuentra sobre una deposición cuaternaria llamada  $t_{iV}$  ( $Q_{iV}$ ), que descansa sobre la Formación Río Yucá. La acumulación  $t_{iV}$  ( $Q_{iV}$ ) ha sido afectada por movimientos tectónicos, siendo el principal una gran falla longitudinal, paralela a la dirección general de la Cordillera Andina y que basculó el conjunto hacia el SE.

Los materiales que constituyen la  $t_{iV}$ , son gruesos, formados de cantos y bloques rodados de areniscas y cuarcitas, heterométricos (Zinck y Stagno, 1966).

Los suelos en esta área son arenosos, de perfil laterítico bien diferenciado, con rodados entre 40 cm y 1 m de profundidad (Silva, Monasterio y Sarmiento, 1971).

#### 3. CLIMA

En la Tabla 1, se presenta un resumen de algunas **variables climáticas**, que caracterizan el área de estudio. Los datos corresponden a la **estación meteorológica Barinas-Aeropuerto** y al período 1976-82. En la **Tabla 2**, se observan datos correspondientes al año 1982 (Enero a Octubre), **fecha en que se realizó gran parte del estudio.**

Tabla 1. Datos de algunas variables microclimáticas, donde  $\bar{X}(1)$  es promedio mensual,  $\bar{X}(2)$  promedio diario y  $\bar{X}$  media anual. Estación Barinas-acropuerto. Edo. Barinas. Período 1976-1982. LAT: 08°-36'-55"; LONG: 70°-12'-15"; ALT: 180 m.s.n.m.

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	$\bar{X}$
Temperatura (°C)													
MED.	26.9	27.9	28.1	28.2	25.8	25.2	25.2	25.5	25.9	26.5	26.8	26.6	26.55
MAX.M	32.9	33.6	33.1	32.1	30.3	29.5	29.6	30.7	30.2	31.4	31.1	31.8	31.36
MIN.M	21.2	22.6	22.6	23.4	22.8	22.2	21.8	21.8	22.4	22.4	22.9	21.9	22.33
Precipitación (mm)													
$\bar{X}(1)$	2.8	6.5	54.0	196.2	273.1	291.1	230.8	179.1	209.9	149.2	115.1	43.1	TOTAL 1750.9
Total	263.6	212.5	177.6	119.7	133.5	132.1	153.6	180.0	185.5	201.8	220.5	224.5	
$\bar{X}(2)$	8.5	7.3	6.2	4.0	4.2	4.4	4.9	5.8	6.2	6.4	7.4	7.2	
Humedad (%)													
$\bar{X}(1)$	63	58	60	68	79	82	82	81	82	79	76	73	
Radiación (Cal/cm <sup>2</sup> )													
$\bar{X}(2)$	402	413	403	353	375	377	388	406	411	405	386	365	
Evaporación (mm)													
$\bar{X}(2)$	7.6	8.5	8.0	6.3	4.6	4.3	4.4	5.0	5.3	5.4	5.4	5.8	

FUENTE: División de Hidrología MARNR

Tabla 2. Datos de algunas variables microclimáticas, donde  $\bar{X}(1)$  es promedio mensual  $\bar{X}(2)$  promedio diario y  $\bar{X}$  media anual. Estación Barinas aeropuerto. Edo. Barinas. Año 1982. LAT: 08° 36' 55", LONG: 70° 12' 12" ; ALT: 180 m.s.n.m.

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O
Temperatura (°C)										
MED.	27.0	27.5	28.3	25.7	26.0	25.9	26.2	25.5	26.1	26.1
MAX.M	33.2	33.4	34.0	29.3	30.3	30.3	30.3	30.8	31.9	31.4
MIN.M	21.8	23.5	23.5	23.2	23.2	23.0	22.1	22.0	22.3	22.4
Precipitación (mm)										
$\bar{X}(1)$	2.5	1.7	7.6	319.3	396.8	153.6	230.7	206.0	354.7	99.3
Horas de sol										
Total	237.0	149.1	146.7	78.1	127.7	141.9	137.9	176.2	176.0	183.1
$\bar{X}(2)$	7.7	5.3	7.9	2.6	4.1	4.7	4.4	5.7	5.9	5.9
Humedad (%)										
$\bar{X}(1)$	64	63	60	78	82	84	83	83	82	78
Radiación (cal/cm <sup>2</sup> )										
$\bar{X}(2)$	382	357	370	296	366	393	361	385	410	377
Evaporación (mm)										
$\bar{X}(2)$	7.1	6.9	7.9	5.1	4.6	4.1	4.4	4.8	4.9	4.9

FUENTE: División de Hidrología MARNR

La precipitación promedio anual es de 1750.9 mm, mayormente concentrada en los meses de Abril a Noviembre. Se puede observar que existe una clara diferencia entre una época de lluvia y otra de sequía. El período seco se presenta, por lo general, entre los meses de Diciembre y Marzo, con precipitaciones medias mensuales inferiores a los 60 mm.

La temperatura media anual es de 26.6°C, con una variación de 3°C, entre el mes más frío y el mes más caliente.

El promedio diario de evaporación es de 8.0 mm, para el período entre Enero y Marzo y 5.3 mm para los meses restantes, es decir la demanda evaporativa es mayor durante los meses de la estación seca.

#### 4. VEGETACION

El área de estudio presenta un patrón de vegetación que consiste en una sabana arbolada continua, interrumpida por el bosque de galería, el cual sigue los cursos de agua y esporádicamente núcleos de bosques deciduos de pequeña superficie.

La sabana corresponde a la que han definido Sarmiento y Monasterio (1975), como ecosistema sabana estacional. Las especies herbáceas predominantes en este tipo de sabana son *Trachypogon vestitus* Anders, *Trachypogon plumosus* (Humb. y Bonpl) Nees, *Leptocoriphium lanatum* (H.B.K.) Nees, *Andropogon semi*berbis (Nees) Kunth, *Elymus adustus* (Trin) Ekman. *Sporobulus cubensis* Hitchc. y *Bulvostylis paradoxa* Kunth.

Considerando su parte vegetativa, este estrato herbáceo alcanza una altura de 70-80 cm aproximadamente. Los árboles esparcidos en esta sabana estacional

son especies de pequeño tamaño, aproximadamente 3-5 m, con fustes torcidos y un sistema de raíces profundamente desarrollado. Son árboles siempre verdes de hojas escleromórficas. Las especies más frecuentes son *Curatella americana* L., *Byrsonima crassifolia* (L.) (H.B.K.) *Bouadichia virgilioides* (H.B.K.) y *Casearia sylvestris* (Camb) Eichl. (Goldstein et al. 1983).

Los bosques deciduos son aquellos en que dominan árboles de follaje estacional; forman las llamadas "matas" o islas forestales, dándole a la sabana en las cuales se presentan una fisonomía de parque (Sarmiento, et al, 1971). Algunas especies presentes en este ecosistema son *Genipa caruto* (H.B.K.), *Cochlospermum vitifolium* (Wild) Spreng., *Xylopia aromatica* (Lamb) Mart., etc.

El bosque de galería, corresponde a las selvas semidecíduas bajas (Sarmiento, et al, 1971); se encuentran bordeando ríos y caños menores, algunas especies presentes en este tipo de bosque son *Cassia moschata* (H. B.K.), *G. caruto* (H.B.K.) y *Maprounea guianensis* Aubl.

## B. DESCRIPCION DE LAS ESPECIES

### 1. *Curatella americana* (L.) (Dilleniaceae)

Arbol pequeño de unos 3-5 m de alto, de fuste torcido y un diámetro a la altura del pecho de 22 cm, aproximadamente. Es un árbol siempre verde, de hojas escleromórficas, simples y alternas, de 10 a 15 cm de largo y 5 a 12 cm de ancho; renueva sus hojas durante la mitad de la estación seca, período que parecería menos favorable a la expansión foliar, la renovación es simultánea con la caída de hojas. Flores hermafroditas, actinomorfas y de color blanco.

Es una especie con un sistema radicular profundo y extendido, con raíces que alcanzan más de 20 m. de distancia lateral, desde el tronco (Foldats y Rutkis,

1965, 1975). Crece generalmente en forma aislada, y es una de las especies leñosas dominantes en la sabana tropical americana (Sarmiento, 1982).

2. *Byrsonima crassifolia* (L) H.B.K. (Malpighiaceae)

Arbol pequeño, entre 3-5 m de altura y un diámetro a la altura del pecho de 20 cm, aproximadamente. Siempre verde, de hojas opuestas, coriáceas, variables en forma y tamaño, de 3-20 cm de largo y 2-15 cm de ancho. Flores pequeñas, en racimos terminales y de color amarillo. Renovación y caída de hojas, durante la mitad de la estación seca. Sistema de raíces profundo y es, junto a *C. americana* una de las especies más extendidas en la sabana estacional, al Occidente de Venezuela.

3. *Genipa caruto* H.B.K. (Rubiaceae)

Es un árbol de 6-8 m de altura, de fuste recto, y un diámetro a la altura del pecho de 28 cm, aproximadamente. Decíduo y de hojas opuestas de 11-25 cm de largo y 5.5-11 cm de ancho. Flores hermafroditas, pentámeras y amarillentas.

Es una especie típica de las llamadas "matas" (islas forestales en la sabana estacional).

4. *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spring. (Cochlospermaceae).

Arbol pequeño a mediano, de tamaño entre 5 y 12 m. de altura. Decíduo, hojas alternas, simples, palmatífidas o pentalobuladas. Flores hermafroditas, grandes (11 cm o más de diámetro), amarillas, apareciendo antes que las hojas.

Al igual que *G. caruto*, se encuentra predominantemente en las "matas".

5. *Cassia moschata* H.B.K. (Leguminosae)

Arbol de tamaño entre 15 y 20 m de altura, diámetro a la altura del pecho de 44 cm, aproximadamente; es un árbol de copa ancha y muy ramifi-cado, con ramas gruesas. Color de la albura: amarillento; madera dura y pesada. Brevidecídua, hojuelas alternas o subopuestas, en 14-18 pa-res, de 2-7 cm de largo y 1-2 cm de ancho. Flores amarillas en raci-mos colgantes axilares hasta 30 cm de largo.

Sistema radical superficial y extendido, sus raíces no penetran más de 1.8 m y se pueden extender lateralmente hasta 25 m (Foldats y Rutkis, 1965, 1969). Especie presente en el bosque de galería.

6. *Maprounea guianensis* Aubl. (Euphorbiaceae)

Arbol grande de tamaño entre 15 y 20 m de altura, diámetro a la altu-ra del pecho de 35 cm, aproximadamente; de copa ancha y muy ramificado, ramas finas a gruesas; madera muy dura. Ocupa junto con *C. moschata*, el estrato dominante en el bosque de galería. Brevidecídulo, de hojas simples, alternas y pequeñas. Pierde las hojas a principios del mes de Febrero.

C. ESTUDIOS DE CAMPO

Las mediciones y observaciones de campo fueron realizadas en el Hato Pal-ma Sola, Edo. Barinas.

Para la medición de variables microclimáticas, se instaló una torre de me-dición, en cada uno de los ecosistemas en que se encontraban presentes las especies estudiadas. Un psicrómetro de aspiración y un piranómetro, fueron ubicados a 1.50 m de altura, en la torre de medición.

Tanto las variables microclimáticas como las de respuesta de las plantas,

fueron medidas cada dos horas aproximadamente, siguiendo un curso diario, desde las 8 a.m. hasta las 18 p.m.

Los cursos diarios fueron realizados en los meses de Abril, Julio y Septiembre de 1982, y Febrero y Marzo de 1983, tratando de abarcar una estación húmeda y una estación seca.

## 1. VARIABLES MICROCLIMATICAS

### 1.1. Humedad relativa del ambiente y temperatura del aire

Estos parámetros fueron medidos con un psicrómetro de aspiración (ASSMANN), correspondiendo el valor registrado en el termómetro seco a la temperatura del aire. Con las temperaturas del termómetro seco y húmedo se recurrió a tablas (Bulletin of the U.S. Weather Bureau No. 1071) para obtener la humedad relativa ambiental.

### 1.2. Radiación Solar

Se midió radiación solar global, con un piranómetro (modelo LI-200S-LI-COR) conectado a un integrador (LI-COR, modelo LI-500). El cálculo de  $R_s$  se hizo mediante la fórmula:

$$R_s = |N^2 \text{ impulsos} / 0.1896 \text{ impulsos/Watt-h-m}^{-2} | | 60 \text{ min h}^{-1} / t \text{ min} | = | \text{Watt-m}^{-2} |$$

### 1.3. Temperatura del Suelo

Se midió con termistores (semiconductores cuya resistencia varía según la temperatura), conectados a un teletermómetro YSI (modelo 44 TC).

Se hicieron mediciones en la superficie y a 10 cm y 40 cm dentro del suelo.

## 2. VARIABLES DE RESPUESTA DE LAS PLANTAS

### 2.1. Conductancia Foliar

#### Principios Básicos

El flujo de vapor de agua desde el interior de la hoja hasta el **aire que la rodea** es esencialmente un proceso de difusión. La descripción de **este proceso** viene dado por una ecuación derivada de la primera ley de **difusión de Fick**:

$$\text{Flujo} = \Delta C/R \quad (1)$$

donde  $\Delta C$  es la diferencia de concentración de la "sustancia" y  $R$  es **una resistencia**.

Si el flujo en la ecuación (1) es transpiración, los factores que afectan la tasa de transpiración son la diferencia de concentración de vapor de agua **entre el interior de la hoja y el aire que la rodea** y la resistencia a la difusión de vapor de agua (resistencia difusiva). La resistencia difusiva es variable y consiste de varias resistencias componentes.

La resistencia foliar está formada por la resistencia de los espacios intercelulares ( $R_{ei}$ ), la resistencia estomática ( $R_{est}$ ) y la resistencia cuticular ( $R_{cut}$ ).  $R_{ei}$ , es muy pequeña y puede ser ignorada, luego  $R$  foliar es básicamente la resistencia formada por  $R_{est}$  y  $R_{cut}$  en paralelo. Haciendo una analogía de un circuito eléctrico para el caso de la hoja se tiene:

$$R \text{ foliar} = (R_{est} \times R_{cut}) / (R_{est} + R_{cut})$$

en un rango normal de apertura estomática  $R_{cut} \gg R_{est}$  y  $R_{foliar} \approx R_{est}$ . Por lo tanto si medimos  $R$  foliar, obtenemos una medida de la resistencia difusiva y de la apertura estomática.

Es conveniente usar el concepto de resistencia para derivar las relaciones que describen el proceso de difusión y para representar esquemáticamente las vías de difusión entre la hoja y el aire. Sin embargo en estudios más recientes sobre comportamiento estomático y transpiración es más común hablar de conductancia, que es el inverso de la resistencia.

#### Mediciones en el campo

Para las mediciones de campo utilizamos un porómetro de difusión de respuesta dinámica no ventilado que estima  $R_{\text{foliar}}$ . Es un medidor de resistencia difusiva LI-COR-60 y un sensor de resistencia difusiva LI-COR-20S (LAMBDA Instruments Corporation).

En este tipo de porómetro se introduce una porción de superficie foliar en una cámara que contiene un sensor de humedad y un sensor de temperatura. El sensor de humedad funciona en un rango fijo y estrecho de humedades. La medición de resistencia consiste en registrar el tiempo que se necesita para que la transpiración aumente la humedad dentro de la cámara desde un valor inicial hasta un valor final. Este tiempo es el tiempo de tránsito ( $\Delta t$ ); simultáneamente se registra la temperatura en microamperes.

En el campo se realizaron cursos diarios de resistencia, para todas las especies estudiadas. En cada especie se hicieron 3-4 mediciones, cada dos horas aproximadamente, desde las 8 a.m. hasta las 18 p.m.

#### Calibración del Porómetro

Inmediatamente después de una salida de campo se hizo una calibración del porómetro en el laboratorio, de la siguiente forma:

##### - Preparación de la placa de calibración

- (1) Tiras de papel de filtro Whatman N° 50 se humedecen y se colocan sobre la base acrílica de la placa de manera que los extremos se extiendan aproximadamente 10 cm fuera de los lados opuestos de la pla-

ca y lleguen a una placa Petri que contenga agua destilada. Estas tiras sirven como mechas de agua.

- (2) Un papel grueso se humedece y se coloca sobre las mechas
- (3) Se humedece papel de filtro Whatman N° 50 y se coloca sobre el papel grueso.
- (4) Se elimina el exceso de agua, pasando una varilla de vidrio sobre la superficie.
- (5) Se fija la placa de resistencia sobre el papel, la protuberancia estrizada se ajusta hasta que la placa entre en estrecho contacto con el papel húmedo.

#### - Preparación del Sensor

- (1) El sensor debe estar completamente seco
- (2) La placa base se desmonta del sensor, y el sensor es ajustado a la placa de resistencia. Se coloca entonces el sensor sobre una de las porciones blancas de la placa de resistencia.
- (3) Se deja equilibrar el conjunto por una hora aproximadamente. Durante este tiempo se bombea aire seco a través del sensor. El conjunto se colocó en una cámara ambiental PERCIVAL (modelo E-30B) a la temperatura de calibración deseada. Esta temperatura se controló con un termómetro de mercurio.

#### - Procedimiento de Calibración

- (1) Con el sensor sobre un sitio blanco, se pone el interruptor en CAL y se ajusta a 100.
- (2) Se bombea aire seco hasta que la aguja marca 10 (HUM 1).
- (3) Se rota el sensor hacia una posición sobre los huecos
- (4) El instrumento es calibrado, pasando un tiempo, entre dos lecturas, 20 a 60 (HUM 1) con un cronómetro. Luego el sensor se mueve hacia una posición en blanco y se repite el procedimiento, varias veces

para cada conjunto de huecos de resistencias.

El lapso de tiempo promedio  $\Delta t$ , se registra para cada valor de resistencia, ésta es obtenida de tablas a la temperatura de medición correspondiente (25°C). Se ajustan los datos a la ecuación de una recta de la forma  $\Delta t = a + bR$ .

### Cálculos

Los datos obtenidos en el campo, son tiempo de tránsito ( $\Delta t$ ) y temperatura en microamperes. Los pasos para el cálculo de conductancia foliar ( $K_s$ ) son:

- Se transforman microamperes a grados centígrados mediante la siguiente ecuación de calibración:

$$\text{temperatura (t}^\circ\text{C)} = (\mu\text{A} - 18.5)/1.25$$

- Se obtiene un factor de corrección que servirá para normalizar los valores de tiempo de tránsito a una temperatura de 25 °C. Se utilizó la fórmula:

$$e^{(\ln t^\circ\text{C} - 3.14) / 0.704}$$

- El factor de corrección se multiplica por el tiempo de tránsito obtenido en el campo. Se obtiene un tiempo de tránsito corregido.
- El tiempo de tránsito corregido se introduce en la ecuación  $\Delta t = a + bR$  obtenida por calibración, para obtener los valores finales de resistencia foliar.
- Conductancia ( $K_s$ ), es la inversa de la resistencia foliar.

## 2.2. Temperatura Foliar

### Principios Básicos

Se midió temperatura foliar con termopares los cuales fueron construidos con alambre de dos metales diferentes, generalmente cobre-constantán, formando dos u

niones. Si las uniones A y B, están a diferente temperatura, se generará un pequeño voltaje. Termocuplas de cobre-constantán dan un voltaje de salida de cerca de 40 microvoltios por °C de diferencia entre las uniones. El voltaje generado es proporcional a la diferencia de temperatura entre las uniones. Para encontrar la temperatura absoluta de una de las uniones es necesario conocer la temperatura de la otra unión. Un baño de hielo es a menudo utilizado para mantener una unión a 0°C (unión de referencia). Es posible utilizar también un compensador electrónico.

#### Mediciones de campo

Se construyeron termopares con alambre fino de cobre-constantán, (calibre 36), utilizando como unión de referencia un compensador electrónico OMEGA MCJ. Las lecturas se hicieron en un microvoltímetro digital DATA PRECISION CORP. (modelo 258).

La unión de medición se ubicó en el envés de la hoja, tomando 2 hojas en cada medición.

### 2.3. Potencial hídrico

#### Principios básicos

Cuando se corta un tallo o pecíolo, la columna de agua se retira inmediatamente de la superficie cortada del tallo, debido a que el agua dentro del xilema o sistema de conducción del agua en la planta está sometida a una presión negativa (tensión). Si a este vástago cortado se le aplica una presión positiva similar a la tensión con que estaba sometida el agua antes de la excisión del tallo, el agua vuelve a aparecer en la superficie cortada. Este es el principio de operación de la bomba de presión, que se utiliza para medir el potencial hídrico de hojas o tallos encerrados en una cámara con una entrada para nitrógeno gaseoso. Regulando el paso de nitrógeno se puede aumentar la presión dentro de la cámara (que se lee con la ayuda de un manómetro) hasta que la presión sea suficiente como para hacer retornar

la columna de agua hasta la superficie cortada y expuesta a la presión atmosférica.

Mediciones en el campo e instrumento utilizado

El instrumento utilizado en las mediciones de campo es una cámara de presión PMS, modelo 600.

Las mediciones fueron realizadas a las 7 a.m. y luego cada dos horas aproximadamente desde las 8 a.m. hasta las 18 p.m., una última medición se efectuó a las 19 p.m. Cada vez se tomaron 3 muestras de hojas por especie, las cuales fueron colocadas en bolsas de polietileno para su inmediata medición de potencial hídrico foliar. Las mediciones fueron hechas con una precisión de 0.1 bares.

Las mediciones a las 7 a.m. fueron realizadas en hojas, las cuales habían sido encerradas en bolsas de polietileno la noche anterior, de esta forma el potencial hídrico obtenido reflejaría mejor el potencial hídrico del suelo.

#### 2.4. Diferencia de Presión de vapor Hoja-aire (DPV)

Es la diferencia entre presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja y presión de vapor ambiental.

Se calculó de la siguiente forma:

$$DPV = \{ P_h - (P_a \cdot HR/100) \}$$

donde:  $P_h$  = presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (KPa)

$P_a$  = presión de vapor de saturación a la temperatura del aire (KPa)

HR = humedad relativa (%)

DPV = diferencia de presión de vapor hoja-aire (KPa)

## 2.5. Densidad de Flujo Transpiracional (DFT)

Se calculó mediante la ecuación:

$$DFT = |p_h - (p_a \cdot HR/100)| \cdot K_s$$

donde:  $p_h$  = densidad de saturación del vapor de agua a la temperatura de la hoja ( $mg/cm^3$ )

$p_a$  = densidad de saturación del vapor de agua a la temperatura del aire ( $mg/cm^3$ )

HR = humedad relativa (%)

$K_s$  = conductancia foliar (cm/seg)

DFT = densidad de flujo transpiracional ( $mg/cm^2/seg$ )

## D. ESTUDIOS DE LABORATORIO

### 1. COMPONENTES DEL POTENCIAL HÍDRICO DEL TEJIDO FOLIAR

Fueron estimados para todas las especies mediante curvas de Presión-Volumen (Tyree y Hammel, 1972).

Se tomaron muestras de vástagos en el campo, inmediatamente después del corte los extremos cortados fueron introducidos en un recipiente con agua y recortados dentro del vaso, para eliminar burbujas de aire en los vasos de xilema. Se les cubrió con bolsas de polietileno a fin de evitar pérdidas de agua por transpiración. Así fueron trasladados al laboratorio y mantenidos en oscuridad por 24 horas para permitir que las hojas alcancen completa saturación. A la mañana siguiente, estas hojas fueron utilizadas para generar curvas presión-volumen.

Para realizar las mediciones se procedió de la siguiente forma: inmediatamente después de cortar la hoja se pesa para determinar su peso saturado, luego su peciolo es insertado en un tapón de goma y de esta manera se coloca en la

cámara de presión. El corte en el pecíolo se observa a través de un microscopio montado directamente sobre la cámara, aumentando la presión gradualmente a una tasa constante de 0.01 MPa/seg, (Ritchie y Hinckley, 1975). El valor de presión leído en un manómetro cuando aparece la primera gota de agua sobre la superficie cortada del pecíolo, se registra como el potencial hídrico del xi-lema ( $\psi_t$ ), luego la presión se disminuye lentamente para evitar daño al teji-do e inmediatamente después de la medición, la muestra se pesa en una balanza Mettler PN 163 de precisión 0.001 g. Posteriormente la muestra se deja trans-pirar libremente y a medida que las hojas van perdiendo agua se realizan medi-ciones de  $\psi_t$  y peso fresco. Este procedimiento se realiza hasta obtener apro-ximadamente 6-8 mediciones en el transcurso del día.

Las muestras de hojas se secan a 80°C hasta peso seco constante, en una estufa BLUE M (modelo OV - 18A), obteniendo así peso seco y contenido de agua total de la muestra ( $V_t = \text{peso saturado} - \text{Peso seco}$ ). El cambio total en el vo-lumen de agua para cada valor de potencial hídrico total ( $V_e$ ), fue calculado sustrayendo el peso fresco en ese punto del peso saturado. (Se asume una densidad de 1 g/cm<sup>3</sup>)

Los datos fueron utilizados para graficar la relación entre el volumen extraído ( $V_e$ ) y el inverso del potencial hídrico ( $1/\psi_t$ ) (Fig. 1).

Cada curva presión-volumen como se ve en la figura 1 muestra dos fases distintas: a) una relación curvilínea (exponencial negativa) cuando la pérdida de agua total de la muestra es pequeña y b) una relación lineal, cuando cantidades mayores de agua han sido extraídas de la muestra. Ajustando los puntos en la fase lineal de la curva a la ecuación de una recta de la forma  $1/\psi_t = a + b(V_e)$ , se obtiene el potencial osmótico de saturación ( $\psi_0(\text{sat})$ ) cuando  $V_e = 0$ , el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\psi_0(\text{tlp})$ ) es estimado subjetivamente seleccionando el valor de  $V_e$  correspondiente al punto donde la curva se hace lineal. Este valor,  $V_e(\text{tlp})$ , se introduce en la ecuación de regresión, produciendo un valor de  $\psi_0(\text{tlp})$ .

Figura 1. Relación entre el recíproco de la presión aplicada  $1/\psi_f$ , y el volumen de agua extraída,  $V_e$ .

$V_o$  = volumen de agua simplásmica

$V_t$  = volumen total de agua presente en la muestra a completa saturación

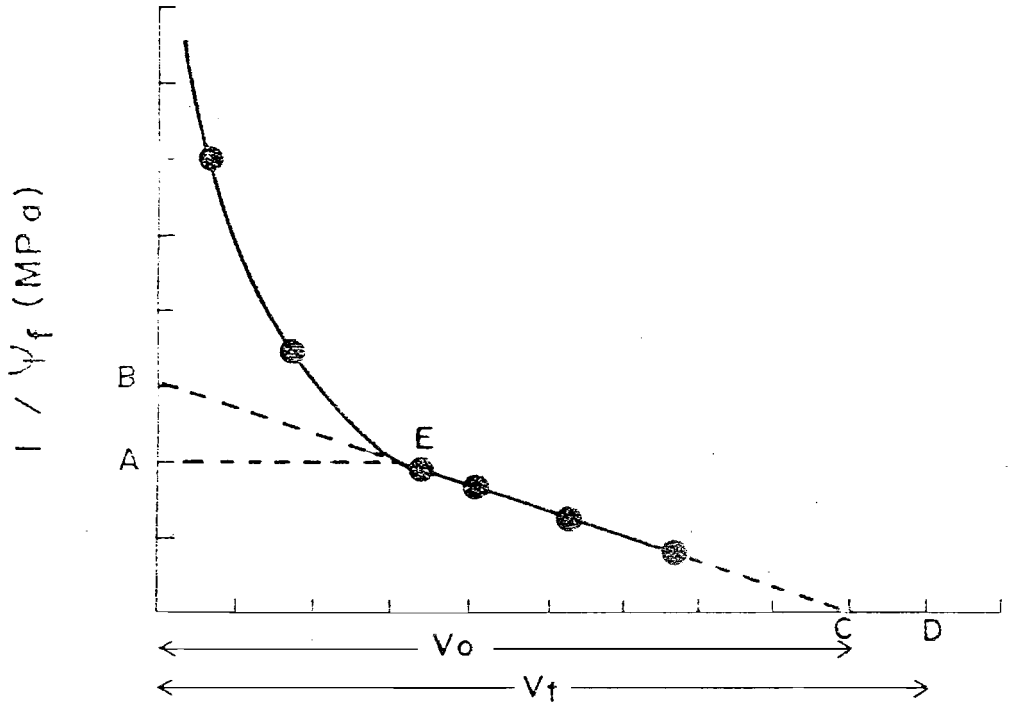
A = recíproco del potencial osmótico en el punto de plasmólisis incipiente

B = recíproco del potencial osmótico a completa saturación

E = punto de plasmólisis incipiente

CD = representa la fracción de agua apoplástica

EC = volumen de agua simplásmica que queda en la muestra después que el punto de plasmólisis incipiente ha sido alcanzado.



VOLUMEN DE AGUA EXTRAIDA,  $V_e$  ( $\text{cm}^3$ )

El contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor,  $RWC(tlp)$ , es obtenido de la razón  $(V_t - V_e)/V_t$ , sustituyendo  $V_e$  por volumen extraído en el punto de pérdida de turgor,  $V_e(tlp)$ , siendo  $V_t$  el volumen total de agua en la muestra.

Con los puntos correspondientes a la parte exponencial de las curvas fueron estimados valores para módulos de elasticidad (elasticidad de la pared celular) según autores diferentes, observando cual enfoque se ajustaba mejor a los datos obtenidos:

(1)  $\log \psi_p = \log \epsilon + n \log (V_o - V_e - V_p)/V_p$  (Tyree y Hammel, 1972),  
donde  $n$  es la pendiente de la relación lineal entre  $\log \psi_p$  y  $\log (V_o - V_e - V_p)/V_p$ ,  $\psi_p$  es el potencial de turgor,  $V_o$  es el volumen de agua simplásmica,  $V_e$  es el volumen de agua extraído en cada medición y  $V_p$  es el volumen de agua que queda al alcanzar los tejidos la plasmólisis incipiente y  $\epsilon$  es el módulo de elasticidad.

(2)  $\epsilon = RWC(tlp) \tan \alpha$  (Warren-Wilson, 1967),  
donde  $\tan \alpha$ , es la pendiente de la relación lineal entre el potencial de turgor ( $\psi_p$ ) y el contenido relativo de humedad,  $RWC$ .

(3)  $\epsilon = \psi_p^{100} \cdot \alpha$  (Hellkvist et al, 1974),  
donde  $\alpha$ , es la pendiente de la relación lineal entre  $\log 1/\psi_p$  y el contenido de agua libre  $F$  ( $F = (V_o - V_e)/V_o$ ) y  $\psi_p^{100}$  es el potencial de turgor a completa saturación.

Se utilizó el módulo de elasticidad calculado según Hellkvist et al, 1974, debido a que los datos se ajustaron mucho mejor a la ecuación que relaciona  $\log 1/\psi_p$  con el contenido de agua libre  $F$ .

## 2. DESCRIPCION ANATOMICA DE LA MADERA

Longitud de los vasos

Se siguió la técnica de macerado de Boodle (1916).

- Se tomaron muestras de madera para las seis especies, e inmediatamente su mergidas en FA (alcohol 70%, ácido acético glacial y formalina 45%). De esta forma fueron llevadas al laboratorio.
- Se astillaron las muestras y fueron llevadas a frascos pequeños rotulados que contenían una mezcla de ácido acético glacial (50 ml) y peróxido de hidrógeno (50 ml), con el objeto de disolver la sustancia intercelular. La mezcla cubre totalmente la muestra. Se mantuvo de ésta forma por una noche, hasta que tome color blanco o que al tocarlo se deshaga. En algunos casos se aceleró el proceso colocando la muestra en estufa a 50°C, contro lando cada 4 horas.
- Se llenó el frasco con agua. Se dejó decantar y lavó con agua de grifo, tantas veces hasta que desapareció el olor a la mezcla.
- Posteriormente se tiñó con safranina al 1% (1 g de safranina, 50 cc de alcohol puro absoluto y 50 cc de agua destilada), dejándolo por dos horas más.
- Nuevamente se lavó con agua de grifo (2 veces)
- Se mantuvo en mezcla de glicerina pura (25 ml), agua destilada (25 ml), agregando 1 gotita o cristal de fenol, ésto para evitar formación de hongos.
- Finalmente se montó la muestra en gelatina-glicerina, dejándola una noche en la nevera y a la mañana siguiente se limpió con un paño húmedo.
- Las mediciones de longitud de vasos se hicieron con un microscopio.

Porosidad y diámetro de vasos.

La técnica utilizada comprende los siguientes pasos:

### Cortes de leño:

- Se tomaron muestras de madera para todas las especies (6) e inmediatamente sumergidas en FA, para su posterior traslado al laboratorio.
- Se llevaron a bomba de vacío para extraer el aire que contenían.
- Se hicieron cortes transversales con un micrótopo, mojando mucho el **taco** a medida que van saliendo las láminas.

### Deshidratación

Las láminas obtenidas del corte fueron llevadas por los siguientes pasos:

- Agua con algunas gotas de hipoclorito
- Lavado (varias veces)
- Alcohol 30% (5')
- Alcohol 50% (5')
- Solución de safranina (1/2-2 horas)
- Un lavado con agua y gotas de HCL 10%, luego se lava con agua varias veces.

Las muestras se montaron en gelatina-glicerina y las mediciones se hicieron con un microscopio.

### 3. CONDUCTIVIDAD HIDRAULICA

Se siguió la técnica propuesta por Zimmermann (1978). Se coleccionaron muestras de ramas, a la misma altura (en el árbol), en que se midieron las variables de respuesta de las plantas, para las 6 especies estudiadas. Las muestras se cortaron con tijeras de podar, su base inmediatamente llevada a un recipiente con agua y dentro de el nuevamente se cortó su base, de ésta forma fueron trasladadas al laboratorio. Se determinó peso fresco, peso seco (las muestras secadas en estufa a 80°C, hasta peso constante) y área foliar

(las hojas, medidas con un medidor portátil de área foliar LI-COR, modelo LI 3000) de todas las hojas abastecidas, sobre cada sección de tallo a medir.

Las secciones de tallo (4-5 cm de longitud) fueron recortadas en sus extremos con una hojilla de afeitar y colocadas en una bomba de vacío con el objeto de eliminar burbujas de aire.

Un tubo de goma fué fijado a un extremo de la sección y así colgadas a una pipeta llena con agua de grifo.

La tasa de flujo se midió con el tiempo en que demoraba la columna de agua en bajar de una altura  $h_1$  hasta  $h_2$ .

El flujo gravitacional fue calculado de la siguiente ecuación:

$$FG = |F/(h_1 + h_2)/2|l$$

donde  $F$  = tasa de flujo (ml/hr)

$(h_1+h_2)/2$  = altura promedio de la columna de agua sobre la sección (cm)

$l$  = longitud de la sección (cm)

$FG$  = flujo gravitacional (microlitro/hora/gramo)

Finalmente la conductividad es expresada por peso fresco de hoja abastecida. Las unidades son microlitros/hora/gramo; bajo condiciones de flujo gravitacional, es la llamada conductividad específica foliar (Zimmermann, 1978).

Igualmente, se expresó la conductividad por peso fresco en microlitros/hora/gramo y por área foliar en microlitros/hora/cm<sup>2</sup>.

#### E. VELOCIDAD DE FLUJO DE AGUA EN EL XILEMA

Variados métodos han sido utilizados para medir velocidad de flujo de agua en el xilema. Por ejemplo, es posible inyectar un colorante en el tallo co-

mo fluorocromos y ver que tan lejos se ha movido el colorante, el método no es muy confiable ya que una inyección de colorante altera drásticamente la existencia del gradiente de presión.

Otro método utilizado es el de trazadores radioactivos (Klemm y Klemm, 1964) para mediciones continuas de la velocidad del flujo, éste procedimiento produce sólo valores relativos ya que no es fácil determinar correctamente el tiempo de la primera aparición de sustancias radioactivas en un cierto punto seleccionado a lo largo del tallo, debido a la radiación "background".

Un método más adecuado es aquel que utiliza calor y es generalmente llamado medición termoeléctrica de velocidad de la savia. El principio del método involucra mediciones de velocidad de un pulso de calor, el cual es relacionado a la velocidad del movimiento del agua en los vasos del xilema.

El método de pulso de calor fué originalmente descrito por Huber (1932) , Huber y Schmidt (1937).

Bloodworth et al (1954), utilizaron el método para medir tasas de flujo en plantas de algodón, el circuito de medición consistió en un puente de Wheatstone modificado con un termistor N 32A12 VECO en uno de sus brazos, utilizado como elemento sensor de temperatura.

Marshall (1958), realizó trabajos más amplios en coníferas (*Pinus radiata* D. Don), con la técnica de pulso de calor, utilizó un termistor 83900 3K5 en un brazo de un puente Wheatstone y una resistencia de cromo-niquel como calentador. Marshall, hizo interesantes consideraciones teóricas al método.

Una técnica para medir volúmen del flujo de agua en árboles intactos, basado en el método termoeléctrico de Huber fue desarrollada por Ladefoged (1960); generó ondas cortas de radiación con un aparato diatérmico las cuales son detectadas en un termoelemento consistente de uniones cobre-constantán, las cuales están conectadas a un galvanómetro.

Skau y Swanson (1963), realizaron algunas modificaciones a la técnica, de forma de muestrear multipuntos simultáneamente y estabilizaron la ganancia del instrumento a temperaturas de  $-50^{\circ}\text{C}$  a  $+80^{\circ}\text{C}$ .

Wendt et al (1966), usaron el método termoeléctrico para medir pérdidas de agua en *Prosopis glandulosa* utilizando dos termistores en diferentes brazos de un puente de Wheastone.

Daum (1967), utilizó como calentador un transductor (placa) Beckman-Whitley, modelo ST-201-1 y termopares de cobre-cosntatán como sensores, para medir transporte de agua en *Fraxinus pennsylvanica*.

Lassoie et al (1977), realizaron estudios de transpiración en *Pseudotsugamenziesii* usando la técnica de pulso de calor. El sistema creado para realizar las mediciones es básicamente el utilizado por Skau y Swanson (1963) y Swanson (1967).

Cohen et al (1981), trabajando en especies del género *Populus*, *Platanus* y *Citrus*, midieron flujos de savia con el método del pulso de calor. Como calentador utilizaron una resistencia de  $0.36\ \Omega$ , el ancho del pulso fué controlado con un temporizador 555 y como sensores utilizaron termocuplas cobre-constantán y termistores; el piso máximo de la deflexión se lee en un registrador de cartas.

Método aplicado en este estudio

En el presente estudio, la velocidad de flujo de agua ha sido determinada utilizando un sistema portátil, de bajo consumo de potencia, cuyo diagrama de bloques se muestra en la Fig. 2 y construido con la colaboración del Departamento de Electrónica de la Escuela de Ingeniería Eléctrica, ULA.

En este sistema el pulso de calor se inicia manualmente por el operador mediante el pulsador S, que controla el disparo de un multivibrador monoestable de ancho programable. La salida del multivibrador monoestable es utilizada para excitar un relay cuyos contactos se cierran durante el in-

Figura 2. Diagrama de bloques del sistema de medición de velocidad de pulso de calor.



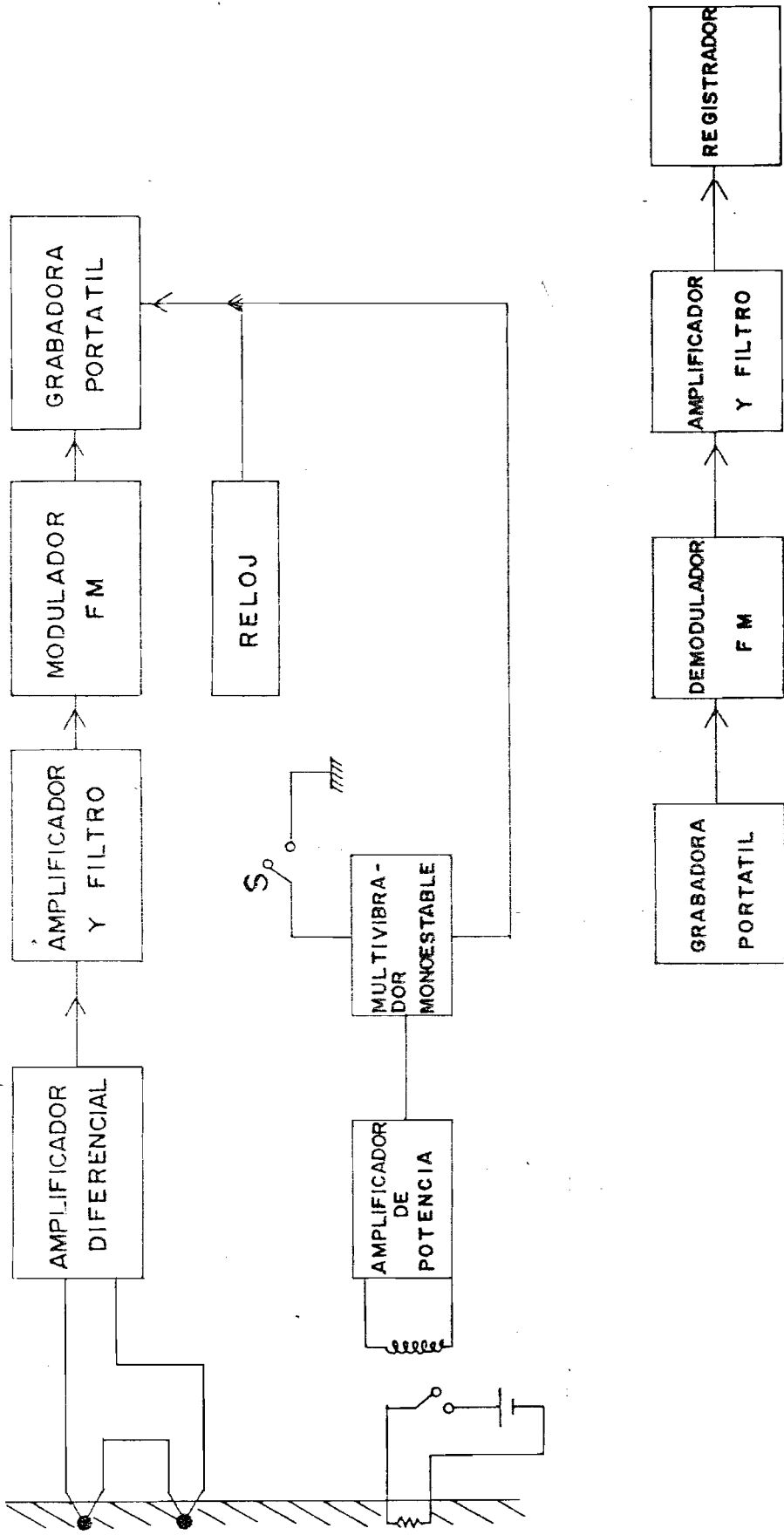


Figura 3. Circuito eléctrico del sistema de medición de velocidad de pulso de calor.



tervalo de operación del multivibrador, haciendo llegar energía desde una ba  
tería (12 Voltios) al calefactor (resistencia de  $0.6\Omega$ ).

La medición de velocidad de flujo de agua es efectuada determinando el tiem  
po que tarda el agua a mayor temperatura (por efecto del pulso de calor) en  
recorrer la distancia conocida que media entre la termocupla (cobre-consta -  
tán) inferior, ubicada en las proximidades del calefactor y la segunda termo  
cupla.

La señal de salida de las termocuplas es elevada de nivel mediante un ampli  
ficador diferencial de alta estabilidad (AD521) cuya salida se utiliza para  
modular en frecuencia un oscilador 566. La frecuencia del oscilador está  
centrada en 1000 Hz y la componente alterna de la señal de salida de éste ú  
ltimo es aplicada a un grabador portátil de dos canales (TECSTAR, modelo TPS-  
15R).

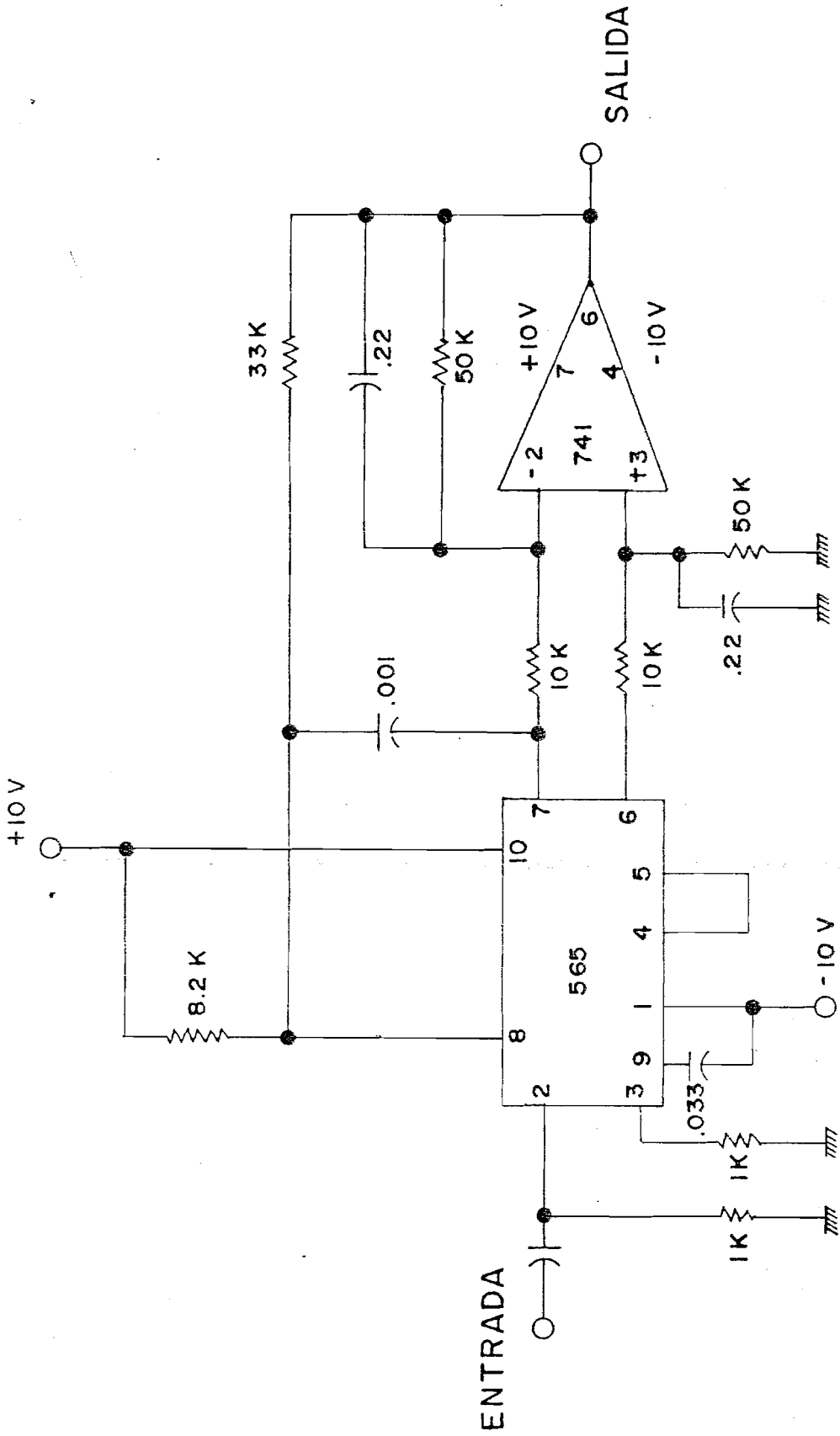
La duración del pulso de calor es una señal generada por un oscilador 556  
(reloj) con una tasa de dos pulsos por segundo y son grabadas en el otro ca-  
nal para evitar errores por posibles diferencias en las velocidades de graba  
ción y reproducción.

La reproducción de la cinta grabada puede ser efectuada en laboratorio. En  
éste caso, la salida del canal asignado, a la señal originada en las termocu  
plas es aplicada a un circuito demodulador de frecuencia. (Fig. 4). Poste  
riormente la señal es amplificada y filtrada para luego ser aplicada directa  
mente a un registrador de tres canales (COLE-PARMER, modelo 8373-30).

El tercer canal del registrador es utilizado para reproducir el canal que con  
tiene la señal de reloj y duración del pulso de calor.

En el proceso de grabación se usan cintas de bajo costo. Una vez que los re  
sultados han sido transferidos a papel, las cintas pueden ser ocupadas nue  
vamente.

Figura 4. Receptor del sistema de medición de velocidad de pulso de calor.



## RESULTADOS

### A. RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPECIES EN EL CAMPO

#### 1. CURSOS DIARIOS DE FACTORES AMBIENTALES Y VARIABLES DE RESPUESTA DE LAS PLANTAS.

Mediciones de variables de respuesta de las plantas en el campo, fueron realizadas con el objeto de evaluar el papel de los estomas y la resistencia al flujo en fase líquida sobre la regulación del balance hídrico.

Las Figuras 5, 6 y 7 y las Tablas 1 al 6 (Apéndice A) muestran cursos diarios de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), para todas las especies estudiadas y corresponden a un día típico de la estación húmeda.

En todas las especies los valores de potencial hídrico disminuyen rápidamente a medida que aumenta la demanda evaporativa hasta alcanzar valores mínimos entre las 12.00 y 14.00 h, período de iluminación y DVP máximo. Los valores más negativos corresponden a *C. moschata* (-1.88 MPa), *C. americana* (-1.85 MPa) a las 12.00 h y *G. caruto* (-1.85 MPa) a las 14.00 h. Como se puede observar en las figuras 5, 6 y 7, de las seis especies estudiadas, cinco muestran comportamientos más o menos similares en la marcha diaria del potencial hídrico, excepto *M. guianensis* que presenta una variación de sólo 0.43 MPa entre los valores extremos alcanzados durante el día.

La recuperación comienza aproximadamente a las 14.00 h aunque es menos completa para las especies decíduas de mata, probablemente asociado a una menor disponibilidad de agua en el suelo, aún en época húmeda.

La conductancia foliar ( $K_s$ ) tiene un curso más o menos similar en las seis especies estudiadas con una tendencia en *C. vitifolium* y *G. caruto* a presentar los valores máximos más bajos (0.448 y 0.463  $\text{cm s}^{-1}$ , respectivamente), a mediodía. Los mayores valores corresponden a las especies de sabana, *C. ame*

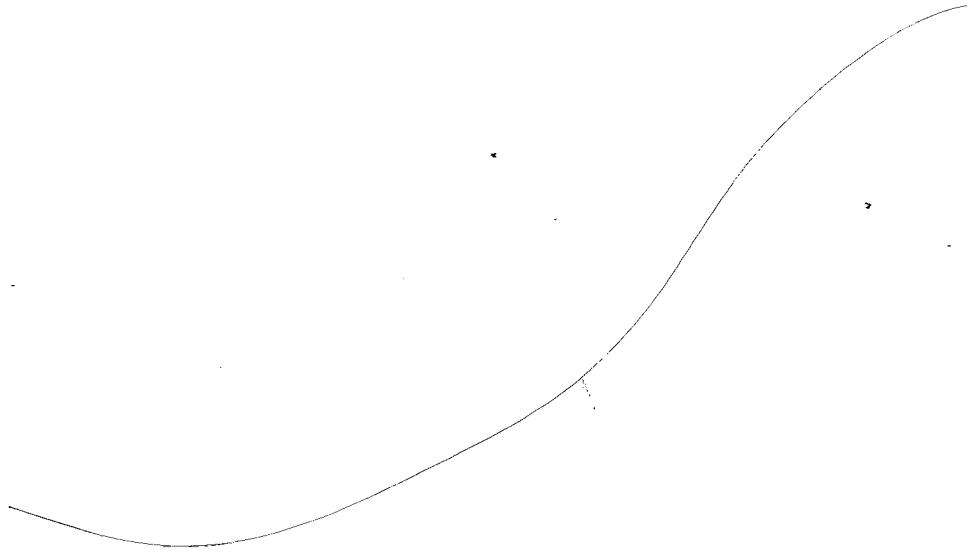


Figura 5. Curso diario en *C. americana* (o) y *B. crassifolia* (●), de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) y radiación solar global, realizado el 17 de septiembre de 1982.

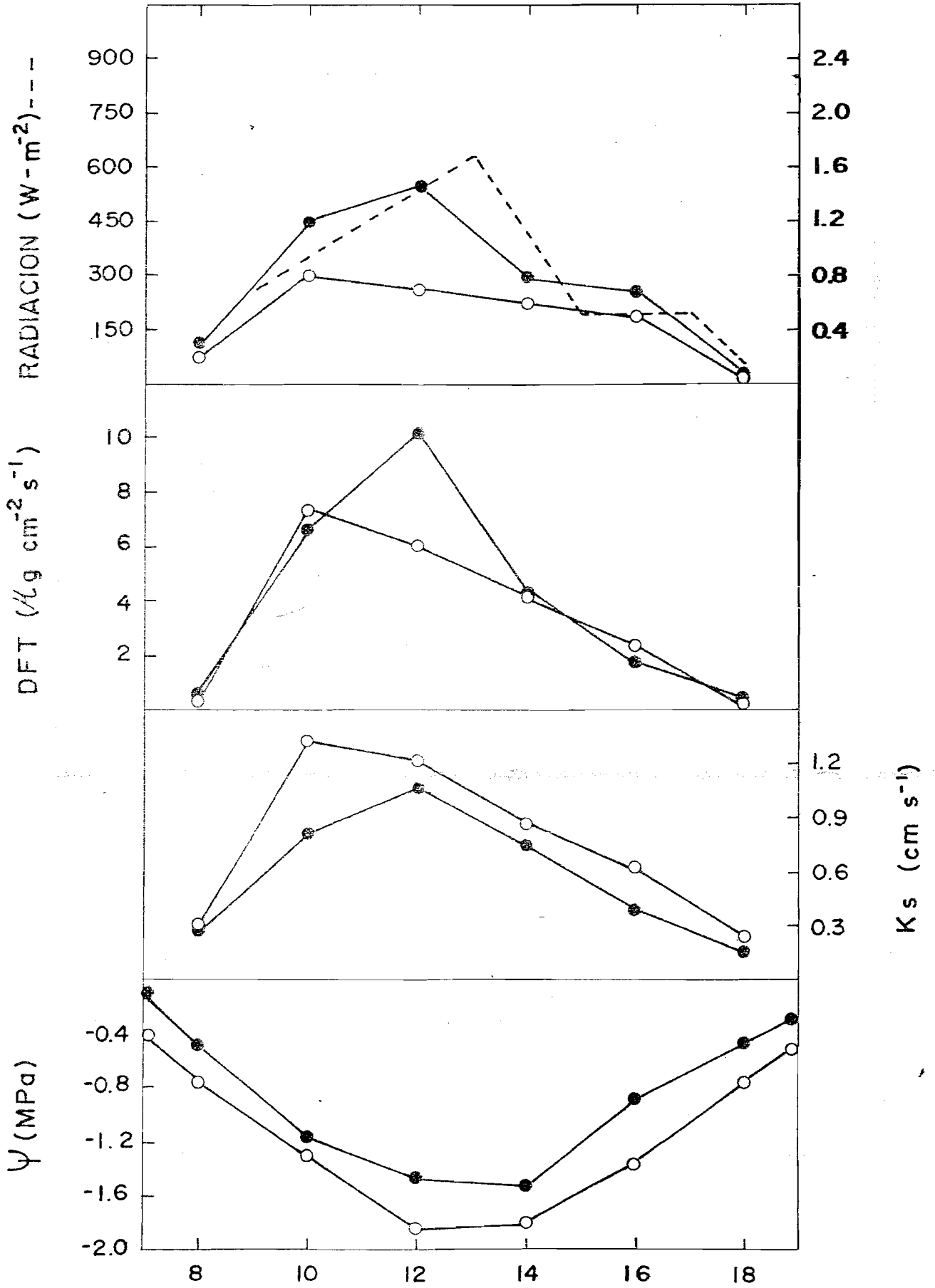


Figura 6. Curso diario en *G. caruta* (o) y *C. vitifolium* (●) de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) y radiación solar global, realizado el 17 de septiembre de 1982.

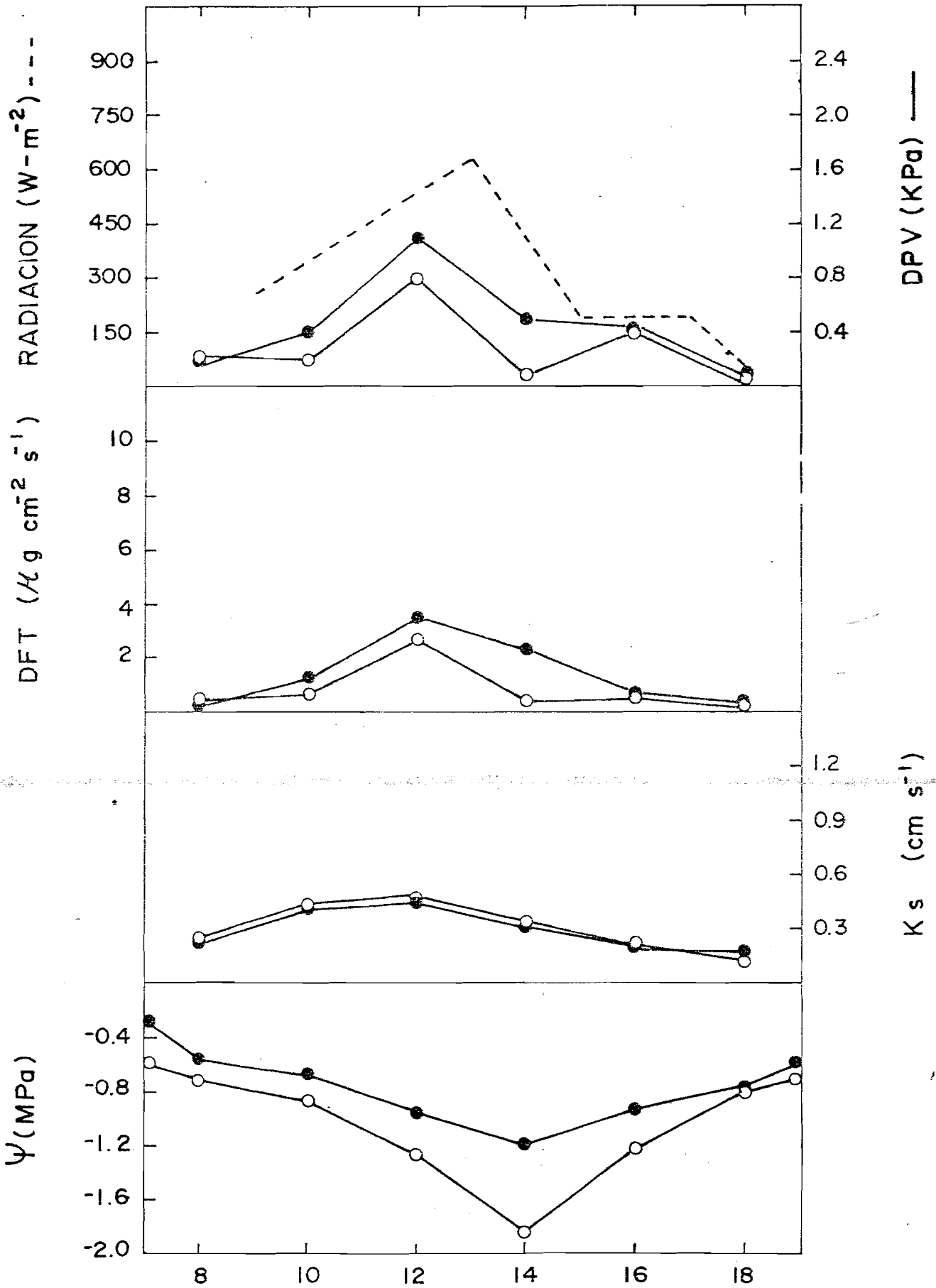
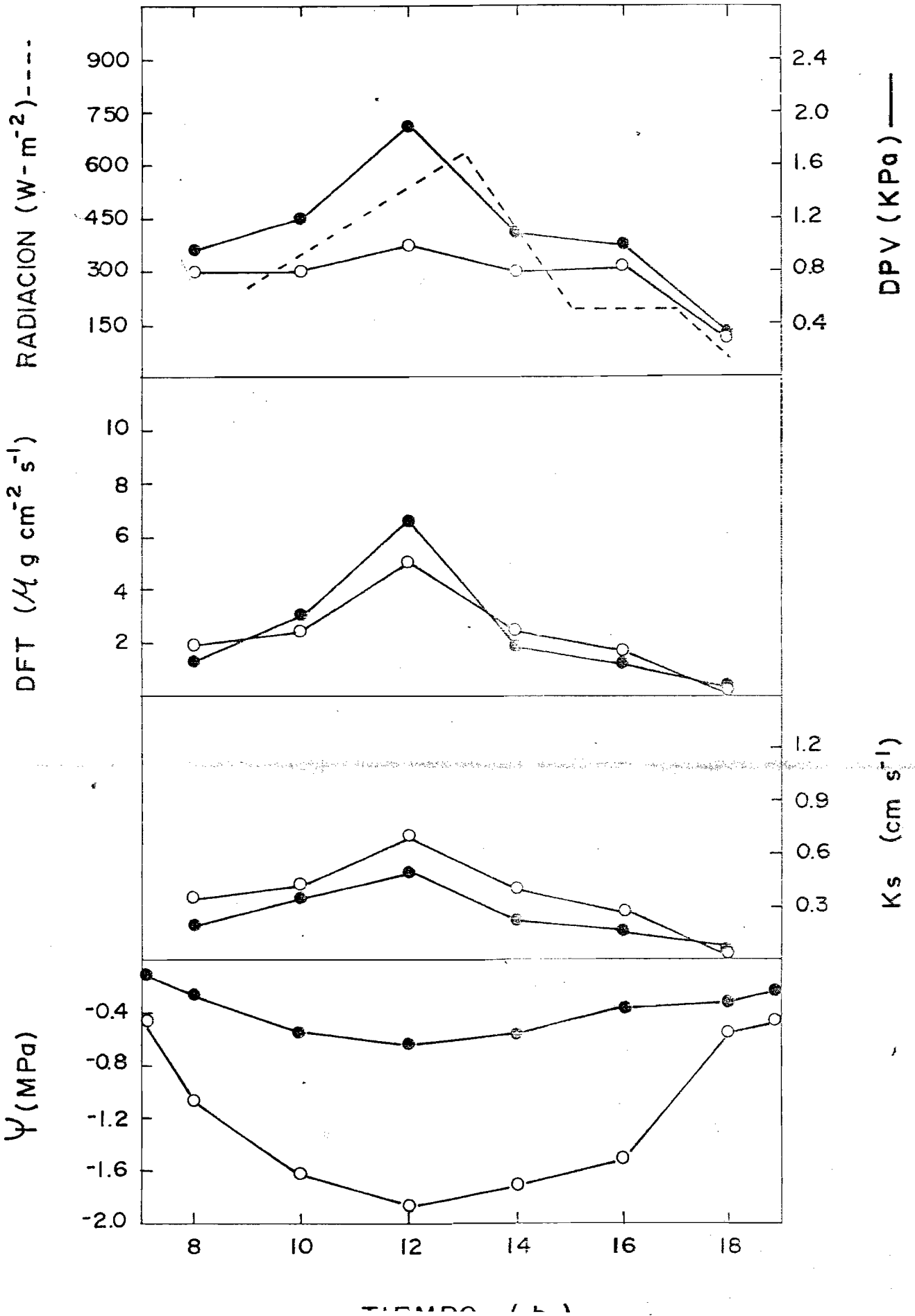


Figura 7. Curso diario en *C. moschata* (o) y *M. guianensis* (●), de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) y radiación solar global, realizado el 17 de septiembre de 1982.



*ricana* y *B. crassifolia* (1.320 y 1.061  $\text{cm s}^{-1}$  respectivamente) a la misma hora.

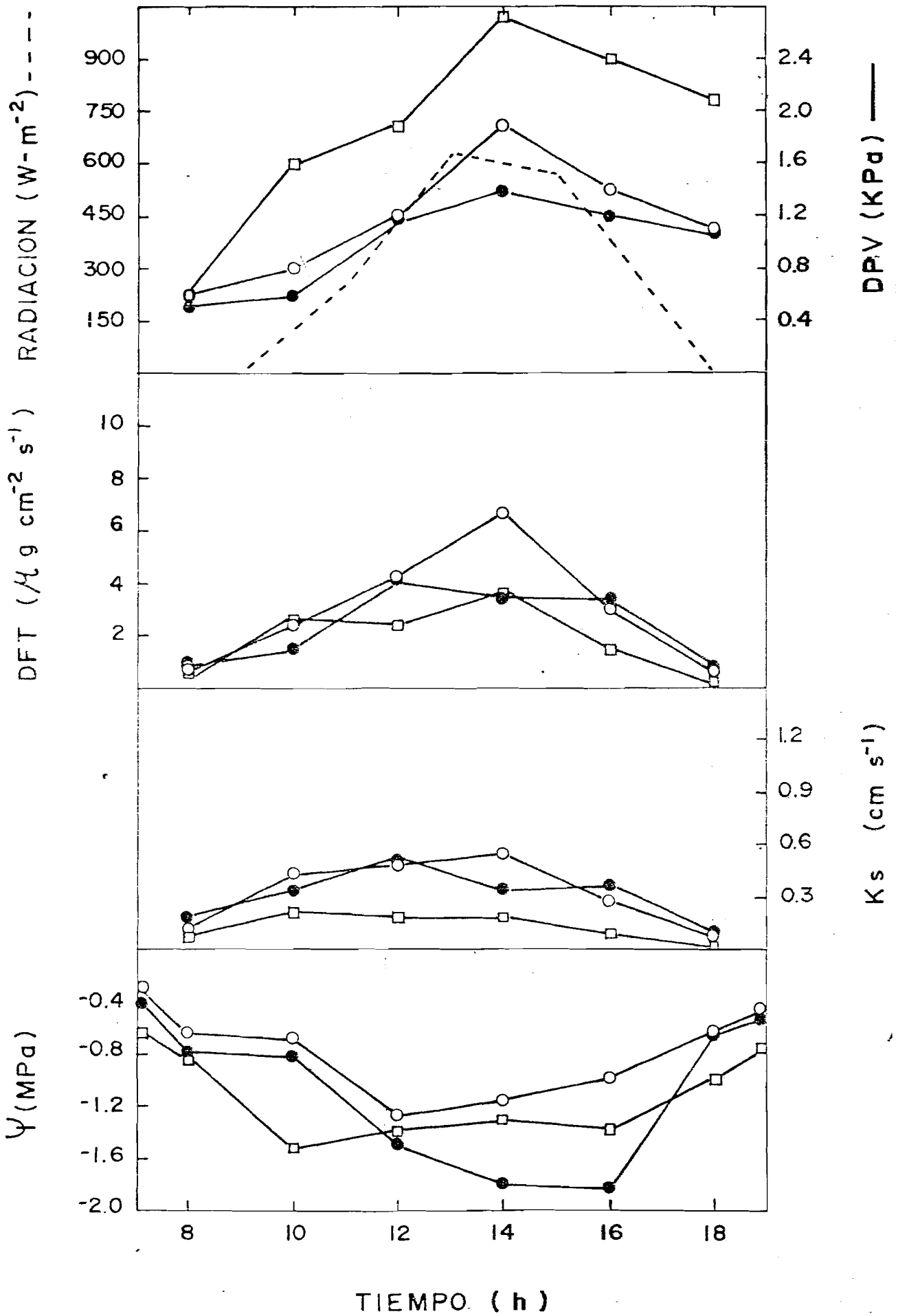
La poca variación en la mañana (8-10 h) en las especies de bosque y de mata es probablemente causada por la escasa variación en el DPV y baja radiación incidente.

*E. crassifolia* y *C. americana* aumentan su conductancia rápidamente a partir de las 8.00 h, como consecuencia de un aumento rápido en el DPV. Esto se refleja inmediatamente en el incremento acelerado del DFT. La respuesta de los estomas a variables fisiológicas como por ejemplo potencial hídrico foliar es variable entre las especies, no existiendo un patrón definido. Cambios en el potencial hídrico no parecen afectar significativamente la apertura estomática. Si observamos los cursos diarios de *C. americana* y *B. crassifolia* (12.00 a 14.00 h, Fig. 5) y de *M. guianensis* (entre las 10.00 y 16.00 h, Fig. 7), se podrá ver que se producen aumentos o disminuciones en  $K_s$  cuando  $\psi_f$  se mantiene más o menos constante en un curso diario. Esta falta de sensibilidad estomática a cambios en el  $\psi_f$ , fue también observada por Goldstein et al (1983) en las dos especies siempre verdes de sabana y por Whitehead et al (1981) en *G. arborea* y *T. grandis*, dos especies arbóreas tropicales.

La forma de las curvas de  $K_s$ , tienden a coincidir con las de DFT. Los máximos valores de DFT se presentan en *B. crassifolia* y *C. americana* (10.164 y 7.396  $\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente), en un lugar intermedio se encuentra *M. guianensis* y *C. moschata* (6.564 y 5.052  $\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y los valores máximos menores son para *C. vitifolium* y *G. caruto* (3.508 y 2.704  $\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivamente). En general los valores de DFT son relativamente altos si se comparan con valores encontrados para otras especies arbóreas tropicales (Medina, et al, 1981; Vareschi, 1960).

En la Figura 8 y Tablas 7, 8 y 9 (Apéndice A), se presentan los cursos diarios de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT) y diferencia de presión de vapor

Figura 8. Curso diario en *C. americana* (o), *B. crassifolia* (●) y *C. moschata* (o), de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) y radiación solar global, realizado el 2 de febrero de 1983.



hoja-aire (DPV) para *C.americana*, *B. crassifolia* y *C. moschata*, correspondientes a un día típico de la estación seca.

Los menores valores de  $\psi_f$  son alcanzados por *B. crassifolia* entre las 14.00 y 16.00 h (-1.82 MPa); *C.americana* alcanzó su valor más negativo (-1.26 MPa) a mediodía y *C. moschata* llegó a -1.52 MPa. a las 10.00 a.m., ésta última especie mantuvo un rango, de variación muy pequeño (-0.2 MPa) entre las 10.00 am. y las 16 pm. La recuperación comenzó a las 16.00 pm. para *B. crassifolia* y *C. moschata*, en cambio para *C. americana* comenzó a las 12.00 m y no fue completa para las tres especies.

Los patrones de variación diarios de  $K_s$  fueron diferentes para las tres especies: *C. americana* presenta un pico máximo de  $0.546 \text{ cm s}^{-1}$  a las 14.00 p.m., que coincide con su máximo DPV de 1.94 KPa. *B. crassifolia* presenta dos picos con valores de  $0.498$  y  $0.370 \text{ cm s}^{-1}$  a las 12.00 m. y 16.00 p.m., respectivamente, la disminución de la conductancia entre las 12.00 y 16.00 p.m ( $0.336 \text{ cm s}^{-1}$  a las 14.00 h), podría deberse a un cierre estomático parcial producido por un aumento en el DPV; la disminución de  $K_s$  fué muy marcada y suficiente como para disminuir el DFT, de esta forma amortiguando los valores más negativos de potencial hídrico. *C. moschata*, también presenta dos picos máximos en conductancia,  $0.217$  y  $0.188 \text{ cm s}^{-1}$  a las 10.00 a.m y 14.00 p.m. siendo sus valores más bajos comparados con los de las especies de sabana. La disminución en la conductancia a mediodía ( $0.180 \text{ cm s}^{-1}$ ), igual que en el caso de *B. crassifolia*, podría ser causado por un aumento en el DPV.

Los valores más altos de DFT, corresponden a *C.americana*,  $6.814 \mu\text{g cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a las 14.00 pm, *B. crassifolia* un máximo de  $4.128 \mu\text{g cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , a las 12.00 m., y *C. moschata*  $3.532 \mu\text{g cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a las 14.00 pm.

Los valores son mayores que los encontrados por Wthithead et al (1981) en *G. arborea* y *T. grandis*, dos especies arbóreas tropicales, medidas en época seca y con alta demanda evaporativa. Los valores de DFT para *B. crassifolia* se corresponden con los encontrados por Goldstein et al (1983) durante la época seca.

En la Tabla 3, se presentan los máximos valores de  $\psi_f$ ,  $K_s$ , DFT y DPV para las especies *C. americana*, *B. crassifolia* y *C. moschata*, en un día típico de la época húmeda y seca. *B. crassifolia* es la única de las tres especies que disminuye su potencial hídrico de -1.52 a -1.82 MPa.

Los valores de  $K_s$  y DFT disminuyen considerablemente en relación a una mayor demanda evaporativa en la época seca. La forma general de las curvas de  $K_s$  y DFT para *B. crassifolia* y *C. moschata*, (Fig. 5, 7 y 8), varía de la época húmeda a la época seca, reflejando en esta última un aparente control de la conductancia foliar bajo condiciones de alta demanda evaporativa. En cambio los estomas de *C. americana* tienen un comportamiento diario (forma de las curvas, Fig. 5 y 8) más o menos similar en las dos épocas. En la época húmeda, de menor demanda evaporativa, el curso diario de conductancia (Fig. 5 y 7), para las tres especies sugiere una mayor dependencia a la luz y/o temperatura del aire.

## 2. RESISTENCIA HIDRAULICA

La relación entre  $\psi_f$  y transpiración relativa fue utilizada para detectar posibles diferencias en resistencia al flujo en fase líquida (resistencia hidráulica), en las especies estudiadas (Fig. 9). Se consideraron los valores de la época húmeda y los de época seca. La pendiente inicial de la curva es considerada como una estimación de la resistencia hidráulica total (Richter, 1973).

La transpiración relativa se calculó ponderando los valores de DFT, por un valor dentro de una escala de 1 a 10 que fuera representativo del área foliar de las especies estudiadas, ante la imposibilidad de medir el área foliar real en el campo.

Los valores fueron ajustados a la ecuación de una recta y a una función exponencial negativa con el objeto de detectar si las resistencias son constantes al aumentar la tasa de transpiración o si es flujo dependiente. Las ecuaciones obtenidas, con el coeficiente de correlación respectivo se muestran en la Tabla 4. Los altos coeficientes de correlación indican que las relaciones

Figura 9. Relación entre potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y transpiración relativa, durante la época húmeda (o) y época seca (●). \_\_\_\_\_ es resultado de una regresión lineal y ---- es resultado de una regresión exponencial.

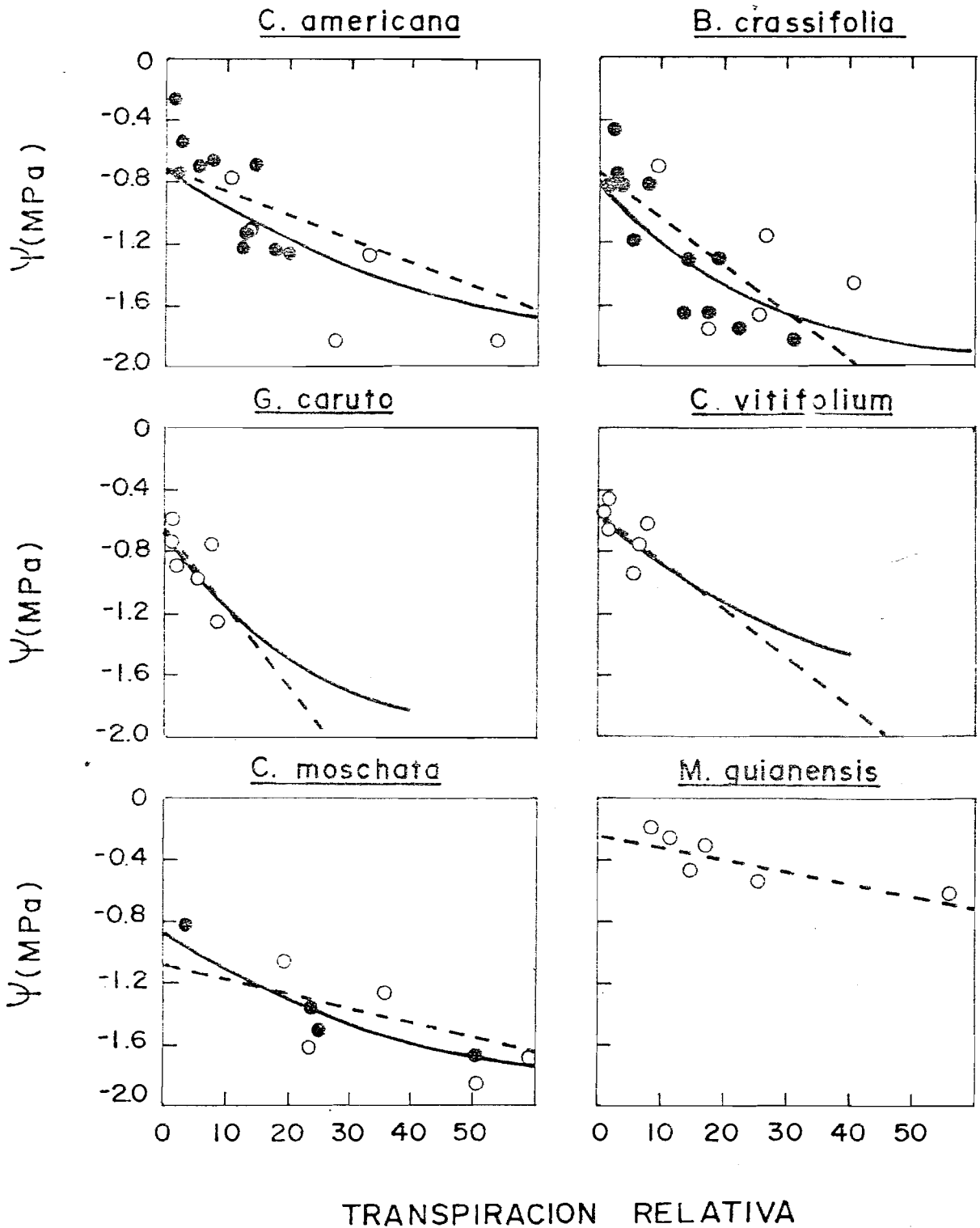


Tabla 3. Valores máximos de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT) y Diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV); EH es época húmeda (septiembre 1982) y ES, es época seca (Febrero 1983).

Especie	$\psi_f$ (-MPa)		$K_s$ ( $\text{cm s}^{-1}$ )		DFT ( $\mu \text{ cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )		DPV (KPa)	
	EH	ES	EH	ES	EH	ES	EH	ES
<i>C. americana</i>	1.85	1.26	1.320	0.546	7.40	6.81	0.79	1.94
<i>B. crassifolia</i>	1.52	1.82	1.061	0.498	10.16	4.13	1.46	1.39
<i>C. moschata</i>	1.88	1.52	0.682	0.217	5.05	3.53	1.02	2.67

Tabla 4. Relación Potencial hídrico y transpiración relativa para seis especies estudiadas durante época húmeda (EH) y época seca (ES). Se incluye el ajuste de una función lineal y una función exponencial  $r$  es el coeficiente de correlación respectivo.

Especie	Regresión lineal		Regresión exponencial	
	Función	$r$	Función	$r$
<i>B. crassifolia</i>	EH	$y = -0.74 - 0.03 X$	$y = 1.25 e^{-0.04X}$	-0.69
	ES			
<i>C. americana</i>	EH	$y = -0.73 - 0.02 X$	$y = 1.28 e^{-0.02X}$	-0.60
	ES			
<i>G. cauto</i>	EH	$y = -0.65 - 0.05 X$	$y = 1.36 e^{-0.05X}$	-0.70
<i>C. vitifolium</i>	EH	$y = -0.54 - 0.03X$	$y = 1.45 e^{-0.02X}$	-0.52
<i>M. guianensis</i>	EH	$y = -0.24 - 0.01X$	$y = 1.77 e^{-0.005X}$	-0.82
<i>C. moschata</i>	EH	$y = -1.08 - 0.01X$	$y = 1.14e^{-0.02X}$	-0.73
	ES			

son altamente significativas.

Los valores de las especies de sabana y mata se ajustan mejor (mayor  $r$ ) a la ecuación de una recta, indicando esto que las resistencias al flujo en fase líquida son constantes al aumentar la tasa de transpiración, como se asume en el modelo de flujo de Gardner (1960) y Cowan (1965). Los resultados para las especies *C. americana* y *B. crassifolia* son diferentes a los encontrados por Meinzer, et al, (1983), quienes encontraron que la resistencia al flujo líquido disminuye cuando el flujo transpiracional aumenta. Llegando al potencial hídrico foliar, a ser casi independiente de la tasa de flujo a altas tasas de transpiración.

Por el contrario, los datos correspondientes a las especies de bosque si se ajustan mejor (mayor  $r$ ), a una función exponencial negativa; sin embargo las diferencias de ajuste entre las funciones lineal y exponencial no son significativas como para que nuestras conclusiones sean claras.

Haciendo una comparación entre grupos de especies y sitio, de la Tabla 4 se desprende que las resistencias hidráulicas son mayores en las especies de mata, luego se encuentran las de sabana y las que poseen menor resistencia son las de bosque.

El término resistencia relativa, a menudo ha sido utilizado para comparar la eficiencia de los elementos de conducción en diferentes especies (Heine, 1971) por lo que, los menores valores de resistencia, en las especies de bosque, sugieren tentativamente, una mayor eficiencia de conducción en la albura de estas especies.

#### B. COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL TEJIDO FOLIAR

Mediante la utilización de curvas de Presión-Volumen (Tyree y Hammel, 1972), se realizaron mediciones de algunos parámetros o componentes de relaciones hídricas de tejidos foliares; y se derivaron otros que permitieran explicar posibles adaptaciones fisiológicas, de las especies estudiadas, a sitios con

menor disponibilidad de agua en el suelo y a épocas con alta demanda evaporativa.

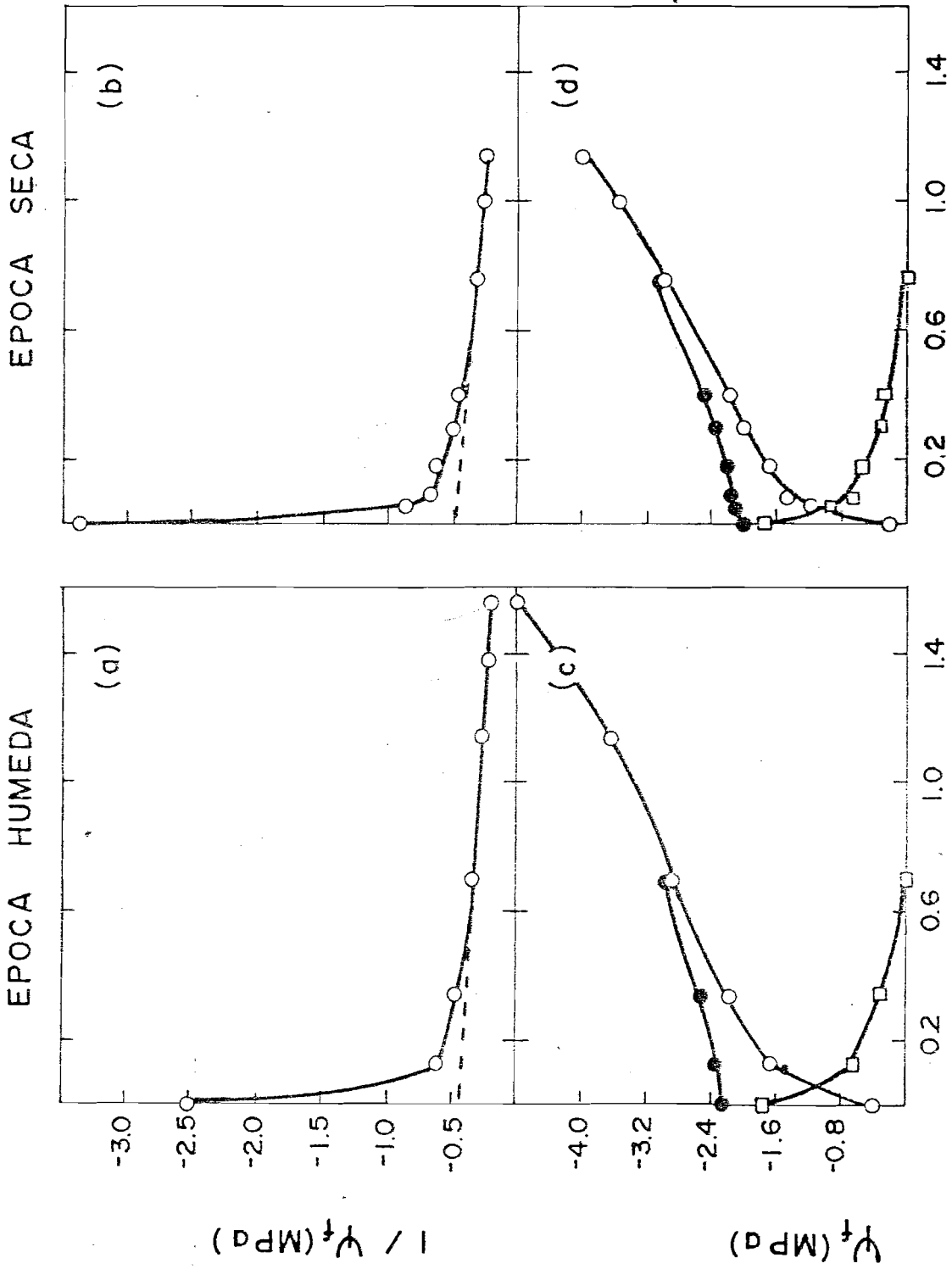
Las Figuras 10 a 14 (a) y (b), corresponden a las curvas presión-volumen para las seis especies estudiadas, en época húmeda y seca. De las curvas presión-volumen es posible determinar gráficamente el  $\psi_0$  (sat), extrapolando la parte lineal de la curva al eje de la ordenada ( $1/\psi_f$ ), la intersección en la ordenada corresponde al potencial osmótico de saturación. La prolongación de la recta, hasta interceptar la abscisa da el valor de  $V_0$ , volumen de agua simplásmica (u osmótica). El punto en que la curva se hace lineal, es el punto de plasmólisis incipiente; la proyección de este punto a la ordenada corresponde al potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\psi_0$  (tlp)).

Los valores de  $\psi_0$  (sat) y  $\psi_0$  (tlp), obtenidos gráficamente coinciden con los obtenidos matemáticamente, a partir de la ecuación de la recta que representa la porción lineal de la curva.

Las Figuras 10 a 14 (c) y (d), corresponden a los diagramas de Höfler, para las seis especies estudiadas. Estos diagramas describen en una forma general, los cambios en potencial osmótico ( $\psi_0$ ), potencial de turgor ( $\psi_p$ ) y el potencial hídrico total ( $\psi_f$ ), que ocurren cuando el contenido de agua de la célula disminuye desde completa saturación al punto de plasmólisis incipiente.

De las Figuras 10 a 14 (c), correspondientes a la época húmeda, se desprende que las especies de sabana y bosque disminuyen más rápidamente su potencial de turgor y por lo tanto se hace más negativo su potencial hídrico, en respuesta a un mismo cambio en el contenido de agua, que las especies de mata; posiblemente debido a que las especies de sabana y bosque tienen células con paredes más rígidas (Tabla 5).

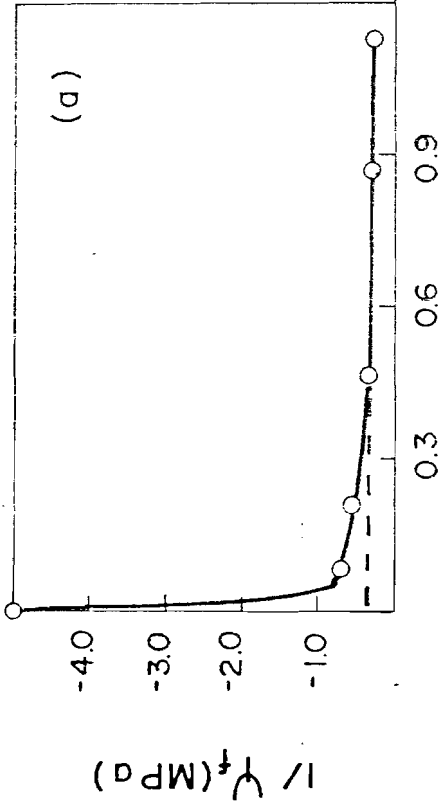
En todos los casos, el mayor porcentaje de cambio en el potencial hídrico -



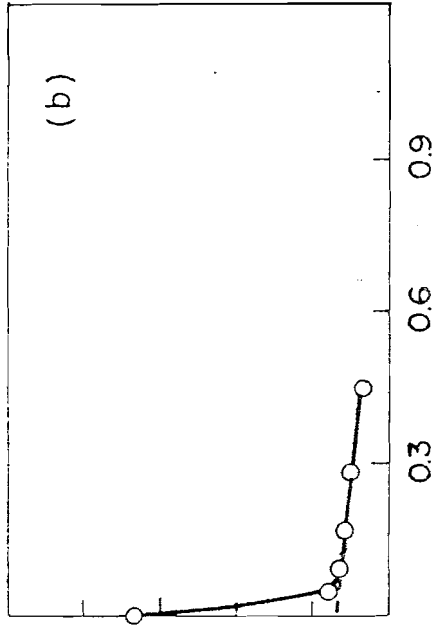
VOLUMEN DE AGUA EXTRAIDO. V<sub>e</sub> (cm<sup>3</sup>)

Figura 11. Curva presión-volumen (a)(b) y diagrama de Höfler (c) (d), mostrando las relaciones entre potencial hídrico foliar ( $\psi$ )(-), potencial osmótico ( $\pi$ )(-) y potencial de turgor ( $\psi_p$ )(+), en *B. crassifolia*. Las curvas fueron realizadas el mes de febrero de 1982 (época seca) y el mes de junio de 1983 (época húmeda).

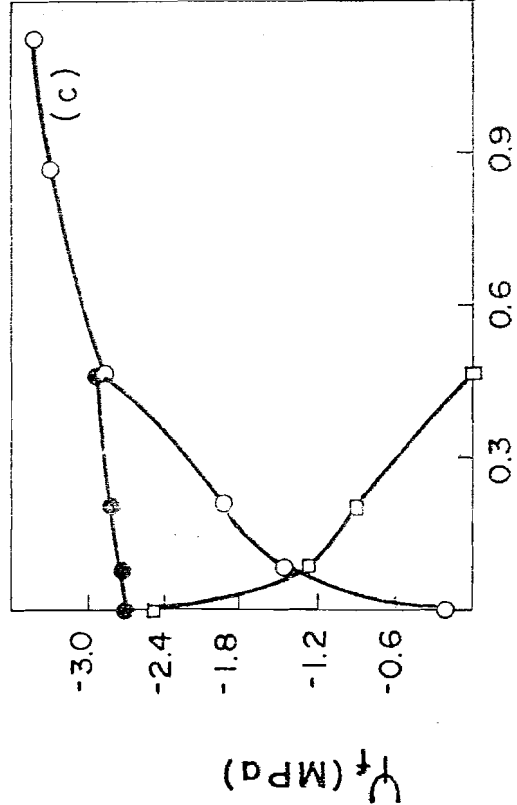
EPOCA HUMEDA



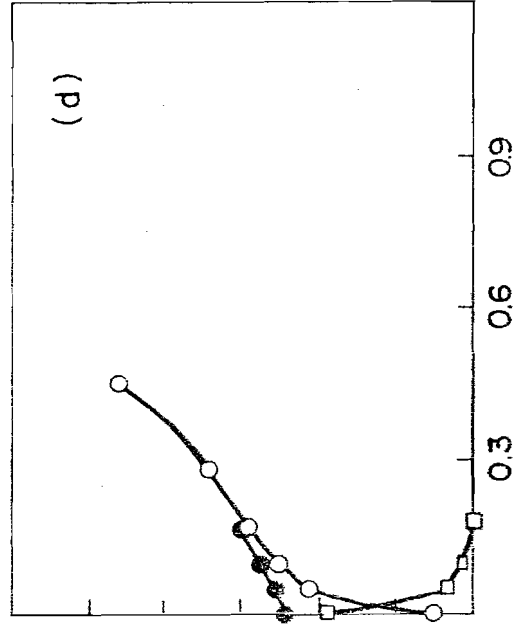
EPOCA SECA



VOLUMEN DE AGUA EXTRAIDO

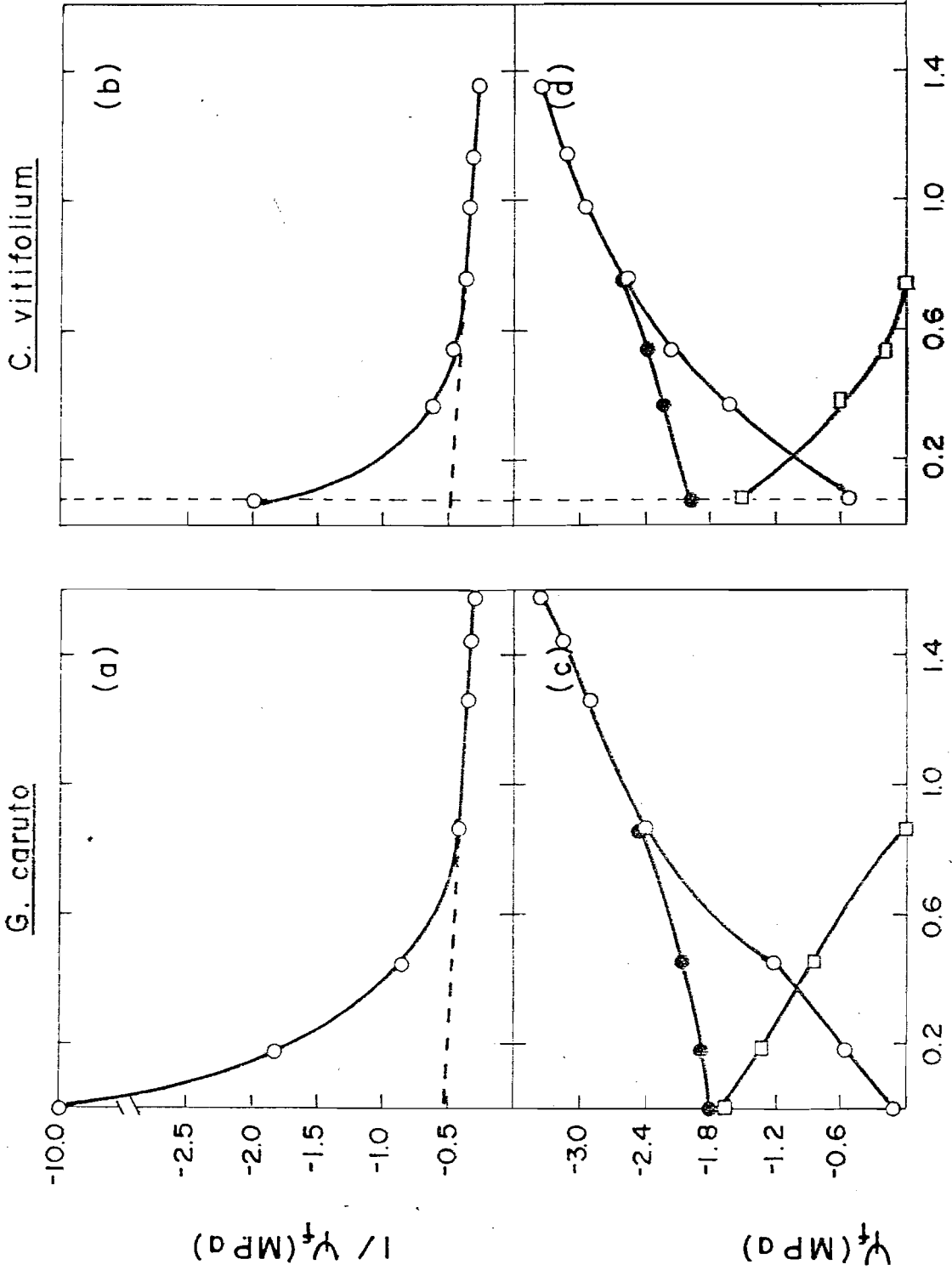


VOLUMEN DE AGUA EXTRAIDO



VOLUMEN DE AGUA EXTRAIDO

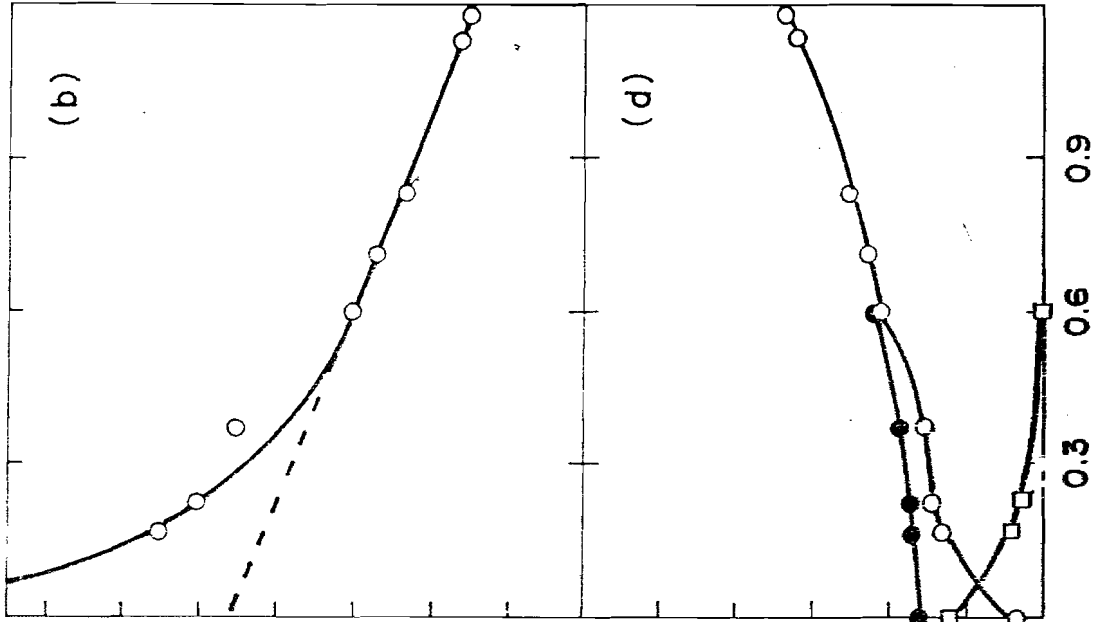
Figura 12. Curvas presión-volumen (a)(b) y diagrama de Höfler (c)(d), mostrando las relaciones entre potencial hídrico foliar (o)(-), potencial osmótico (●)(-) y potencial de turgor ( )(+), en *G. caruto* y *C. vitifolium*. Curvas realizadas el mes de junio de 1983.



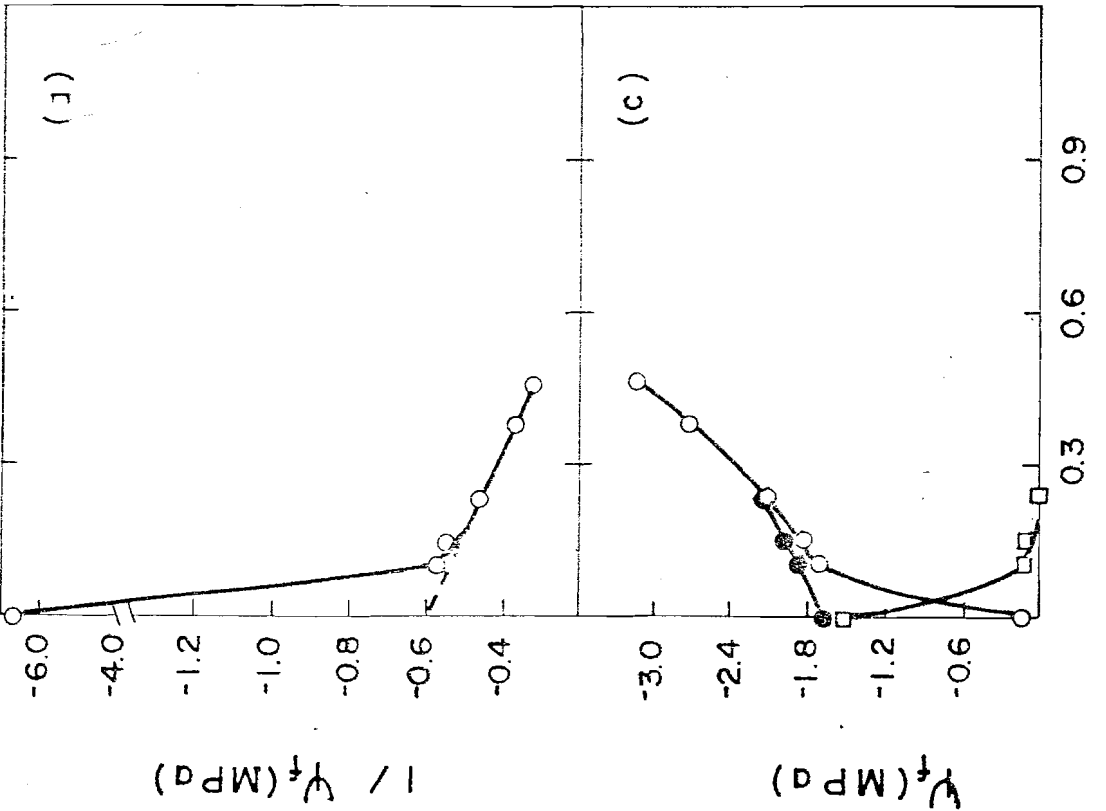
VOLUMEN DE AGUA EXTRAIDO (cm<sup>3</sup>)

Figura 13. Curvas presión-volumen (a)(b) y diagrama de Höfler(c) (d), mostrando las relaciones entre potencial hídrico foliar (o)(-), potencial osmótico (●)(-) y potencial de turgor ( )(+), en *C. moschata* Curvas realizadas el mes de febrero de 1982 (época seca) y el mes de junio de 1983 (época húmeda).

EPOCA SECA



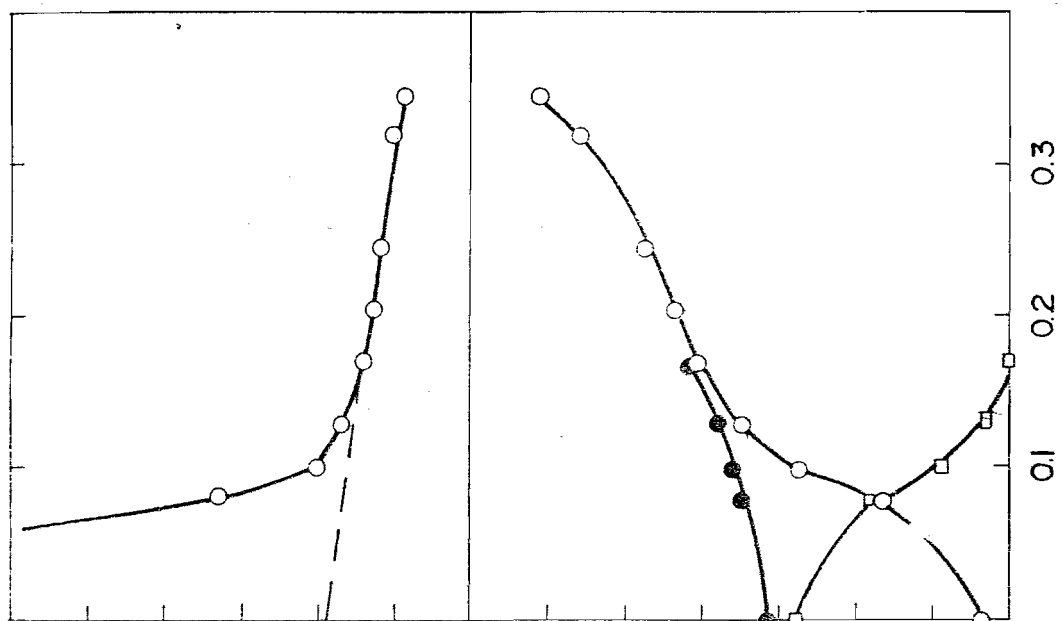
EPOCA HUMEDA



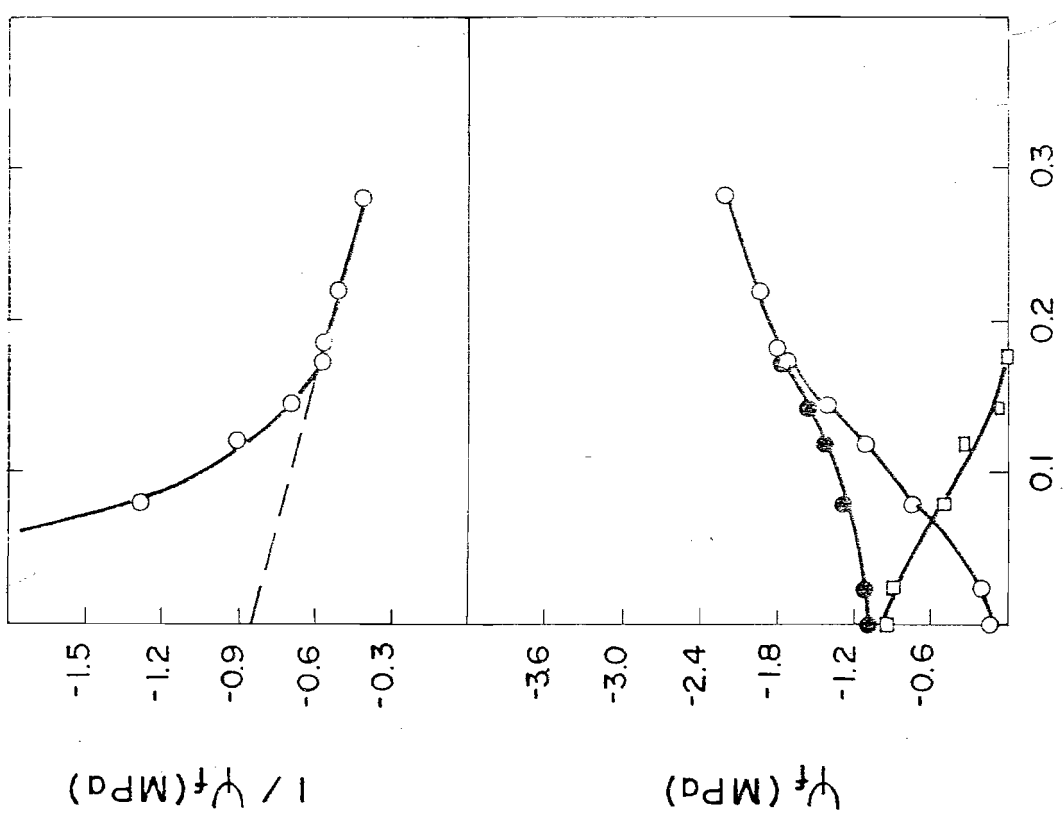
VOLUMEN DE AGUA EXTRAIDO (cm<sup>3</sup>)

Figura 14. Curvas presión-volumen (a) (b) y diagrama de Höfler (c) (d), mostrando las relaciones entre potencial hídrico foliar (o)(-), potencial osmótico (●)(-) y potencial de turgor ( )(+), en *M. guianensis*. Curvas realizadas el mes de febrero de 1982 (época seca) y el mes de junio de 1983 (época húmeda).

EPOCA SECA



EPOCA HUMEDA



VOLUMEN DE AGUA EXTRAIDO ( cm<sup>3</sup> )

que ocurre entre la completa saturación y la plasmólisis incipiente, es debido al cambio en el potencial de turgor, manteniendo así una presión osmótica bastante estable y consecuentemente un alto contenido de agua. Esta capacidad para mantener un adecuado contenido de agua osmótica, aún a bajos potenciales hídricos, podría aparentemente tener un valor adaptativo para especies que sufran alto stress hídrico durante alguna parte de su ciclo de vida. En las Figuras 10 a 14 (c), se observa que a un contenido dado de pérdidas de agua (por ejemplo  $V_e$ ,  $0.2 \text{ cm}^3$ ), las especies de sabana y bosque presentan una mayor caída en su potencial hídrico (se hace más negativo), esto probablemente debido a que estas especies presentan paredes celulares más rígidas y en el caso de las especies de sabana un potencial osmótico de saturación menor (más negativo).

En las Figuras 10, 11, 13 y 14 (d), correspondientes a la época seca, se observa que la especie que tiene una mayor caída de potencial hídrico es *M. guianensis*, a un contenido dado de pérdida de agua ( $V_e$ ,  $0.2 \text{ cm}^3$ ), y la de menor caída es *C. moschata* ( $-0.84 \text{ MPa}$ ), mostrando esta especie en la época seca pérdidas extensivas de agua osmótica aún a valores muy negativos de potencial hídrico.

El porcentaje de retención de agua osmótica en plasmólisis incipiente ( $V_p/V_o$ ), es mayor en *B. crassifolia* (90%), en la época húmeda, no existiendo grandes diferencias al comparar el resto de las especies (en un rango de 62 a 79%). Tabla 5.

Esta especie, *B. crassifolia* muestra una mayor capacidad de "osmoregulación" (o conservación de agua), debido a las propiedades de su pared celular, comparada con el resto de las especies.

En época seca la especie que tiene menor porcentaje de retención de agua osmótica en la plasmólisis incipiente es *C. americana* (67%), no existiendo diferencias significativas en el resto de las especies estudiadas (78-79%).

En la Tabla 5, se presenta un resumen general de todos los parámetros obtenidos para las seis especies estudiadas, tanto en época húmeda como en época seca. (Las especies *C. vitifolium* y *G. caruto*, no tienen hojas durante la época seca).

#### COMPARACION ENTRE ESPECIES

##### Epoca húmeda

En general se observan diferencias significativas en casi todos los parámetros, comparando las especies de sabana con las de mata y bosque de galería y en especial al comparar *B. crassifolia* al resto de las especies. Los menores valores de  $\psi_0$  (sat), ocurren en *B. crassifolia* y *C. americana* (-2.68 y -2.24 MPa, respectivamente), muy diferentes al valor más alto de *M. guianensis* de -1.04 MPa.

Aunque existen, las diferencias entre especies, comparando el  $\psi_0$  (tlp) son menores. Casi no hay diferencias entre *B. crassifolia* y *C. americana* (-2.96 y -2.93 MPa, respectivamente). El valor más alto corresponde a *M. guianensis* con 1.68 MPa.

Diferencias en el contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRW(tlp)), no son muy marcadas, excepto entre las especies de sabana, *C. vitifolium* (0.66) y *G. caruto* (0.78).

La elasticidad de la pared celular varía claramente entre especies, siendo *B. crassifolia*, la que tiene células con paredes más rígidas ( $\epsilon = 23.75$  MPa) y *G. caruto* la especie con mayor elasticidad en sus paredes celulares ( $\epsilon = 2.96$  MPa).

El ajuste osmótico pasivo definido como:

$$\Delta\bar{\psi}_{II} = \psi_0 \text{ (sat)} - \psi_0 \text{ (tlp)}$$

fue pequeño para *B. crassifolia* (0.28 MPa) y de aproximadamente 0.60 MPa para las cinco especies restantes.

Finalmente, el número de osmoles expresados por kg de peso seco varió de 4.52 en *B. crassifolia* a 0.32 en *M. guianensis*.

#### Epoca seca

Los menores valores en  $\psi_0(\text{sat})$ , corresponden a *C. americana* (-2.04 MPa) y *M. guianensis* (-1.89 MPa), estos valores son muy diferentes a los presentados por *B. crassifolia* (-1.30 MPa) y *C. moschata* (-0.92 MPa). La misma tendencia la encontramos en el  $\psi_0(\text{t1p})$ , siendo *C. americana* la especie que presenta el valor más negativo (-3.03 MPa) y *C. moschata* el valor más alto (-1.12 MPa).

*C. americana* es la especie con el menor valor de CRW (t1p) (0.58), las otras tres especies tienen valores más altos (en un rango de 0.80 a 0.84) y no existen diferencias significativas entre ellas.

La especie con paredes celulares más elásticas es *C. moschata* ( $\epsilon = 4.36$  MPa) y la especie con paredes celulares más rígidas es *B. crassifolia* ( $\epsilon = 11.89$  MPa).

El ajuste osmótico pasivo es bajo para *B. crassifolia* (0.34) y *C. moschata* (0.21), en cambio tiene un valor de 0.99 en *C. americana*.

El número de osmoles de soluto por kg de peso seco varía de 0.59 en *B. crassifolia* a 1.76 en *C. americana*.

#### DIFERENCIAS ENTRE GRUPOS DE ESPECIES Y SITIO

##### Epoca húmeda

Las especies de sabana tienen valores de  $\psi_0(\text{sat})$  y  $\psi_0(\text{t1p})$  (promedios de -2.46 y -2.94 MPa, respectivamente), más negativos que las especies de mata

(-1.86 y -2.49 MPa) y éstas a su vez más negativos que las de bosque (-1.36 y -1.92 MPa).

En cuanto al CRW (tlp), no existen diferencias mayores comparando grupos de especies, presentes en sitios diferentes.

Los valores de módulo de elasticidad si varían entre grupos siendo más altos en especies de sabana (promedio de 17.2 MPa), y menores en especies de mata (promedio de 5.8 MPa).

Es difícil hacer comparaciones en cuanto a ajuste osmótico pasivo y número de osmoles de soluto por kg de peso seco, entre grupos, y sobre todo con respecto al último parámetro debido a las diferencias existentes entre especies de un mismo grupo.

#### Epoca seca

La misma situación que para época húmeda se puede observar en época seca. Los valores de  $\psi_c(\text{sat})$  y  $\psi_c(\text{tlp})$  son menores (más negativos) en las especies de sabana que los de bosque.

No están claras las diferencias entre grupos comparando el CRW (tlp); igual cosa sucede con el ajuste osmótico pasivo y el Ns/Ps.

#### TENDENCIAS ESTACIONALES

En tres de las cuatro especies, cuya comparación es posible, debido a que tienen follaje en ambas estaciones, húmeda y seca, el  $\psi_0(\text{sat})$  aumentó hacia la época de menor disponibilidad de agua en el suelo. Este aumento fue mayor para *B. crassifolia* (1.38 MPa). En *M. guianensis* disminuyó de -1.04 Mpa a -1.89 MPa.

El mismo patrón estacional se observó en el  $\psi_0(\text{tlp})$ , con un cambio superior de 1.32 MPa en *B. crassifolia* y uno menor de 0.10 MPa en *C. americana*.

Tabla 5. Parámetros de relaciones hídricas obtenidos de las curvas presión-volumen: potencial osmótico de saturación ( $\psi_0(\text{sat})$ ), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor ( $\psi_0(\text{tlp})$ ), contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor ( $\text{CRW}(\text{tlp})$ ), módulo de elasticidad ( $\epsilon$ ), ajuste osmótico pasivo ( $\Delta\psi$ ), número de osmoles de soluto por peso seco ( $\text{Ns/Ps}$ ) y porcentaje de retención de agua osmótica en plasmólisis incipiente ( $\text{Vp/Vo}$ ), durante la época húmeda (EH) y época seca (ES).

Especie (EH)	$\psi_0(\text{sat})$ (-MPa)	$\psi_0(\text{tlp})$ (-MPa)	$\text{CRW}(\text{tlp})$	$\epsilon$ (MPa)	$\Delta\psi$ $\pi$	$\text{Ns/Ps}$	$\text{Vp/Vo}$ (%)
<i>C. americana</i>	2.24	2.93	0.63	10.70	0.69	1.98	76
<i>B. crassifolia</i>	2.68	2.96	0.67	23.75	0.28	4.52	90
<i>C. vitifolium</i>	1.92	2.62	0.66	7.50	0.69	2.42	74
<i>G. caruto</i>	1.79	2.36	0.78	4.01	0.58	1.62	76
<i>C. moschata</i>	1.67	2.16	0.79	12.53	0.50	0.78	77
<i>M. guianensis</i>	1.04	1.68	0.82	2.96	0.64	0.32	69
Especie (ES)							
<i>C. americana</i>	2.04	3.03	0.58	6.79	0.99	1.76	67
<i>B. crassifolia</i>	1.30	1.64	0.84	11.89	0.34	0.59	79
<i>C. vitifolium</i>							
<i>G. caruto</i>							
<i>C. moschata</i>	0.92	1.12	0.84	4.36	0.21	0.94	78
<i>M. guianensis</i>	1.89	2.43	0.80	8.61	0.55	0.78	78

Los patrones estacionales en el CRW (tlp), no mostraron grandes variaciones con el cambio de estación. Los valores de CRW (tlp), indican el efecto de la elasticidad del tejido foliar sobre el contenido relativo de agua al cual ocurrió la pérdida de turgor.

Las especies que presentaron mayor disminución en el CRW (tlp) (*B. crassifolia*, 0.17 y *C. americana*, 0.05) son las que tienen mayores valores de módulo de elasticidad tanto en época húmeda como en época seca. El número de osmoles de soluto por kg de peso seco foliar, disminuyó en todas las especies hacia la época seca, excepto en *C. moschata* y *M. guianensis*.

#### C. DESCRIPCIÓN ANATOMICA DE LA MADERA

Una mejor comprensión del flujo de agua en el xilema se obtiene si se conocen las características del sistema vascular de las plantas.

En este trabajo de tesis, se realizó un análisis anatómico de las seis especies objeto de estudio.

En la Tabla 6, se presentan algunas características anatómicas de las especies estudiadas, diámetro de los vasos, longitud de los vasos y número de vasos por  $\text{mm}^2$  y en el Apéndice C, se encuentra la descripción anatómica general de cada una de las especies.

Las especies que tienen mayor diámetro promedio de vasos en el xilema son *C. moschata* ( $227\mu$ ) y *C. vitifolium* ( $212\mu$ ); en un lugar intermedio se encuentran *C. americana* ( $195\mu$ ) y *C. guianensis* ( $151\mu$ ), y las de menor diámetro promedio de vasos son *B. crassifolia* ( $114\mu$ ) y *G. caruto* ( $96\mu$ ).

Los diámetros de vasos encontrados para las seis especies, en este estudio son en general mayores que los encontrados por Huber y Schmidt (1936), para especies de porosidad difusa.

Tabla 6. Algunas características anatómicas del xilema de las especies estudiadas

Especie	Diámetro vasos ( $\mu$ )	Longitud vasos ( $\mu$ )	Porosidad	Nº vasos/mm <sup>2</sup>
<i>C. moschata</i>	147 < 227 < 377	240 < 375 < 570	Poroso difuso	2-3
<i>C. vitiifolium</i>	120 < 212 < 294	258 < 543 < 750	Poroso difuso	3-6
<i>C. americana</i>	120 < 195 < 258	240 < 612 < 978	Poroso difuso	4
<i>M. guianensis</i>	101 < 151 < 193	372 < 726 < 990	Poroso difuso	19
<i>B. crassifolia</i>	64 < 114 < 202	246 < 544 < 822	Poroso difuso	22
<i>G. caruto</i>	74 < 96 < 129	228 < 446 < 660	Semiporoso anular	40

En la columna correspondiente a longitud promedio de vasos de la Tabla 6, se observa que *M. guianensis* y *C. americana* tienen los vasos de mayor longitud promedio (726 y 612  $\mu$  respectivamente); *B. crassifolia* y *C. vitifolium*, tienen valores prácticamente iguales (544 y 543  $\mu$ , respectivamente); finalmente *G. caruto* y *C. moschata* son las especies de menor longitud promedio de vasos (446 y 375  $\mu$ , respectivamente).

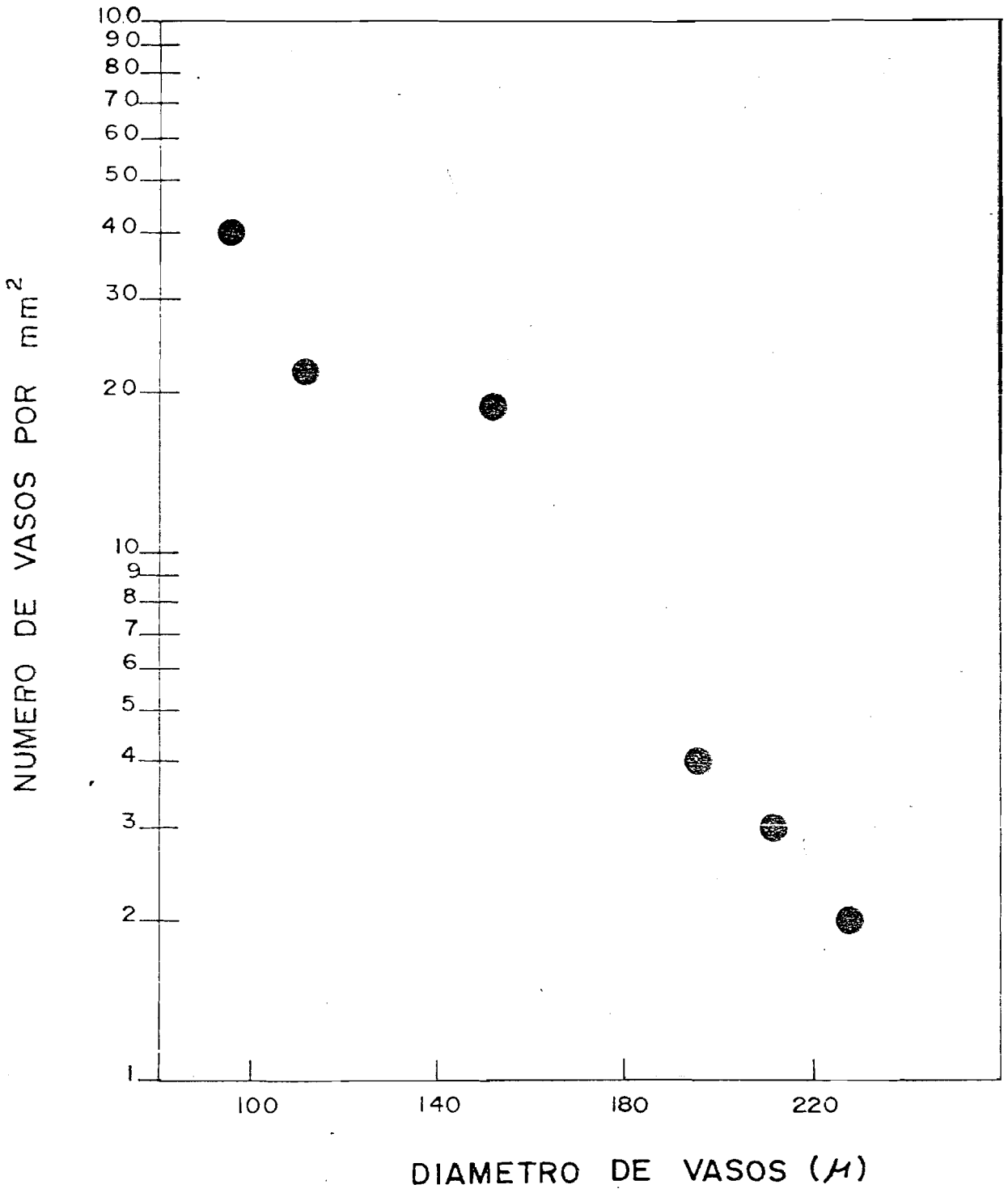
El aparente valor de elementos de vasos más cortos, es su resistencia estructural a presiones negativas fuertes en las columnas de agua del xilema (Carlquist, 1975). *C. moschata*, que es la especie con elementos de vasos más cortos es la especie que alcanza valores de  $\psi_f$  más negativos en época húmeda (Tabla 3).

El análisis de significancia de la longitud de los elementos de vasos no es completo, sin tener cuidado en que pueden haber instancias, donde la longitud de los elementos de vasos esté determinado no por fisiología de conducción y consecuentes características de los vasos, sino por las características mecánicas de los elementos imperforados.

Si se observa la columna de número de vasos por  $\text{mm}^2$ , es posible ver que las especies estudiadas se encuentran en un rango de 2-3 a 40 vasos por  $\text{mm}^2$ , siendo *C. moschata* la especie con menor número de vasos por  $\text{mm}^2$  (2-3) y *G. caruto* la especie con mayor número de vasos por  $\text{mm}^2$  (40).

En la Figura 15, se puede ver que existe una relación entre el diámetro promedio de los vasos y el número de vasos por  $\text{mm}^2$ , cada punto corresponde a una especie. Aunque el diámetro de los vasos varía ampliamente en estas especies, su relación al número de vasos por  $\text{mm}^2$ , es siempre muy cercana al inverso, lo que en esencia significaría, que el área de conducción es aproximadamente constante en estas especies. Esta relación fue también encontrada por Carlquist (1975) para 28 especies de varios tipos ecológicos y formas de crecimiento. Ahora, el área efectiva de conducción (Tabla

Figura 15. Relación entre el número de vasos por  $\text{mm}^2$  y diámetro de vasos ( $\mu$ ) para las seis especies estudiadas.



9), varía debido a las diferencias en el área basal de las especies.

La alternativa de tener vasos anchos y en menor número, a tener vasos angostos y en mayor número, puede tener un significado: por ejemplo los vasos anchos en *C.moschata* podrían ser de valor adaptativo para especies como ésta, con una gran área foliar y que requiere rápida conducción de grandes volúmenes de agua por unidad de tiempo. Esto se comprueba, al observar los datos de tasas de flujo expresadas por área efectiva de conducción (Tabla 12 y 13).

Los elementos de vasos más anchos y más cortos en *C.moschata* podrían ser una adaptación de esta especie (especialización filogenética) a una tasa de flujo más rápida, para evitar embolismo bajo tensiones altas.

#### D. VELOCIDAD DE FLUJO DE AGUA EN EL XILEMA

##### 1. CURSOS DIARIOS DE VELOCIDAD DE PULSO DE CALOR

En la Fig. 16 y Tablas 7 y 8, se observan cursos diarios de velocidad de pulso de calor (VPC), para las especies *C.americana*, *B.crassifolia* y *C.moschata*, correspondientes a la estación húmeda y seca, y para *G. caruto* en la estación húmeda solamente.

El patrón que siguen las curvas es más o menos similar para todas las especies, los menores valores se observan en las primeras horas de la mañana y en las últimas de la tarde, los máximos valores de VPC se obtienen a mediodía.

Existe una clara diferencia entre los valores de *C.americana* (más bajos), y el resto de las especies medidas, tanto en época húmeda como en época seca.

##### Epoca húmeda

Los valores pico, a mediodía son mayores para *C.moschata* 84.71 cm/h, que

Figura 16. Cursos diarios de velocidad de pulso de calor (VPC) para *B. crassifolia* (●—●), *C. americana* (●---●), *C. moschata* (c---c) y *G. caruto* ( ), durante la época seca (marzo, 1983) y época húmeda (junio, 1983)

VELOCIDAD DE PULSO DE CALOR (cm/h)

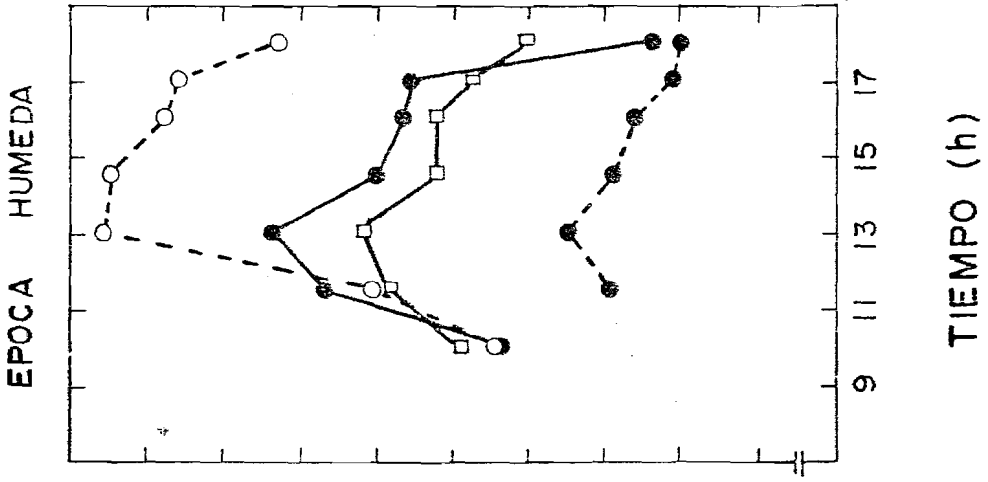
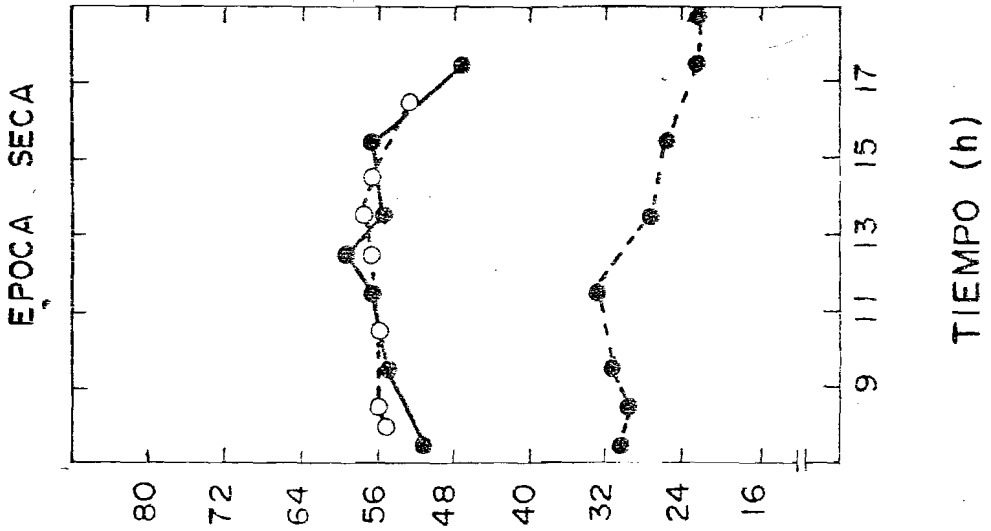


Tabla 7. Cursos diarios de velocidad de pulso de calor (VPC) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) en 4 de las especies estudiadas durante la estación húmeda (Julio, 1983).

	<i>B. crassifolia</i>		<i>C. americana</i>		<i>G. caruto</i>		<i>C. moschata</i>	
	VPC (cm/h)	$\psi$ (-Mpa)	VPC (cm/h)	$\psi$ (-Mpa)	VPC (cm/h)	$\psi$ (-Mpa)	VPC (cm/h)	$\psi$ (-Mpa)
10.00	42.35	0.90	-	-	47.37	1.33	43.37	1.90
11.30	61.54	1.05	31.58	1.80	54.96	1.60	56.69	2.10
13.00	67.29	1.27	35.82	1.90	57.60	1.75	84.71	2.27
14.30	56.25	1.20	31.17	1.83	50.00	1.63	83.72	1.93
16.00	53.73	1.17	28.80	1.60	50.00	1.57	78.26	1.77
17.00	52.55	1.20	24.74	1.40	46.45	1.37	76.60	1.40
18.00	26.86	0.33	24.00	1.00	40.22	1.03	66.67	0.93

Tabla 8. Cursos diarios de velocidad de pulso de calor (VPC), densidad de flujo transpiracional (DFT) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), en 3 de las especies estudiadas, durante la estación seca (Marzo, 1983).

Hora	<i>B. crassifolia</i>					<i>C. amezlacana</i>					<i>C. monseñata</i>				
	VPC ( $\text{cm h}^{-1}$ )	DFT ( $\mu\text{gcm}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	Hora	VPC ( $\text{cm h}^{-1}$ )	DFT ( $\mu\text{gcm}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	Hora	VPC ( $\text{cm h}^{-1}$ )	DFT ( $\mu\text{gcm}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	Hora	VPC ( $\text{cm h}^{-1}$ )	DFT ( $\mu\text{gcm}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)
7.30	51.43	0.640	0.18	7.30	30.38	-	-	8.00	54.96	-	-	0.62			
9.30	54.14	1.465	1.15	8.30	29.63	1.690	0.68	8.30	55.81	0.376	0.82				
11.30	57.14	5.538	1.68	9.30	31.20	2.932	1.12	10.30	55.81	2.465	1.26				
12.30	59.50	-	-	11.30	32.73	3.060	1.10	11.30	56.69	2.444	1.68				
13.30	55.81	5.672	1.72	13.30	26.97	2.468	1.68	12.30	56.69	-	-				
15.30	56.69	5.394	1.70	15.30	25.35	4.247	0.92	13.30	57.60	3.532	1.60				
17.30	47.06	1.959	1.48	17.30	22.43	1.136	0.65	14.30	56.69	-	-				
				19.00	22.43		0.35	16.30	52.94	1.498	1.32				

para *B. crassifolia*, 67.29 cm/h y *G. caruto*, 57.60 cm/h, *C. americana* tiene velocidades pico de 35.82 cm/h.

#### Epoca seca

Los valores pico obtenidos en horas del mediodía son los siguientes: *E. crassifolia*, 59.50 cm/h; *C. moschata*, 57.60 cm/h y *C. americana* 32.73 cm/h.

En la época seca, las velocidades para *B. crassifolia* y *C. moschata*, parecieran seguir el curso diario de demanda evaporativa, ya que los picos de DPV y VPC, aproximadamente coinciden (Fig. 17), en cambio *C. americana* presenta un comportamiento muy diferente debido a que cuando aumenta bruscamente el DPV (12.00 h), disminuye el VPC.

#### Tendencias Estacionales

Variaciones estacionales son más marcadas para las especies *C. moschata* y *B. crassifolia*, no así para *C. americana* que presenta menores variaciones. Los valores de VPC disminuyen al disminuir la disponibilidad de agua en el suelo, situación también encontrada por Skau y Swanson (1963).

En general, los valores de VPC encontrados para todas las especies son muy inferiores a los encontrados por Huber y Schmidt (1936) para especies de porosidad difusa de clima templado y son superiores a los picos máximos encontrados para especies del género *Juniperus* (20 cm/h en época húmeda) por Skau y Swanson (1963) y a los encontrados por Lassoie et al (1977) de 7 cm/h en *Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco.

## 2. VELOCIDAD DE PULSO DE CALOR COMO UN INDICADOR DE TRANSPIRACION

Varios métodos han sido utilizados para medir transpiración en árboles, por ejemplo, Jordan y Kline (1977), inyectaron agua tritiada en 20 árboles, presentes en un bosque húmedo tropical, siguiendo el método de Kline et al, (1976). Los resultados obtenidos fueron expresados por área basal de los árboles (área de una sección transversal a 1.50 m de altura),

obteniendo así valores de transpiración.

En este trabajo se hicieron comparaciones entre velocidad de pulso de calor y densidad de flujo transpiracional para las especies *B. crassifolia*, *C. americana* y *C. moschata* en época seca. La Figura 17, presenta variaciones diarias típicas de VPC, DFT y DPV y la Figura 18 muestra las correlaciones obtenidas entre VPC y DFT.

Los resultados demuestran que existe una correlación muy significativa,  $r = 0.9469$  para *B. crassifolia*  $r = 0.8187$  para *C. americana* y  $r = 0.9202$  para *C. moschata*.

Correlaciones muy buenas entre VPC y DFT, han sido encontradas por Laussoie et al (1977) en *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco y por Skau y Swanson (1963) en especies del género *Juniperus* y en *Pinus halepensis*.

### 3. RESISTENCIA HIDRAULICA

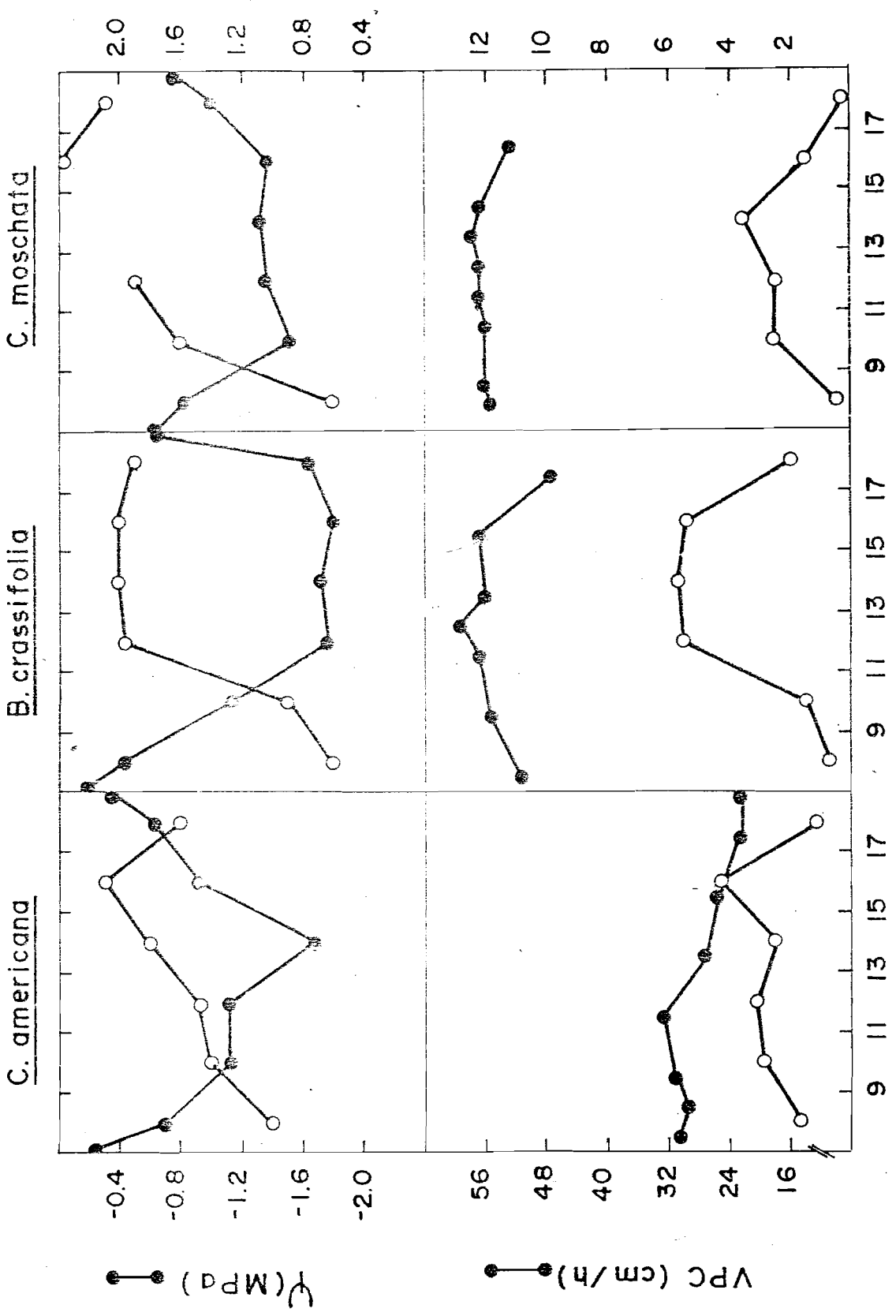
Para detectar posibles diferencias en resistencia al flujo en fase líquida (resistencia hidráulica), se utilizaron las siguientes relaciones:

- a) Potencial hídrico foliar y velocidad pulso de calor
- b) Potencial hídrico foliar y velocidad pulso de calor por Area basal (G)
- c) Potencial hídrico foliar y velocidad pulso de calor por Area efectiva de conducción (AEC).

En capítulos anteriores, se calculó resistencia hidráulica a partir de la relación entre  $\psi_f$  y transpiración relativa.

Las medidas lineales de VPC fueron transformadas en medidas volumétricas de flujo, midiendo el área basal y el área efectiva de conducción de los árboles.

Figura 17. Cursos diarios de velocidad de pulso de calor (VPC), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), en *C. americana*, *B. crassifolia* y *C. moschata*, realizado el mes de marzo de 1983.



TIEMPO (h)

Figura 18. Relación entre velocidad de pulso de calor (VPC) y densidad de flujo transpiracional (DFT), para *C. americana* ( ), *B. crassifolia* (●) y *C. moschata* (○). Se indica coeficiente de correlación ( $r$ ).

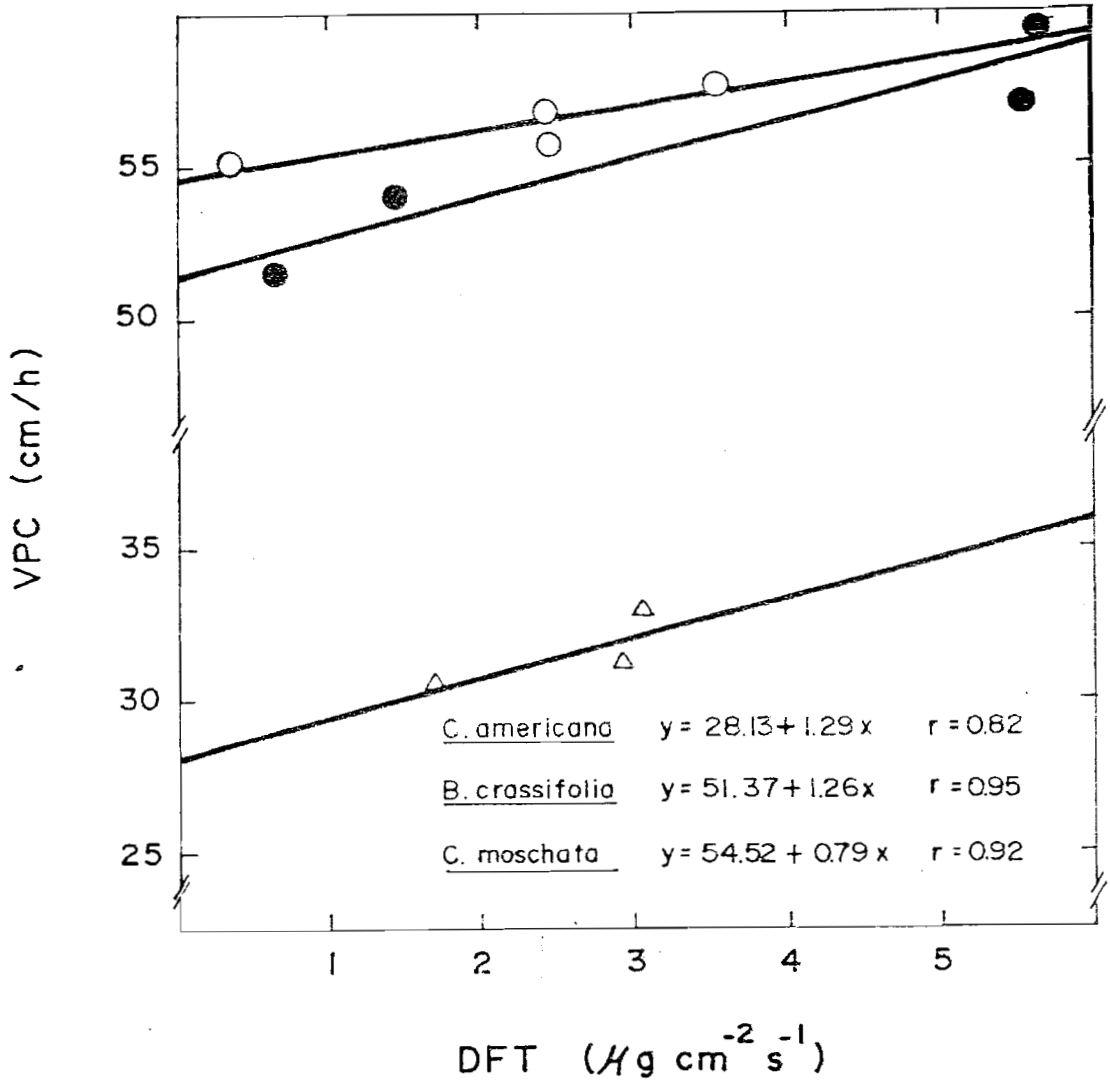


Tabla 9. Diámetros a la altura de pecho (DAP), área basal (G) y área efectiva de conducción (AEC), en 4 de las especies estudiadas.

Especie	Ø Vaso (μ)	Nº vasos por mm <sup>2</sup>	Área 1 vaso (cm <sup>2</sup> )	DAP (cm)	G (cm <sup>2</sup> )	AEC (cm <sup>2</sup> )
<i>B. crassifolia</i>	114	22	0.0001	20.0	314	69.1
<i>C. americana</i>	195	4	0.0003	25.0	488	58.6
<i>C. moschata</i>	227	2.5	0.0004	43.6	1493	149.3
<i>G. caruto</i>	96	40	0.0001	20.0	312	124.8

Las Tablas 10 y 11, muestran los resultados de cursos diarios de **flujo** expresados en velocidad de pulso de calor por área basal, en época **hú**meda y seca, respectivamente.

Las Tablas 12 y 13, muestran los resultados de cursos diarios de **flujo** expresados en velocidad de pulso de calor por área efectiva de **conduc**ción, en época húmeda y seca, respectivamente.

El área basal se calculó midiendo el diámetro altura del pecho a **1.30** m. (DAP), y el área efectiva de conducción se calculó con el **diámetro** de los vasos y número de vasos por  $\text{mm}^2$  en el xilema (**información obte**nida con el análisis anatómico de las especies).

Los resultados de G y AEC, se muestran en la Tabla 9.

Al igual que en los cursos diarios, la pendiente inicial de la curva se consideró como una estimación de la resistencia hidráulica total (Richter, 1973).

Las Figuras 19, 20 y 21, muestran gráficamente las curvas resultantes al relacionar los parámetros mencionados anteriormente para las especies estudiadas en época húmeda y seca.

Las Tablas 14, 15 y 16, presentan las funciones y coeficientes de correlación obtenidos, ajustando los datos a la ecuación de una recta y a una curva exponencial negativa.

Se utilizaron solamente datos de la mañana para minimizar los efectos de histéresis.

Los datos fueron ajustados a dos tipos de ecuación, tratando de **detec**tar si las resistencias hidráulicas son constantes al aumentar la **tasa de transpiración**, o es flujo dependiente y disminuye al aumentar la **ta**sa de transpiración.

Tabla 10. Cursos diarios de velocidad de pulso de calor por área basal (VPC x G) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), en 4 de las especies estudiadas, durante la estación húmeda ( Julio, 1983).

	<i>B. crassifolia</i>		<i>C. americana</i>		<i>G. caruto</i>		<i>C. moschata</i>	
Hora	VPC x G ( $\text{cm}^3 \text{S}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	VPC x G ( $\text{cm}^3 \text{S}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	VPC x G ( $\text{cm}^3 \text{S}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	VPC x G ( $\text{cm}^3 \text{S}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)
10.00	3.69	0.90	-	-	4.11	1.33	17.99	1.90
11.30	5.33	1.05	4.29	1.80	4.76	1.60	23.51	2.10
13.00	5.87	1.27	4.88	1.90	4.99	1.75	35.13	2.27
14.30	4.91	1.20	4.22	1.83	4.33	1.63	34.72	1.93
16.00	4.69	1.17	3.90	1.60	4.33	1.57	32.46	1.77
17.00	4.58	1.20	3.35	1.40	4.02	1.37	31.77	1.40
18.00	2.34	0.33	3.25	1.00	3.48	1.03	27.65	0.93

Tabla 11. Cursos diarios de velocidad de pulso de calor por área basal (VPC x G) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), en 3 de las especies estudiadas durante la estación seca (Marzo, 1983).

Hora	<i>B. crassifolia</i>			<i>C. ameyucana</i>			<i>C. moschata</i>		
	VPC x G ( $\text{cm}^3 \text{S}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	$\psi$ (-MPa)	VPC x G ( $\text{cm}^3 \text{S}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	$\psi$ (-MPa)	VPC x G ( $\text{cm}^3 \text{S}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	$\psi$ (-MPa)
7.30	4.4858	0.18							
8.00							22.7931	0.62	
8.30				3.1276	0.68	0.82	23.1456	0.82	
9.30	4.7222	1.15	1.12	3.2933	1.12				
10.30							23.1456	1.26	
11.30	4.9839	1.68	1.10	3.4548	1.10	1.68	23.5106	1.68	
13.30	4.8679	1.72	1.68	2.8468	1.68	1.60	23.8880	1.60	
15.30	4.9446	1.70	0.92	2.6758	0.92				
16.30							21.9554	1.32	
17.30	4.1047	1.48	0.65	2.3676	0.65				
19.00			0.35	2.3676	0.35				

Tabla 12. Cursos diarios de velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción (VPC x AEC) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ); en 4 de las especies estudiadas durante la estación húmeda. (Julio, 1983 ).

Hora	<i>B. classifolia</i>		<i>C. americana</i>		<i>G. catuto</i>		<i>C. moschata</i>	
	VPC x AEC ( $\text{cm}^3 \text{s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	VPC x AEC ( $\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	VPC x AEC ( $\text{cm}^3 \text{s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	VPC x AEC ( $\text{cm}^3 \text{s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)
10.00	0.81	0.90	-	-	1.64	1.33	1.79	1.90
11.30	1.1795	1.05	0.51	1.80	1.90	1.60	2.3463	2.10
13.00	1.289	1.27	0.58	1.90	2.00	1.75	2.5061	2.27
14.30	1.0781	1.20	0.51	1.83	1.73	1.63	3.4651	1.93
16.00	1.0298	1.17	0.47	1.60	1.73	1.57	3.2391	1.77
17.00	1.0072	1.20	0.40	1.40	1.61	1.37	3.1704	1.40
18.00	0.5148	0.33	0.39	1.00	1.39	1.03	2.7594	0.93

Tabla 13. Cursos diarios de velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción (VPC x AEC) y potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), en 3 de las especies estudiadas durante la estación seca (Marzo, 1983).

Hora	<i>B. chassifolia</i>			<i>C. americana</i>			<i>C. moschata</i>		
	VPC x AEC ( $\text{cm}^3 \text{ s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	VPC x AEC ( $\text{cm}^3 \text{ s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	VPC x AEC ( $\text{cm}^3 \text{ s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	VPC x AEC ( $\text{cm}^3 \text{ s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	
7.30	0.9857	0.18							
8.00					2.2747	0.62			
8.30			0.3786	0.68	2.3099	0.82			
9.30	1.0377	1.15	0.3987	1.12					
10.30					2.3099	1.26			
11.30	1.0952	1.68	0.4182	1.10	2.3463	1.68			
13.30	1.0697	1.72	0.3446	1.68	2.3840	1.60			
15.30	1.0866	1.70	0.3239	0.92					
16.30					2.1911	1.32			
17.30	0.9020	1.48	0.2866	0.65					
19.00			0.2866	0.35					

Figura 19. Relación entre potencial hídrico y (a) velocidad de pulso de calor, (b) velocidad de pulso de calor por área basal y (c) velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción, para *B. crassifolia* durante la época húmeda (junio, 1983) y época seca (marzo, 1983).

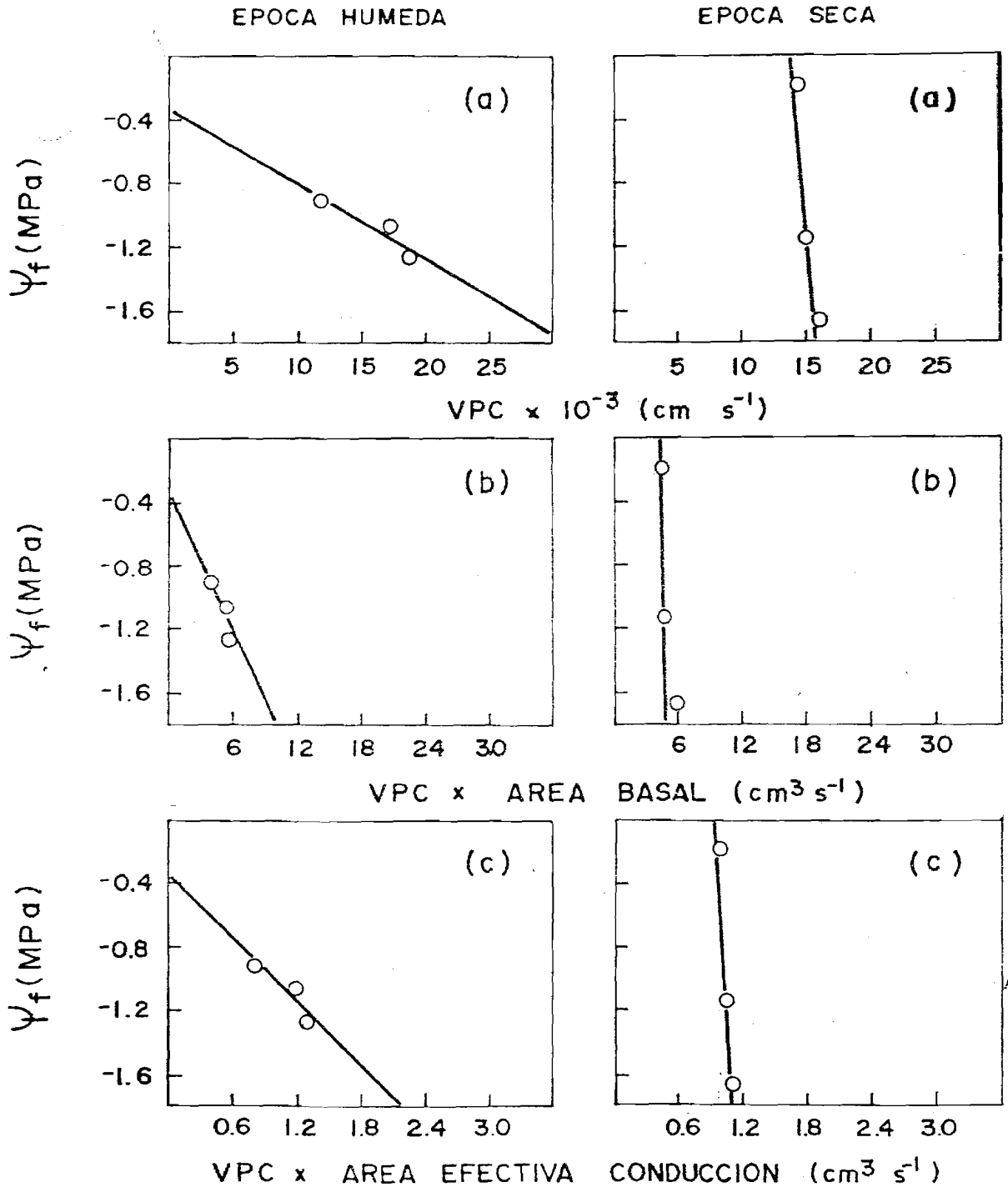
B. crassifolia

Figura 20. Relación entre potencial hídrico y (a) velocidad de pulso de calor, (b) velocidad de pulso de calor por área basal y (c) velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción, para *C. moschata*, durante la época húmeda (junio de 1983) y época seca (marzo de 1983).

C. moschata

EPOCA HUMEDA

EPOCA SECA

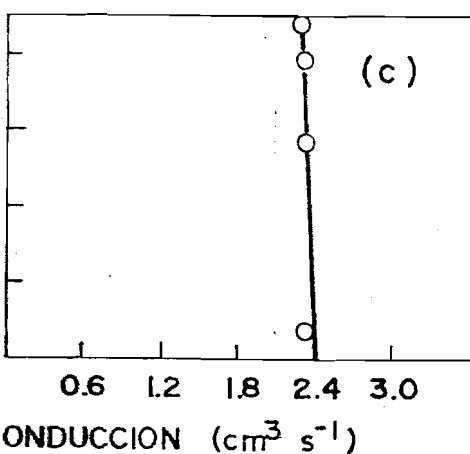
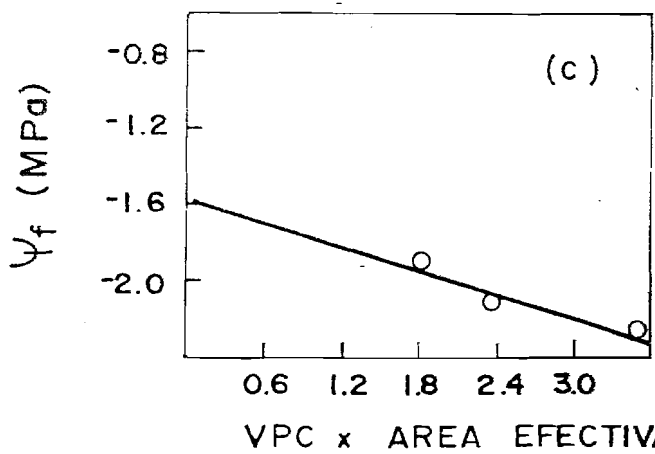
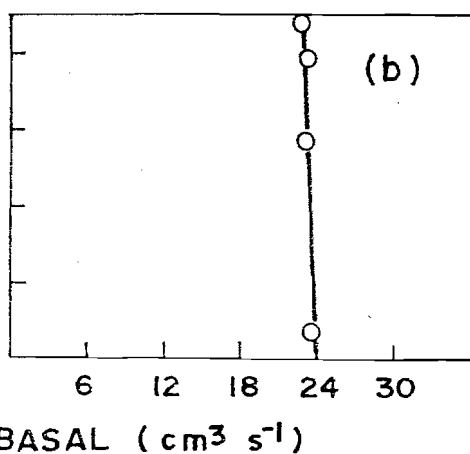
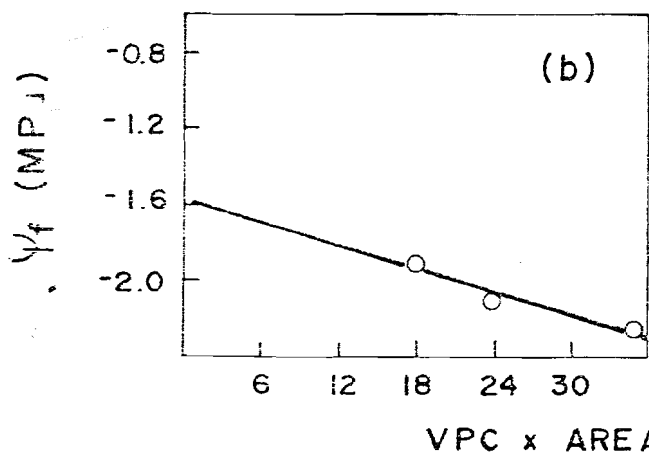
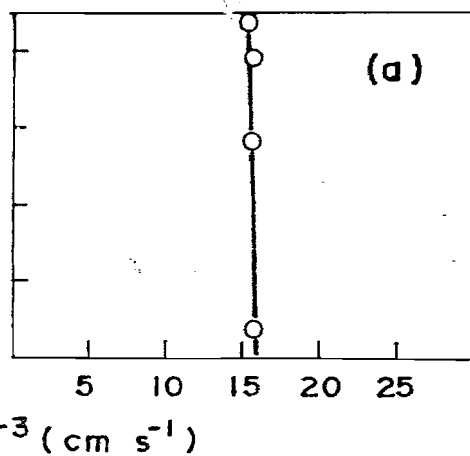
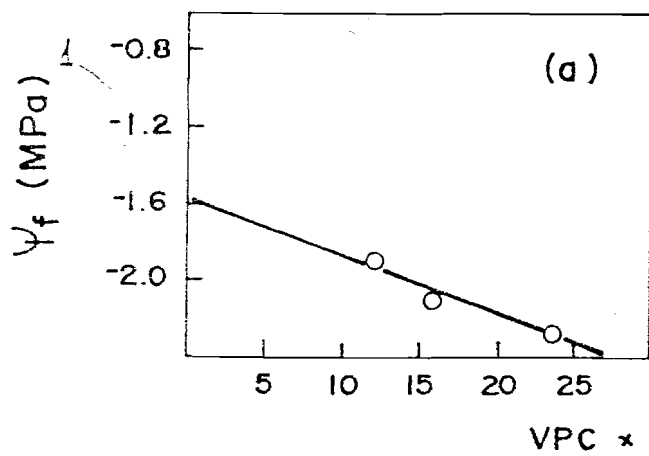


Figura 21. Relación entre potencial hídrico y (a) velocidad de pulso de calor, (b) velocidad de pulso de calor por área basal y (c) velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción, para *C. americana*, durante la época húmeda (junio de 1983) y época seca (marzo de 1983); y para *G. caruto*, durante la época húmeda (junio de 1983).

C. americanaG. caruto

EPOCA HUMEDA(O)+ EPOCA SECA(●)

EPOCA HUMEDA (O)

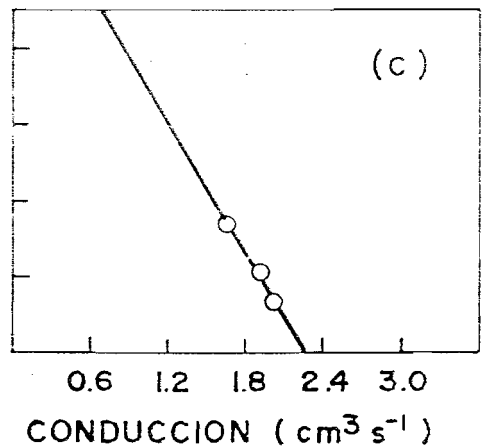
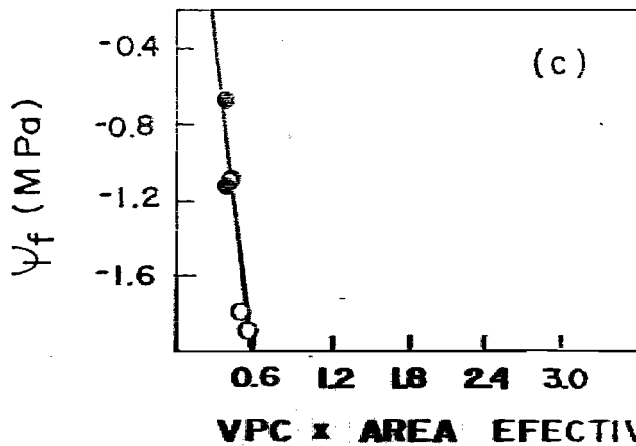
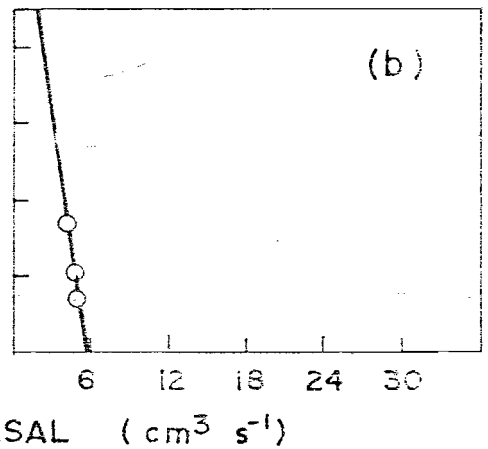
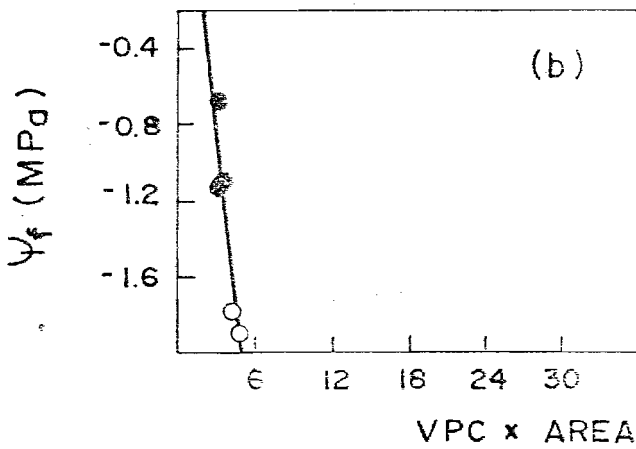
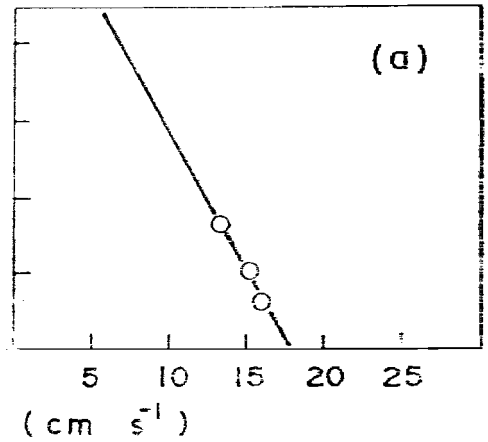
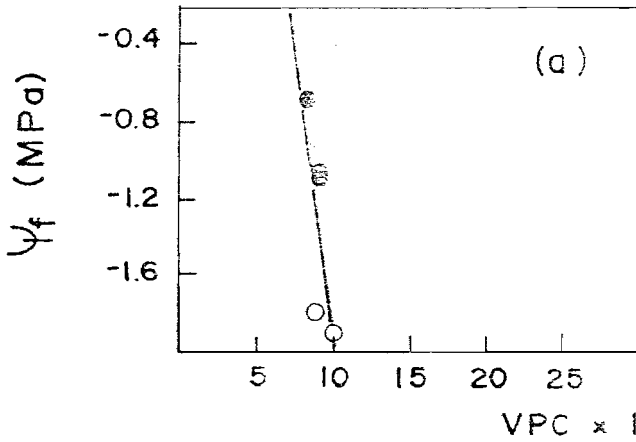


Tabla 14. Relación potencial hídrico ( $\psi_f$ ) y velocidad de pulso de calor (VPC) durante la época húmeda (EH) y época seca (ES). Se incluye el ajuste de una función lineal y una función exponencial.  $r$  es el coeficiente de correlación respectivo.

Especie	Regresión lineal		Regresión exponencial	
	Función	$r$	Función	$r$
<i>B. classifolia</i>	EH $Y = -0.32 - 47.28x$	- 0.92	$Y = 2.06 e^{-51.46x}$	-0.89
	ES $Y = 12.88 - 921.24x$	- 0.97	$Y = 1.02 \times 10^7 e^{-1.08637x}$	-1.00
<i>C. mosehata</i>	EH $Y = -1.57 - 30.57x$	- 0.97	$Y = 1.61 e^{-34.29x}$	-0.98
	ES $Y = 39.98 - 2650.00x$	- 0.92	$Y = 1.54 \times 10^{10} e^{-1473.67x}$	-0.91
<i>G. catuto</i>	EH $Y = 0.59 - 145.05x$	- 0.99	$Y = 52.30 e^{-327.51x}$	-0.97
<i>C. americana</i>	EH $Y = -1.07 - 83.33x$	- 1.00	$Y = 32.25 e^{-57.762}$	-1.00
	ES $Y = 3.22 - 483.61x$	- 0.88	$Y = 46.51 e^{-441.34x}$	-0.87
<i>C. americana</i>	EH			
	+ ES	$Y = 3.91 - 583.52x$	- 0.75	$Y = 60.259 e^{-1314.72x}$

Tabla 15. Relación potencial hídrico ( $\psi_r$ ), y velocidad de pulso de calor por área basal (VPC x G) durante época húmeda (EH) y época seca (ES). Se incluye el ajuste de una función lineal y una función exponencial. r es el coeficiente de correlación respectivo.

Especie	Regresión Lineal		Regresión Exponencial	
	Función	r	Función	r
<i>B. crassifolia</i>	EH $Y = -0.32 - 0.15x$	-0.92	$Y = 2.07 e^{-0.16x}$	-0.90
	ES $Y = 13.16 - 2.99x$	-0.98	$Y = 1.19 \times 10^7 e^{-3.49x}$	-0.99
<i>C. moschata</i>	EH $Y = -1.57 - 0.02x$	-0.97	$Y = 1.62 e^{-0.02x}$	-0.98
	ES $Y = 33.16 - 1.48x$	-0.92	$Y = 3.55 \times 10^8 e^{-0.82x}$	-0.92
<i>G. caruto</i>	EH $Y = 0.58 - 0.46x$	-0.99	$Y = 51.67 e^{-1.05x}$	-0.97
<i>C. americana</i>	EH $Y = -1.07 - 0.17x$	-1.00	$Y = 30.89 e^{-1.17x}$	-1.00
	ES $Y = 3.28 - 1.29x$	-0.85	$Y = 48.73 e^{-1.18x}$	-0.84
<i>C. americana</i>	EH + $Y = 1.18 - 0.66x$ ES	-0.95	$Y = 133.83 e^{-1.49x}$	

Tabla 16. Relación potencial hídrico ( $\psi_F$ ) y velocidad de pulso de calor por área efectiva de conducción (VPC x AEC) durante la época húmeda (EH) y época seca (ES). Se incluye el ajuste de una función lineal y una función exponencial.  $r$  es el coeficiente de correlación respectivo.

Especie	Regresión lineal		Regresión exponencial	
	Función	$r$	Función	$r$
<i>B. crassifolia</i>	EH $Y = -0.33 - 0.68x$	-0.92	$Y = 2.06 e^{-0.74x}$	-0.89
	ES $Y = 13.16 - 13.62x$	-0.98	$Y = 1.18 \times 10^7 e^{-1.589x}$	-0.99
<i>C. moschata</i>	EH $Y = -1.57 - 0.21x$	-0.97	$Y = 1.62 e^{-0.23x}$	-0.98
	ES $Y = 33.16 - 14.83x$	-0.92	$Y = 3.55 \times 10^6 e^{-0.25x}$	-0.92
<i>G. caruto</i>	EH $Y = 0.55 - 1.14x$	-0.99	$Y = 48.24 e^{-2.59x}$	-0.97
	EH $Y = -1.07 - 1.43x$	-1.00	$Y = 31.21 e^{-9.90x}$	-1.00
<i>C. americana</i>	ES $Y = 3.28 - 10.66x$	-0.85	$Y = 48.93 e^{-9.72x}$	-0.84
	EH + $Y = 1.36 - 5.85x$	-0.95	$Y = 179.91 e^{-13.05x}$	
ES				

Los valores de *C.americana* para la época húmeda y seca se agruparon obteniendo así buenas correlaciones.

De acuerdo a los resultados presentados en las Tablas 14, 15 y 16, los datos para *B.crassifolia* y *G. caruto*, en la época húmeda, se ajustan mejor (mayor  $r$ ) a la ecuación de una recta; *C.americana* tiene valores de  $r$  igual para un ajuste lineal y exponencial, en cambio, los datos de *C.moschata* se ajustan mejor a una función exponencial, en la época húmeda. En la época seca, los datos de *B. crassifolia* presentan un  $r$  mayor con una función exponencial, e igual coeficiente de correlación para las dos funciones en las especies *C. moschata* y *C. americana*. Esta situación en época seca, coincide con los resultados de Meinzer et al (1983) y Goldstein et al (1983) para las especies de sabana.

Los resultados de *G. caruto* y *C. moschata* coinciden con los encontrados en los cursos diarios, al correlacionar potencial hídrico foliar y transpiración relativa, obteniendo una resistencia al flujo líquido constante al aumentar la tasa de transpiración.

Comparando las pendientes iniciales de las curvas (función lineal) por grupos de especies y sitios, en la época húmeda, en general los valores de resistencia hidráulica son mayores para las especies de mata que las de sabana, y los menores valores corresponden a las especies de bosque (excepto al comparar *C. americana* con *G. caruto*, siendo mayor en la primera, en la relación potencial hídrico con VPC por área efectiva de conducción, ver Tabla 16). Estos resultados coinciden con los encontrados en los cursos diarios relacionando  $\psi_f$  y transpiración relativa.

En la estación seca, los valores de resistencia hidráulica son mayores en *C. moschata* (ecosistema bosque de galería), que en las especies de sabana, sugiriendo que en época de mayor déficit hídrico las especies de sabana tienen una mayor eficiencia de conducción que las de bosque.

Existe en general, según los resultados de las Tablas 14, 15 y 16, una variación marcada en las resistencias hidráulicas de la época húmeda y seca. En todas las especies se produce un aumento marcado en la resistencia al disminuir la disponibilidad de agua en el suelo.

Analizando solamente los resultados de la Tabla 16, se observa que *B. trassifolia* aumenta su resistencia de 0.68 a 13.62 MPa s cm<sup>-3</sup>, *C. americana* de 1.43 a 10.66 MPa s cm<sup>-3</sup>, y *C. moschata* de 0.21 a 14.83 MPa s cm<sup>-3</sup>, siendo mayor el aumento en esta última especie.

En general, los resultados encontrados en este estudio son muy inferiores a los encontrados para especies de clima templado como *Pinus resinosa*,  $0.2 \times 10^7$  MPa s m<sup>-3</sup>, (Waggoner y Turner, 1971) y *Picea sitchensis*,  $1.0 \times 10^7$  MPa s cm<sup>-3</sup> (Hellkvist, et al, 1974).

Esto sugeriría una mayor eficiencia en los elementos de conducción en las especies de clima tropical, consideradas en este estudio.

#### E. CONDUCTIVIDAD HIDRAULICA ESPECIFICA

Para comprender otros aspectos de la capacidad de conducción de agua en el xilema (eficiencia del xilema) se midió la conductividad hidráulica, expresada por cantidad de hojas abastecidas (ésto último expresado en peso seco, peso fresco y área foliar).

En la Tabla 17, se observan los resultados, para todas las especies estudiadas, de conductividad hidráulica expresada por unidad de peso fresco, peso seco y área foliar.

Los resultados indican que los mayores valores de conductividad lo tienen las especies de sabana, posteriormente se encuentran las especies de bosque y finalmente las de mata.

Las resistencias hidráulicas (inverso de conductividad hidráulica), comparando las especies de sabana y mata, son menores en *B. crassifolia* y *C. americana* lo que sugiere una mayor eficiencia de conducción en el xilema de estas especies. Estos resultados concuerdan con los obtenidos de resistencia hidráulica relacionando potencial hídrico foliar y transpiración relativa, donde las especies de sabana tienen menores valores de resistencia hidráulica que las de mata, o sea una mayor eficiencia de conducción.

De la misma forma, estos resultados coinciden con los obtenidos, en época húmeda, al relacionar potencial hídrico foliar con velocidades de pulso de calor.

Por otro lado, los resultados en la Tabla 17, indican menores resistencias en las especies de sabana que las de bosque, lo que está de acuerdo con los resultados obtenidos para época seca, relacionando potencial hídrico foliar y velocidad de pulso de calor, no así con los obtenidos relacionando potencial hídrico foliar y transpiración relativa, en este caso son menores los valores de resistencia para las especies de bosque que los de sabana.

Tabla 17. Conductividad hidráulica expresada por peso fresco (1) peso seco (2) y área foliar (3)  $\pm$  el error standar de la media.

Especie	(1) ml/h/g	(2) ml/h/g	(3) ml/h/cm <sup>2</sup>
<i>B. crassifolia</i>	49.02 $\pm$ 7.82	170.17 $\pm$ 27.13	1.47 $\pm$ 0.24
<i>C. americana</i>	34.21 $\pm$ 8.63	84.47 $\pm$ 21.32	0.47 $\pm$ 0.14
<i>C. moschata</i>	30.37 $\pm$ 6.22	60.49 $\pm$ 12.4	0.48 $\pm$ 0.29
<i>M. guianensis</i>	22.98 $\pm$ 7.78	53.55 $\pm$ 18.15	0.28 $\pm$ 0.10
<i>G. caruto</i>	6.32 $\pm$ 0.48	18.20 $\pm$ 1.39	0.20 $\pm$ 0.02
<i>C. vitifolium</i>	5.86 $\pm$ 0.33	16.04 $\pm$ 1.04	0.10 $\pm$ 0.00

## DISCUSION

El movimiento del agua a través del continuo suelo-planta-atmósfera, puede ser descrito haciendo una analogía con la Ley de Ohm (Van den Honert, 1948). El sistema vendría a ser la sumatoria de resistencias y flujos a través de varios compartimientos y el movimiento del agua estaría gobernado por el gradiente de potencial hídrico y la magnitud de las resistencias que son encontradas en el continuo.

El flujo de agua es una característica importante de ese continuo suelo-planta-atmósfera para comprender las relaciones hídricas de las plantas y existen numerosos métodos para medirlo. Es posible inyectar un colorante en el tallo como por ejemplo fluorocromos y ver que tan lejos se ha movido el colorante. Sin embargo, el método no es muy confiable y la razón más importante es que la inyección de un colorante altera drásticamente la magnitud del gradiente de presión. Otro método utilizado es el uso de sales, por ejemplo una solución de NaCl, como indicador (Lundegardh, 1954); la desventaja de este método es que los vasos conductores pueden ser dañados, ya sea al inyectar el indicador o al medir la cantidad de agua, causando una alteración significativa del continuo suelo-planta-atmósfera. Klemm y Klemm (1964), utilizaron trazadores radioactivos (isotopos  $^{32}\text{P}$ ) para mediciones continuas de velocidad de flujo y Jordan y Kline (1977), usaron el método de agua tritiada. El uso de componentes radioactivos para marcar el flujo de agua tiene algunas ventajas y actualmente es muy utilizado, pero tiene la desventaja que produce solo valores relativos, ya que no es fácil determinar correctamente el tiempo de la primera aparición de los compuestos radioactivos en un cierto punto seleccionado a lo largo del tallo.

Todas las técnicas descritas anteriormente, tienen la desventaja común que compuestos extraños son inyectados en la planta y usualmente dañan el tallo en el punto de inyección o en el punto de detección.

Un método más adecuado y elegante de medición de flujo de agua es aquel que utiliza calor como un trazador y este procedimiento es el que ha sido utilizado en nuestro estudio. Este método fue originalmente descrito por Huber (1932) y

Huber y Schmidt (1937).

Inapropiada aplicación de la teoría del transporte del calor (determinaciones de flujo usando un pulso de calor como un trazador están basadas en la solución de la ecuación de calor convectivo), dificultades técnicas y problemas de muestreo son las más importantes razones en la subestimación o sobreestimación de tasas de flujo, determinadas por muchos investigadores. Marshall (1958) hizo interesantes consideraciones teóricas del método y Cohen et al (1981) hicieron ajustes empíricos a la teoría y simplificaron la instrumentación de manera de hacerla más adecuada para operar bajo condiciones de campo.

Las ventajas de este método (mediciones instantáneas, prácticamente no existe daño en la planta, precisión en la estimación, etc.), frente a los mencionados anteriormente nos llevaron a diseñar y construir un sistema de medición de tasas de flujo, basado en el método termoeléctrico apropiado para realizar mediciones de campo.

Otra característica importante en el estudio de las relaciones hídricas de las plantas es la resistencia al flujo de agua en fase líquida, (resistencia hidráulica). La resistencia en una planta al flujo de agua puede ser convenientemente subdividida en un número de resistencias parciales conectadas en serie, usando la analogía con el flujo de corriente a través de un conductor (Vanden Honert, 1948). Tres metodologías han sido utilizadas para medir resistencias de la planta; un primer método ha sido empleado bajo condiciones de laboratorio, midiendo flujos de agua total y gradientes de potencial hídrico en pequeñas plantas cortadas (Boyer, 1974; Newman, 1973; Stone y Stone, 1975). Una segunda metodología consiste en medir potencial hídrico in situ de varias formas y densidad de flujo transpiracional (Hellkvist, et al, 1974; Whitehead et al, 1981; Goldstein et al, 1983; Meinzer et al, 1983). Finalmente, Landsberg

et al (1976), Roberts (1976, 1977) y Running (1980), han utilizado árboles cortados al nivel del suelo para medir resistencias al flujo.

Las desventajas del tercer método son obvias ya que es impráctico trabajar con especies arbóreas de tamaño mediano a grande y es un método destructivo. Una desventaja común al primer y tercer método es que los valores de resistencia hidráulica probablemente no van a reflejar los que tendrían las plantas in situ, por lo que lo haría poco adecuado para analizar el efecto de este parámetro en los mecanismos de regulación del balance hídrico en especies creciendo en distintas condiciones, por ejemplo de disponibilidad de agua en el suelo.

#### CARACTERISTICAS HIDRAULICAS Y ANATOMICAS DEL SISTEMA DE CONDUCCION

En nuestro trabajo hemos utilizado tres métodos de cálculo de resistencia hidráulica, que difieren únicamente en la forma de estimar el flujo de agua. En el primer método se hicieron mediciones en el campo de  $\psi_f$  y densidad de flujo transpiracional como un estimado de flujo, los valores de DFT, fueron transformados en valores de transpiración total por individuo ponderando por un valor arbitrario en una escala de 1 a 10 que reflejara el área foliar total de cada una de las especies, de manera de hacer comparables los resultados de resistencia en las especies consideradas; este método estaría sujeto a mayores errores experimentales, debido a la ponderación realizada.

Un segundo método, es el que estima tasas de flujo a partir de valores de velocidad de pulso de calor. Las medidas lineales de VPC, fueron transformadas en medidas volumétricas, midiendo el área basal de los árboles y el área efectiva de conducción (ésta última a partir del diámetro de los vasos y el número de vasos por  $\text{mm}^2$ , en el xilema). Una metodología semejante fue utilizada por Hellkvist et al, 1974 y Heine, 1971, los cuales expresaron el flujo por el área de sección transversal del tallo a 1.30 m de altura.

Un tercer método, realizado en condiciones de laboratorio, es el que mide conductividad hidráulica específica (su inverso sería la resistencia hidráulica) en secciones de tallo, que es una medida de la eficiencia de los elementos de

conducción y la cual depende del lugar del cual provenga la sección de tallo.

A pesar de las diferencias en las formas de estimar el flujo, es posible comparar los valores de resistencia medidos por los diversos métodos utilizados.

Existen claras coincidencias para los tres grupos de especies estudiados en los valores de resistencia calculados a partir de la relación entre  $\psi$  y transpiración relativa con los obtenidos a partir del método de pulso de calor. (Apéndice F, Tabla 1). Los resultados de conductividad hidráulica específica para las especies de bosque y sabana no coinciden totalmente con los dos métodos anteriores probablemente debido a que estas mediciones como hemos dicho anteriormente dependen de la posición y características de la sección de tallo utilizada. Sin embargo, al comparar especies de mata y sabana, la coincidencia es completa teniendo en cuenta los tres métodos utilizados.

Los valores de resistencia hidráulica son mayores para las especies de mata que los obtenidos para las especies de sabana. Aparentemente los menores valores de resistencia hidráulica en las especies de sabana podría ser una adaptación para mantener altos flujos de agua. Los mayores valores de potencial hídrico al amanecer (Figura 5 y 6) y la mejor recuperación en la tarde cuando la tasa de transpiración disminuye (Apéndice A, Figura 1 y 2) en las especies de sabana, refuerzan las diferencias en las relaciones hídricas de estos grupos de especies. El significado adaptativo de altas tasas de flujo en árboles de sabana va a ser analizado más adelante. Los menores valores de resistencia hidráulica, sin tener en cuenta las estimaciones de conductividad específica, corresponden a las especies de bosque de galería, probablemente estas especies requieren mayores flujos de agua volumétrica para abastecer una gran área foliar. Recuérdese que las especies en bosque de galería tienen un área foliar aproximadamente 5 a 6 veces mayores que las otras especies estudiadas.

Hellkvist et al (1974) reportaron que los valores de resistencia para *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. y otras coníferas de clima templado fueron mucho mayores que aquellos reportados para especies de porosidad difusa y concéntrica y que los valores reportados para plantas herbáceas. Nuestros resultados mues

tran que las resistencias en los tres grupos de especies estudiados son inferiores a aquellos reportados para coníferas templadas, por Hellkvist et al. Si utilizamos el término resistencia relativa, como una forma de comparar la eficiencia de los elementos de conducción en diferentes especies (Heine, 1971 citado por Whitehead et al, 1981), tentativamente podemos concluir que los menores valores de resistencia hidráulica encontrados en los tres grupos estudiados, comparadas con las coníferas de clima templado, se debe a una mayor eficiencia de conducción en el xilema de esas plantas.

Resultados similares a los obtenidos en este trabajo fueron encontrados por Whitehead et al (1981) para *Gmelina arborea* Roxb y *Tectona grandis* L.f., en Nigeria, árboles cultivados de gran valor comercial en regiones tropicales.

Es importante señalar la relación que existe entre los valores de resistencia hidráulica y algunas características anatómicas de las especies. Los valores de resistencia dependen de las variaciones en el diámetro de los vasos. (Zimmerman, 1978). Comparando las especies de mata y sabana, se observa que la resistencia hidráulica es mayor en las especies con menor diámetro de vasos (*G. caruto*) coincidiendo con predicciones de Zimmerman (1978) y Carlquist (1975). La especie que tiene diámetro de vasos más grandes (227  $\mu$ ), es *C. moschata* y es la que tiene menores valores de resistencia hidráulica. Los diámetros de vasos mayores en *C. moschata* podrían ser de valor adaptativo para esta especie, de gran área foliar y que requiere rápida conducción de grandes volúmenes de agua por unidad de tiempo (menor resistencia hidráulica).

Zimmerman (1978), midiendo conductividad hidráulica específica en *Acer saccharum*, encontró valores más altos en partes del árbol en que los diámetros de los vasos fueron mayores.

El significado de la longitud de los elementos de vaso, no está claro. El aparente valor de elementos de vaso más cortos es su resistencia estructural a presiones negativas fuertes, en las columnas de agua del xilema (Carlquist, 1975). Es interesante observar que *C. moschata*, que es la especie con elementos de vaso más cortos es además la especie que alcanza valores más negativos de  $\psi_f$  en época húmeda.

## CURVAS DE PRESION-VOLUMEN Y MECANISMOS DE EVASION Y TOLERANCIA

Se encontraron coincidencias interesantes al analizar algunos parámetros obtenidos de las curvas presión-volumen. Estas coincidencias permitirían explicar algunas adaptaciones fisiológicas de las plantas estudiadas a sitios con menor disponibilidad de agua en el suelo y períodos de alta demanda evaporativa.

La disminución estacional en el  $\psi_0$  (sat), acompañado de un aumento en el número de osmoles de soluto por peso seco, fue observado solamente en *M. guianensis*, como una respuesta adaptativa de esta especie a períodos con menor disponibilidad de agua en el suelo. Esta disminución en el  $\psi_0$  (sat) (para mantener un alto  $\psi_p$ ), en respuesta a suelos con menor disponibilidad de agua es claramente un ajuste osmótico activo. Las especies de sabana no exhibieron ajuste osmótico durante la época seca debido a que tienen abundante agua disponible a profundidad durante todo el año.

Conclusiones interesantes sobre estrategias de resistencia a la sequía (evasión y tolerancia) se obtuvieron con los valores de módulos de elasticidad. Una planta con células de paredes elásticas (menor valor de  $\epsilon$ ), puede mantener un mayor  $\psi_f$  y  $\psi_p$ , a un cierto contenido relativo de humedad, que una planta con células de paredes rígidas (mayor valor de  $\epsilon$ ). Estas últimas pierden turgor rápidamente cuando el agua es eliminada de los tejidos foliares y por lo tanto experimentan pérdidas de turgor a un valor de retención de humedad,  $V_p/V_0$  más alto. (Parker, 1980).

Ambos tipos de elasticidad (células elásticas y rígidas) pueden jugar papeles diferentes en las estrategias de resistencia a déficit hídricos. Potenciales hídricos muy negativos son evitados en hojas con células de paredes elásticas debido a que disminuyen la tasa de pérdida de turgor ya que cambios en el  $\psi_f$  están mayormente controlados por cambios en el potencial de turgor. Las hojas con células de paredes rígidas experimentan una rápida disminución en el  $\psi_p$  y  $\psi_f$  con cambios en el contenido relativo de humedad de los tejidos foliares y un mayor gradiente de potencial hídrico entre el suelo y la planta puede ser mantenido en un alto contenido relativo de agua, resultando en poten -

cialmente una mayor capacidad de absorción de agua del suelo que en las especies de paredes celulares elásticas. Por lo tanto una alta elasticidad de tejidos foliares es una característica de plantas evasoras a la sequía, opuesto a tolerantes a la sequía que tienen paredes celulares rígidas. Nuestros resultados indican que teniendo en cuenta las características de las paredes celulares, las especies de sabana, son típicamente tolerantes a la sequía (altos valores de  $\epsilon$ ) y las especies de mata evasoras de sequía (bajos valores de  $\epsilon$ ).

Las características contrastantes de las especies de sabana y mata como resultado de su diferencia en la elasticidad de tejidos es ilustrada mejor en las figuras 11(c) y 12(c), correspondientes a *B. crassifolia* y *G. caruto*, respectivamente. A un volumen de agua extraído ( $V_e$ ) de  $0.3 \text{ cm}^3$ , *B. crassifolia* tiene un  $\psi_f$  de aproximadamente  $-2.2 \text{ MPa}$  y *G. caruto* de  $-0.8 \text{ MPa}$  aproximadamente. Como consecuencia de estas diferencias, *B. crassifolia* tiene mucha mayor capacidad para observar agua del suelo que *G. caruto*, por el mayor gradiente de potencial hídrico entre la planta y el suelo que se establece a igualdad de  $V_e$  y por un sistema radicular más profundo en las especies de sabana. Por otro lado *G. caruto* tiene un  $\psi_p$  de  $1.08 \text{ MPa}$ , mientras en *B. crassifolia* fue de  $0.6 \text{ MPa}$  al mismo valor de  $V_e$  anteriormente indicado. Esto muestra la mayor sensibilidad de la presión de turgor al disminuir el contenido relativo de humedad (aumento de  $V_e$ ) en *B. crassifolia*. Estas diferencias en adaptaciones a la sequía, son consistentes con las preferencias de sitio de estas especies *G. caruto* y *C. vitifolium* de paredes elásticas y hábito decíduo se encuentran en islas forestales (matas) las cuales pueden estar asociadas a la presencia de una alta napa freática o suelos con mayor capacidad de retención de humedad y también esporádicamente se encuentran en bosques de galería con un abastecimiento extra de agua en época seca. Las especies de sabana siempre verdes con un sistema radicular profundo y de paredes celulares rígidas se encuentran en el área de estudio en suelos con menor capacidad de retención de humedad.

Estas adaptaciones contrastantes encontradas en las especies que hemos estudiado, son similares a las reportadas para *Ilex opaca* (siempre verde de pare -

des celulares rígidas) y *Acer rubrum* (decídua de paredes celulares elásticas) por Roberts y Knoerr (1977) y para *Quercus alba* L. (paredes celulares rígidas) y *Quercus rubra* L. (paredes celulares elásticas) reportadas por Parker (1980) que ocupan los lugares más secos y más húmedos respectivamente de un gradiente de humedad edáfico.

Diferencias en el módulo de elasticidad, fue encontrado también comparando las especies de bosque de galería entre sí, teniendo *C. moschata* paredes celulares rígidas y *M. guianensis* células de paredes elásticas y sistema radicular profundo, exhibiendo esta especie en el campo altos valores de  $\psi_f$  y  $\psi_p$  y por lo tanto un gradiente de potencial hídrico entre el suelo y la planta mayor que *C. moschata*.

Otros parámetros obtenidos a partir de las curvas presión-volumen refuerzan el carácter de evasoras y tolerantes a la sequía de las especies estudiadas. Para que el síndrome de planta tolerante sea completo, especies que tienen tejidos foliares con paredes rígidas tendrían que tener puntos de pérdida de turgencia ( $\psi_0(tlp)$ ) y potenciales osmóticos de saturación ( $\psi_0(sat)$ ) más negativos que especies con tejidos foliares elásticos. En efecto en las especies decíduas de mata y en *M. guianensis* de bosque de galería, ambas evasoras de déficit hídricos los altos valores de  $\psi_f$  a un determinado contenido relativo de humedad (Figura 12 y 14) y las pérdidas de turgor a bajos valores de retención de humedad (tabla 5) características de especies con paredes elásticas van asociadas a altos valores relativos de  $\psi_0(sat)$  y  $\psi_0(tlp)$ . Por el contrario, especies tolerantes a la sequía como las de sabana presentan menores valores de  $\psi_0(sat)$  y  $\psi_0(tlp)$ , un menor  $\psi_f$  a un determinado contenido relativo de humedad y experimentan pérdidas de turgor a altos valores de retención de humedad ( $V_p/V_0$ ).

Es necesario destacar, el carácter decídúo de las especies de mata como otro mecanismo de resistencia (evasión) a sitios y épocas con desigual disponibilidad estacional de agua. El carácter decídúo de estas especies con sistema radicular más superficial les permite minimizar las pérdidas por transpiración durante el período del año menos favorable.

Los menores valores de resistencia hidráulica específica los tienen las especies con células de paredes rígidas y  $\psi_0$  (t1p) más negativos por lo tanto el mantenimiento de un fuerte gradiente de potencial hídrico entre el suelo y la planta va asociado a una menor resistencia al flujo de agua en fase líquida lo que les permitiría una mayor capacidad de absorción de agua del suelo. Por otro lado las especies de menor resistencia hidráulica son las que retienen en las hojas un mayor porcentaje de agua osmótica en el punto de plasmólisis incipiente.

Comparando resistencia hidráulica específica y  $\psi_0$  (t1p) de las especies de sabana y mata, los menores valores de resistencia en especies de sabana les permite a estas especies mantener un  $\psi_0$  (t1p) menor, en consecuencia estas especies pueden alcanzar menores valores de  $\psi_f$ , manteniendo una presión de turgor positiva.

#### MODELO INTEGRADO DE MECANISMOS DE REGULACION DE FLUJO DE AGUA

La combinación de ciertas características climáticas (alternancia de una estación húmeda y seca y una alta demanda evaporativa todo el año) y ciertas características edáficas (suelos bien drenados) en el área de estudio, originan limitantes ecológicas que tienen que ser resueltas por las especies arbóreas presentes en esta área a través de diferentes mecanismos morfofuncionales.

Debido a las complejas interrelaciones entre los varios aspectos analizados, se presentan diagramas de flujo separados para las especies de sabana (Figura 22) y las especies de "mata" (Figura 23) que intentan sintetizar los aspectos más importantes de los mecanismos y adaptaciones relacionados con la regulación del flujo de agua a lo largo del continuo suelo-planta-atmósfera.

Una de las consecuencias de las características climáticas y del suelo en la sabana estacional es la gradual desecación en profundidad del perfil del suelo durante la estación menos lluviosa. De esta forma, el agua está disponible en estratos de suelo relativamente profundos. *B. crassifolia* y *C. americana*, especies que poseen un sistema de raíces profundo y extendido podrán al

canzar esta humedad disponible en profundidad y así permanecer activas todo el año. Algunas consecuencias de esta disponibilidad adecuada de humedad en el suelo y su distribución vertical son indicadas en el diagrama de flujo (Figura 22).

Como el agua está disponible todo el año para especies con sistema radicular profundo un control estomático severo de la transpiración no es necesario a pesar de la alta demanda evaporativa existente. Así la conductancia foliar puede permanecer alta gran parte del día. El alto DPV y  $K_s$  determinan altas tasas de flujo transpiracional en árboles de sabana. Este alto flujo transpiracional puede inducir rápidas caídas de  $\psi_f$  y  $\psi_p$  debido a algunas propiedades del tejido foliar de las especies estudiadas como son poseer células de paredes rígidas (altos valores de módulo de elasticidad) y bajos valores de  $\psi_0$  ( $t_{lp}$ ). Las rápidas caídas en el  $\psi_f$  (pero siempre mantenidas sobre el  $\psi_0$  ( $t_{lp}$ )) originarían un fuerte gradiente de potencial hídrico entre el suelo y la planta favoreciendo una mayor capacidad de absorción de agua del suelo en estas especies de sabana y en consecuencia altos flujos de agua entre suelo y atmósfera. Por otra parte este flujo de agua es favorecido por la baja resistencia hidráulica expresada por área basal del árbol y baja resistencia hidráulica específica. Todas estas características sugieren que estas especies arbóreas son relativamente tolerantes a déficit hídricos a pesar del agua disponible en profundidad durante gran parte del año. Sin embargo, esta "tolerancia" estaría más vinculada a la necesidad de mantener altos gradientes de potencial hídrico y a la necesidad de transportar eficientemente el agua desde el suelo profundo hasta el sitio de evaporación en las hojas.

Bajo tales condiciones la magnitud del flujo de agua en el continuo suelo-planta-atmósfera podría permitir una mayor absorción de nutrientes presentes cerca de las raíces, en estos suelos de características muy oligotróficas.

Los árboles de mata por otro lado (Figura 23) poseen características fisiológicas y morfofuncionales muy diferentes a las de las especies de sabana. Son principalmente árboles deciduos por sequía, tienen un sistema radicular superficial, bajos valores de conductancia foliar y, resistencias hidráulicas

cas de su sistema de transporte de agua relativamente alta. Esto hace que sus tasas de transpiración sean relativamente bajas a pesar de la alta demanda evaporativa a la que estas especies están sometidas. Estas bajas ta sas de pérdidas de humedad por transpiración indudablemente retardan la disminución del potencial hídrico foliar y de turgor. Algunas características del tejido foliar como son poseer células de paredes elásticas (bajos valores de módulo de elasticidad) y altos valores de  $\psi_0$  (tlp), favorecerían este retardo y permitirían una fluctuación de potencial hídrico más amortiguada, es decir pequeños gradientes de potencial hídrico entre el suelo y hojas implicando baja capacidad de flujo y absorción de agua. Estas características sumadas a la pérdida estacional del follaje sugieren que en relación a los árboles de sabana las especies de mata son más evasoras a períodos de déficit hídrico en el suelo. Los suelos de las matas son además más ricos en nutrientes por lo que alta capacidad de absorción de agua y nutrientes no sería tan necesaria como en ecosistema de sabana.

El análisis de las especies de bosque de galería indica que *C. moschata* con un sistema radicular superficial y extendido, tiene valores de resistencia hidráulica bajos y de conductancia foliar y tasas de transpiración intermedios entre los de sabana y mata (muestra un débil control estomático). Las características de su tejido foliar indican que es una especie con células de paredes rígidas lo que podría provocar rápidas caídas de potencial hídrico y potencial de turgor.

En cambio *M. guianensis* con un sistema radicular relativamente profundo, tiene no solo valores de conductancia foliar y densidad de flujo transpiracional sino también resistencias hidráulicas específicas intermedios a los de las especies de sabana y mata.

Algunas propiedades del tejido foliar señalan que es una especie de paredes celulares elásticas y altos valores en el punto de pérdida de turgor.

Debido a que tienen en algunas cosas características intermedias no se elaboró un modelo integrado de mecanismos de regulación de flujo de agua, ni

esas características antes señaladas de las especies de bosque de galería fue ron organizadas en un diagrama de flujo. Sin embargo el diagrama de flujo pa ra las especies tolerantes a déficit hídricos sería relativamente aplicable a *C. moschata* y el diagrama de flujo para las especies evasoras sería relativa- mente aplicable a *M. guianensis*. Es interesante observar que estas dos espe- cies, que desde el punto de vista de la disponibilidad de agua en el suelo y fenología (ya que son brevidecíduas) son intermedias a las de mata (decíduas) y sabana (siempre verdes), poseen características intermedias de resistencia hidráulica específica y densidad de flujo transpiracional.

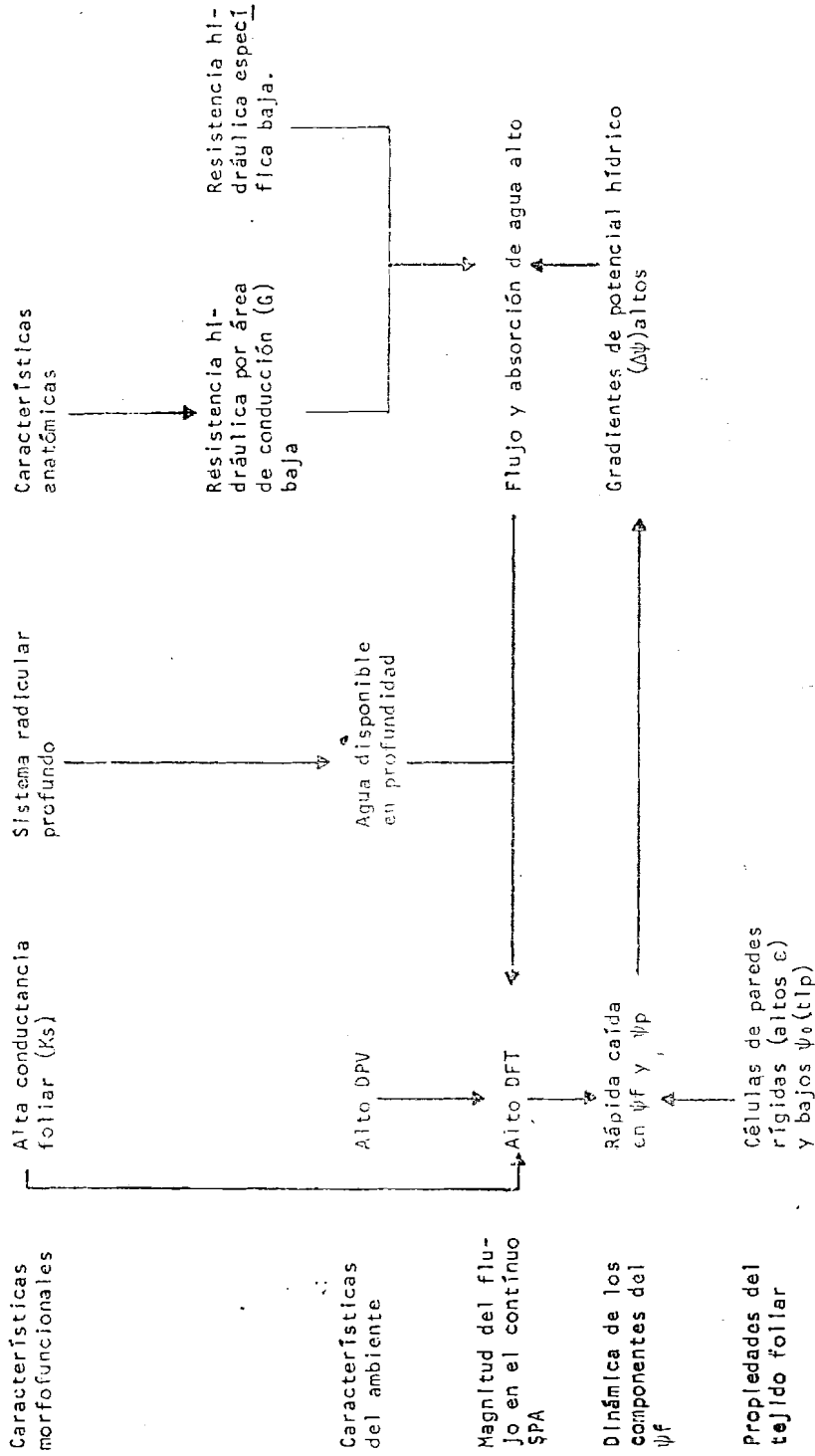


Figura 22. Especies Tolerantes a Déficit Hídricos

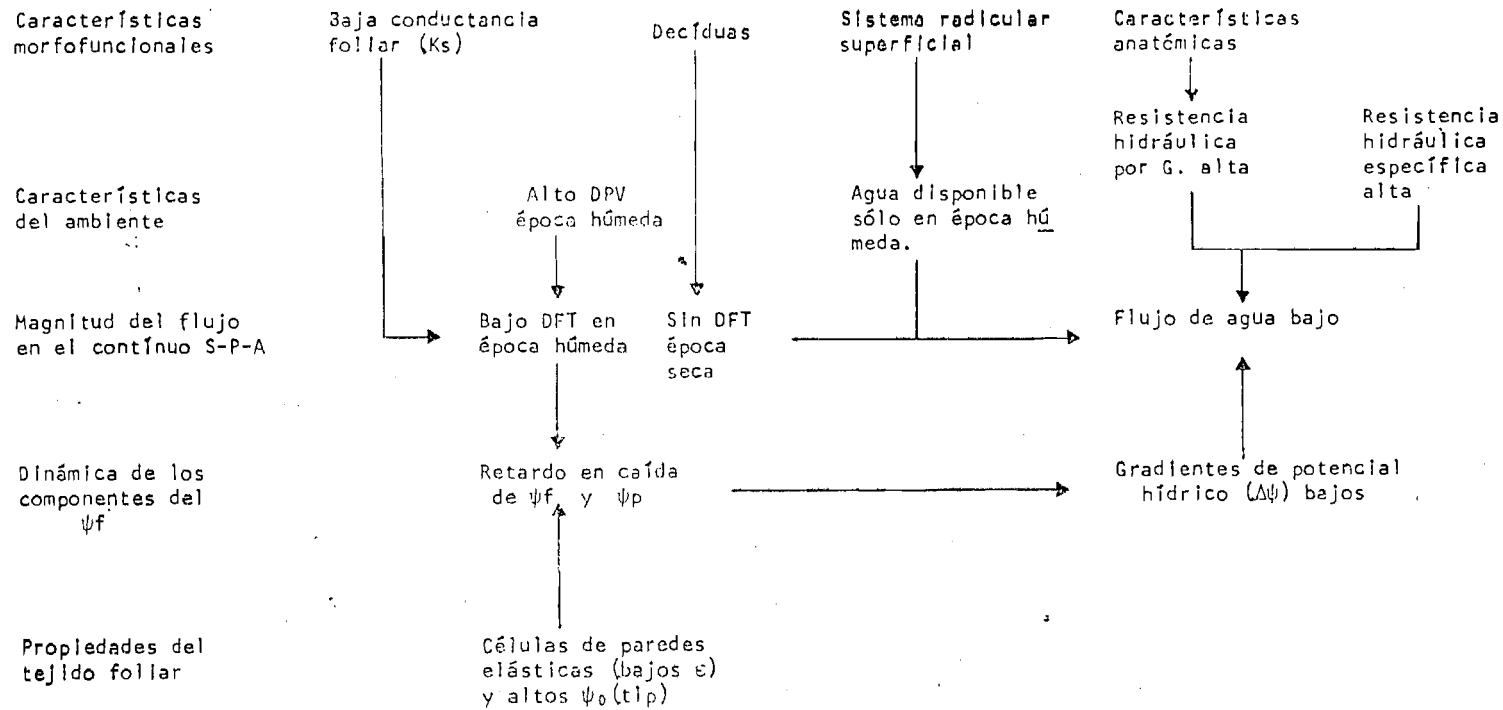


Figura 23. Especies evasoras a déficit hídricos

APENDICE A  
RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPECIES  
EN EL CAMPO

Tabla 1. Curso diario en C. americana de temperatura del aire (t<sup>a</sup>), humedad relativa (HR), conductancia foliar (KS), densidad de flujo transpiracional (DFT) potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Septiembre 1982.

Hora	t <sup>a</sup> (°C)	HR (%)	KS <sub>f</sub> (cm S <sup>-1</sup> )	DFT (µg cm <sup>-2</sup> S <sup>-1</sup> )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.4	
8	25.4	89.6	0.294	0.451	0.76	0.21
10	28.9	84.3	1.320	7.396	1.29	0.79
12	31.3	73.3	1.211	6.105	1.85	0.68
14	31.3	74.0	0.863	4.154	1.80	0.65
16	28.9	78.9	0.637	2.401	1.37	0.51
18	27.2	89.6	0.249	0.154	0.75	0.07
19					0.49	

Tabla 2. Curso diario en *B. massifolia* de temperatura del aire ( $t^{\circ}a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar (KS), densidad de flujo transpiracional (DFT) potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Septiembre 1982.

Hora	$t^{\circ}a$ ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	KS <sub>1</sub> ( $cm\ S^{-1}$ )	DFT ( $\mu g\ cm^{-2}\ S^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.10	
8	25.4	89.6	0.270	0.662	0.48	0.34
10	28.9	84.3	0.821	6.661	1.16	1.16
12	31.3	73.3	1.061	10.164	1.46	1.46
14	31.3	74.0	0.741	4.160	1.52	0.76
16	28.9	78.9	0.383	1.899	0.88	0.68
18	27.2	89.6	0.161	0.037	0.46	0.01
19					0.25	

Tabla 3. Curso diario en *O. camuto* de temperatura del aire ( $t^{\circ}a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar (KS), densidad de flujo transpiracional (DFT) potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Septiembre 1982.

Hora	$t^{\circ}a$ ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	KS $^{-1}$ ( $cm\ S^{-1}$ )	DFT ( $\mu g\ cm^{-2}\ S^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.59	
8	25.4	89.6	0.232	0.355	0.73	0.21
10	28.9	84.3	0.414	0.684	0.89	0.21
12	31.3	73.3	0.463	2.704	1.26	0.80
14	31.3	74.0	0.333	0.411	1.85	0.12
16	28.9	78.9	0.194	0.537	1.21	0.36
18	27.2	89.6	0.120	0.007	0.80	0.07
19					0.70	

Tabla 4: Curso diario en *C. vitifolium* de temperatura del aire ( $t^{\circ}a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar (KS), densidad de flujo transpiracional (DFT) potencial hídrico foliar ( $\psi_p$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Septiembre 1982.

Hora	$t^{\circ}a$ ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	KS <sub>1</sub> ( $cm\ S^{-1}$ )	DFT ( $\mu g\ cm^{-2}\ S^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.28	
8	25.4	89.6	0.218	0.334	0.55	0.21
10	28.9	84.3	0.401	1.188	0.67	0.40
12	31.3	73.3	0.448	3.508	0.95	1.09
14	31.3	74.0	0.331	1.335	1.19	0.53
16	28.9	78.9	0.199	0.551	0.94	0.36
18	27.2	89.6	0.156	0.010	0.76	0.07
19					0.60	

Tabla 5. Curso diario en *C. moschata* de temperatura del aire ( $t^{\circ}a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar (KS), densidad de flujo transpiracional (DFT) potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Septiembre 1982.

Hora	$t^{\circ}a$ ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	KS <sub>1</sub> ( $cm\ s^{-1}$ )	DFT ( $\mu g\ cm^{-2}\ s^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (MPa)
7					0.45	
8	24.2	77.6	0.347	1.931	1.06	0.77
10	26.8	77.4	0.419	2.355	1.62	0.78
12	28.4	69.6	0.682	5.051	1.88	1.02
14	29.2	65.0	0.411	2.366	1.70	0.77
16	27.2	70.6	0.267	1.672	1.50	0.85
18	26.1	82.7	0.032	0.008	0.56	0.32
19					0.41	

Tabla 6. Curso diario en *M. guianensis* de temperatura del aire ( $t^{\circ}a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar (KS), densidad de flujo transpiracional (DFT) potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Septiembre 1982.

Hora	$t^{\circ}a$ ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	KS <sub>-1</sub> ( $cm\ S^{-1}$ )	DFT <sub>-2S-1</sub> ( $\mu g\ cm^{-2}\ S^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.10	
8	24.2	77.6	0.196	1.347	0.27	0.96
10.	26.8	77.4	0.353	2.972	0.55	1.19
12	28.4	69.6	0.497	6.564	0.64	1.88
14	29.2	65.0	0.229	1.874	0.57	1.12
16	27.2	70.6	0.169	1.222	0.36	1.00
18	26.1	82.7	0.038	0.009	0.32	0.32
19					0.21	

Tabla 7 . Curso diario en *C. americana* de temperatura del aire ( $t^{\circ}a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar (KS), densidad de flujo transpiracional (DFT) potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV).  
Febrero, 1983.

Hora	$t^{\circ}a$ ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	KS <sub>1</sub> ( $cm\ S^{-1}$ )	DFT ( $\mu g\ cm^{-2}\ S^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.30	
8	24.0	77.0	0.142	0.585	0.65	0.56
10	24.2	80.2	0.425	2.454	0.68	0.84
12	26.4	67.4	0.494	4.165	1.26	1.22
14	31.0	59.4	0.546	6.814	1.16	1.94
16	29.8	60.8	0.289	2.967	0.98	1.43
18	27.3	66.3	0.075	0.617	0.62	1.13
19					0.46	

Tabla 8 : Curso diario en *B. crassifolia* de temperatura del aire ( $t^{\circ}a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar (KS), densidad de flujo transpiracional (DFT) potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Febrero, 1983.

Hora	$t^{\circ}a$ ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	KS $_{-1}$ ( $cm\ S^{-1}$ )	DFT $^{-2}$ $^{-1}$ ( $\mu g\ cm^{-2}\ S^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.38	
8	24.0	77.0	0.175	0.706	0.79	0.55
10	24.2	80.2	0.345	1.455	0.82	0.56
12	26.4	67.4	0.498	4.128	1.48	1.15
14	31.0	59.4	0.336	3.531	1.81	1.39
16	29.8	60.8	0.370	3.274	1.82	1.22
18	27.3	66.3	0.080	0.634	0.65	1.10
19					0.53	

Tabla 9 : Curso diario en *C. moschata* de temperatura del aire ( $t^{\circ}a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar (KS), densidad de flujo transpiracional (DFT) potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV).  
Febrero, 1983.

Hora	$t^{\circ}a$ ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	KS <sub>1</sub> ( $cm\ S^{-1}$ )	DFT ( $\mu g\ cm^{-2}\ S^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.62	
8	25.2	78.0	0.084	0.376	0.82	0.61
10	29.6	61.8	0.217	2.465	1.52	1.58
12	31.6	59.0	0.180	2.444	1.37	1.91
14	33.0	55.0	0.188	3.532	1.32	2.67
16	33.2	52.8	0.088	1.498	1.37	2.40
18	31.6	54.2	0.017	0.258	1.00	2.13
19					0.75	

Tabla 10 . Curso diario en *C. americana* de temperatura del aire ( $t^{\circ}a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar ( $K$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT), Potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Julio 1982.

Hora	$t^{\circ}a$ ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	$KS^{-1}$ ( $cm\ s^{-1}$ )	$\frac{DFT}{L}$ ( $\mu g\ cm^{-2}\ s^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.24	
8	24.4	87.2	0.863	2.349	0.77	0.37
10	26.4	80.7	2.336	15.046	1.08	0.90
12	27.0	75.6	1.746	11.873	1.84	0.95
14	30.0	68.8	0.540	4.082	1.83	1.04
16	27.2	85.8	0.738	4.739	1.75	0.91
18	25.7	91.6	0.177	0.454	0.72 <sup>2</sup>	0.36
19					0.52	

Tabla 11 . Curso diario en *B. crassifolia* de temperatura del aire ( $t^a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar (K), densidad de flujo transpiracional (DFT), Potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Julio 1982.

Hora	$t^a$ ( $^{\circ}$ C)	HR (%)	$K S^{-1}$ ( $cm s^{-1}$ )	DFT ( $\mu g cm^{-2} s^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.16	
8	24.40	87.2	0.680	2.463	0.69	0.50
10	26.40	80.7	0.648	4.381	1.76	0.95
12	27.00	75.6	0.751	6.346	1.66	1.19
14	30.00	68.8	0.500	4.244	2.10	1.18
16	27.20	85.8	0.441	2.377	2.08	0.76
18	25.70	91.6	0.159	0.408	0.78	0.36
19					0.29	

Tabla 12. Curso diario en *C. caudata* de temperatura del aire ( $t^{\circ}a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar ( $K$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT), Potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Julio 1982.

Hora	$t^{\circ}a$ ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	$K$ ( $cm\ s^{-1}$ )	DFT ( $\mu g\ cm^{-2}\ s^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.44	
8	24.40	87.2	0.184	0.343	0.60	0.25
10	26.40	80.7	0.524	2.395	0.76	0.63
12	27.00	75.6	0.384	1.878	0.97	0.67
14	30.00	68.8	0.506	2.064	1.25	0.58
16	27.20	85.8	0.441	2.311	1.23	0.74
18	25.70	91.6	0.110	0.160	0.97	0.20
19					0.73	

Tabla 13. Curso diario en *C. vitifolium* de temperatura del aire ( $t^{\circ}\text{a}$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT), Potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Julio 1982.

Hora	$t^{\circ}\text{a}$ ( $^{\circ}\text{C}$ )	HR (%)	$K_s$ ( $\text{cm s}^{-1}$ )	DFT ( $\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.20	
8	24.40	87.2	0.619	1.214	0.46	0.26
10	26.40	80.7	0.889	4.873	0.63	0.76
12	27.00	75.6	0.667	4.195	0.76	0.87
14	30.00	68.8	1.274	7.616	1.30	0.81
16	31.00	92.4	0.686	2.666	1.27	0.56
18	25.70	91.6	0.350	0.498	0.97	0.19
19					0.72	

Tabla 14. Curso diario en *C. moschatata* de temperatura del aire ( $t^{\circ}a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar ( $K_s$ ), densidad de flujo transpiracional (DFT), Potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Julio 1982.

Hora	$t^{\circ}a$ ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	$K_s$ ( $cm\ s^{-1}$ )	DFT ( $\mu g\ cm^{-2}\ s^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.35	
8	23.40	87.20	0.926	3.587	1.26	0.54
10	25.40	80.9	1.058	5.961	1.72	0.78
12	26.00	78.0	1.386	9.070	1.93	0.91
14	26.90	71.8	0.670	5.533	1.91	1.15
16	27.80	69.4	0.576	4.138	1.85	0.99
18	26.10	76.4	0.019	0.113	0.64	0.82
19					0.48	

Tabla 15 . Curso diario en *M. guianensis* de temperatura del aire ( $t^{\circ}a$ ), humedad relativa (HR), conductancia foliar (K), densidad de flujo transpiracional (DFT), Potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV). Julio 1982.

Hora	$t^{\circ}a$ ( $^{\circ}C$ )	HR (%)	K ( $cm\ s^{-1}$ )	DFT ( $\mu g\ cm^{-2}\ s^{-1}$ )	$\psi$ (-MPa)	DPV (KPa)
7					0.16	
8	23.40	87.2	0.232	0.959	0.20	0.58
10	25.40	80.9	0.258	1.730	0.51	0.94
12	26.00	78.0	0.287	1.990	0.32	0.97
14	26.90	71.8	0.207	1.809	0.40	1.22
16	27.80	69.4	0.156	1.164	0.31	1.03
18	26.10	76.4	0.046	0.260	0.50	0.78
19					0.30	

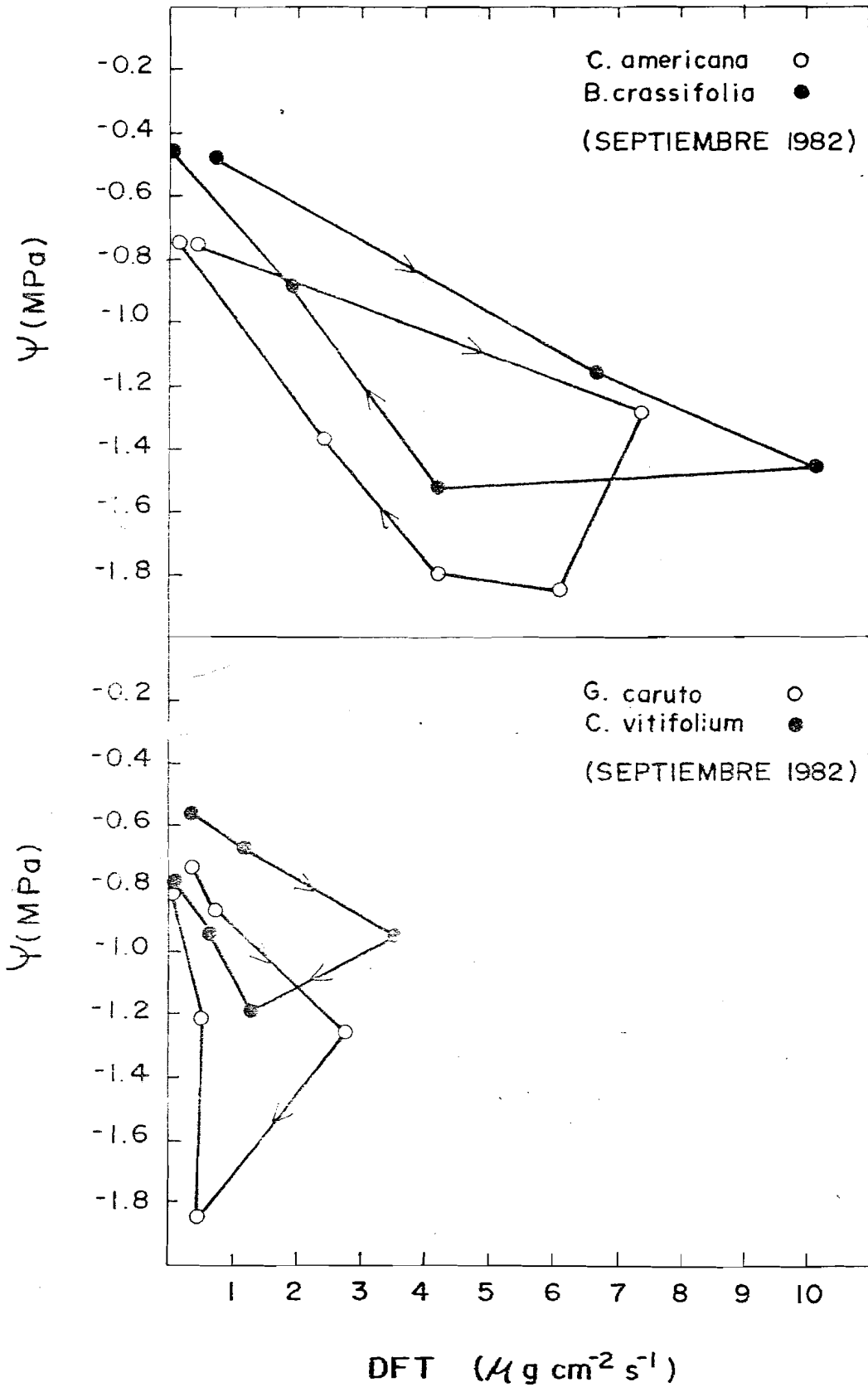


FIGURA 1

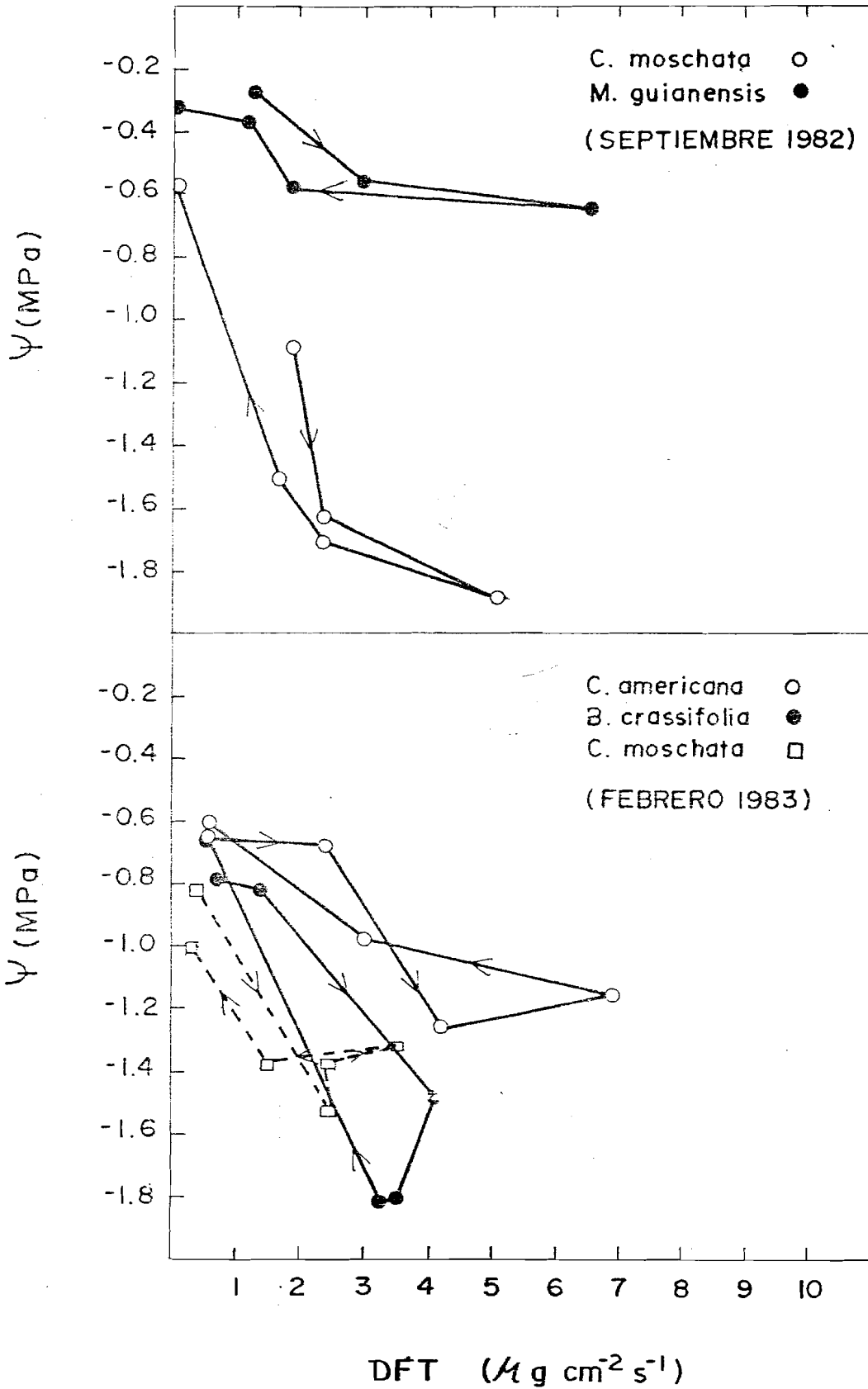


FIGURA 2

APENDICE B

COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL  
TEJIDO FOLIAR

Tabla 1. Valores de potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), volumen de agua extraída ( $V_e$ ), peso seco (PS) y peso saturado (Psat), que permiten generar las curvas presión-volumen, para *C. amplexans* (1), *B. cistifolia* (2), *G. canelo* (3), *C. vitifolium* (4), *C. moschatata* (5) y *M. guianensis* (6), durante la época húmeda y seca.

(1)		(2)		(3)		(4)		(5)		(6)	
$\psi_f$ (-Mpa)	$V_e$ (cm <sup>3</sup> )	$\psi_f$ (-Mpa)	$V_e$ (cm <sup>3</sup> )	$\psi_f$ (-Mpa)	$V_e$ (cm <sup>3</sup> )	$\psi_f$ (-Mpa)	$V_e$ (cm <sup>3</sup> )	$\psi_f$ (-Mpa)	$V_e$ (cm <sup>3</sup> )	$\psi_f$ (-Mpa)	$V_e$ (cm <sup>3</sup> )
<b>EPOCA HUMEDA</b>											
0.40	0	0.20	0	0.10	0	0.50	0.081	0.15	0	0.10	0
1.65	0.126	1.45	0.081	0.55	0.171	1.60	0.371	1.75	0.104	0.20	0.024
2.15	0.337	1.90	0.212	1.20	0.445	2.15	0.542	1.85	0.149	1.10	0.121
2.90	0.697	2.90	0.463	2.40	0.855	2.60	0.765	2.15	0.229	1.45	0.143
3.60	1.133	3.30	0.870	2.90	1.254	2.95	0.977	2.75	0.383	1.80	0.182
4.25	1.382	3.40	1.129	3.15	1.446	3.10	1.139	3.15	0.466	1.95	0.219
4.80	1.552			3.35	1.591	3.65	1.360			2.20	0.279
PS: 1.379g		PS: 1.182		PS: 1.585		PS: 0.945		PS: 0.885		PS: 0.605	
Psat: 3.269g		Psat: 2.567		Psat: 5.506		Psat: 3.212		Psat: 1.982		Psat: 1.597	
<b>EPOCA SECA</b>											
0.30	0	0.10	0					0.20	0	0.20	0
1.15	0.057	0.90	0.064					0.78	0.168	1.02	0.078
1.45	0.095	1.40	0.122					0.85	0.233	1.65	0.100
1.65	0.181	1.65	0.213					0.92	0.373	2.10	0.132
2.00	0.303	1.90	0.324					1.25	0.598	2.45	0.171
2.15	0.406	2.55	0.503					1.35	0.711	2.56	0.203
3.00	0.763							1.50	0.833	2.80	0.245
3.50	0.998							1.90	1.136	3.35	0.322
4.00	1.142							2.00	1.179	3.65	0.346
PS: 1.117		PS: 0.924						PS: 0.855		PS: 0.751	
Psat: 2.934		Psat: 2.256						Psat: 3.349		Psat: 1.603	

APENDICE C

DESCRIPCION ANATOMICA DE LAS ESPECIES

## DESCRIPCION ANATOMICA DE LA MADERA

*Byrsonima crassifolia* (L.) H.B.K.

Porosidad difusa; poros solitarios y en filas radiales de 2 a 3; diámetro tangencial en un rango de 64-202 $\mu$ , promedio, 114 $\mu$ ; longitud en un rango de 246-822 $\mu$ , promedio, 544 $\mu$ ; número por mm<sup>2</sup> 22. Punteaduras pequeñas, areoladas con abertura lineal y de disposición alterna.

Parenquima xilamático escaso, vasicéntrico sin formar un anillo completo alrededor del vaso, posiblemente con mayor cantidad de radios vasculares en reemplazo.

*Curatella americana* (L)

Porosidad difusa; poros solitarios; diámetro tangencial en un rango de 120-258 $\mu$ , promedio, 195 $\mu$ ; longitud de los vasos en un rango de 240-978 $\mu$ , promedio, 612 $\mu$ ; número de vasos por mm<sup>2</sup> 4. Punteaduras areoladas con abertura lineal transversal y de disposición opuesta a alterna.

Parenquima xilemático más o menos abundante, apotraqueal difuso y paratraqueal vasicéntrico, formando un anillo completo de una corrida de células.

*Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spring.

Porosidad difusa; poros solitarios y en filas radiales de hasta 4; diámetro tangencial de los vasos en un rango de 120-294 $\mu$ , promedio 212 $\mu$ ; longitud de los vasos en un rango de 258-750 $\mu$ , promedio 543 $\mu$ ; número de vasos por mm<sup>2</sup> 3-6. Punteaduras abundantes, grandes, areoladas, alargadas transversalmente con abertura lenticular y de disposición opuesta a alterna.

Parenquima xilemático más o menos abundante, visible a simple vista, predominantemente independiente de los poros (apotraqueal), vasicéntrico escaso y/o unilateralmente paratraqueal.

*Genipa caruto* H.B.K.

Semi-poroso anular; poros exclusivamente solitarios; diámetro tangencial entre 74-129 $\mu$ , con un promedio de 96 $\mu$ ; longitud de los vasos en un rango de 228-660 $\mu$ , y un promedio de 446 $\mu$ ; número de vasos por mm<sup>2</sup> 40. Punteaduras muy pequeñas, areoladas, alargadas transversalmente con abertura oblicua, alternas y dispersas en la pared del vaso.

Parenquima xilemático más o menos abundante, predominantemente independiente de los poros (apotraqueal), difuso, aislado y en filas radiales de una corrida de células. Incrementos de crecimiento presentes.

*Cassia moschata* H.B.K.

Porosidad difusa; poros solitarios y en filas radiales de a dos; diámetro tangencial de los vasos en un rango de 147-377 $\mu$ , promedio de 227 $\mu$ ; longitud de los vasos en un rango de 240-570 $\mu$ , promedio de 375 $\mu$ ; número de vasos por mm<sup>2</sup> es de 2-3. Punteaduras areoladas, alargadas transversalmente a intervasculares con abertura lenticular y de disposición opuesta a alterna.

Parenquima xilemático abundante, apotraqueal en bandas transversales continuas de 3-8 corridas de células y paratraqueal vasicéntrico formando anillo completo alrededor del vaso con 1-3 células. Algunos vasos presentan tilosis.

*Maprounea guianensis* Aubl.

Porosidad difusa; poros solitarios y en filas radiales de 2-4; diámetro tangencial de los vasos en un rango de 101-193 $\mu$ , promedio de 151 $\mu$ ; longitud de los vasos en un rango de 372-990 $\mu$ , promedio de 726 $\mu$ ; número de vasos por mm<sup>2</sup> es de 19. Punteaduras muy pequeñas, areoladas, intervasculares a alargadas transversalmente con abertura oblicua y de disposición alternas.

Parenquima xilemático abundante, apotraqueal, difuso aislado o en bandas transversales de una corrida de células.

APENDICE D

VELOCIDAD DE FLUJO DE AGUA EN EL XILEMA

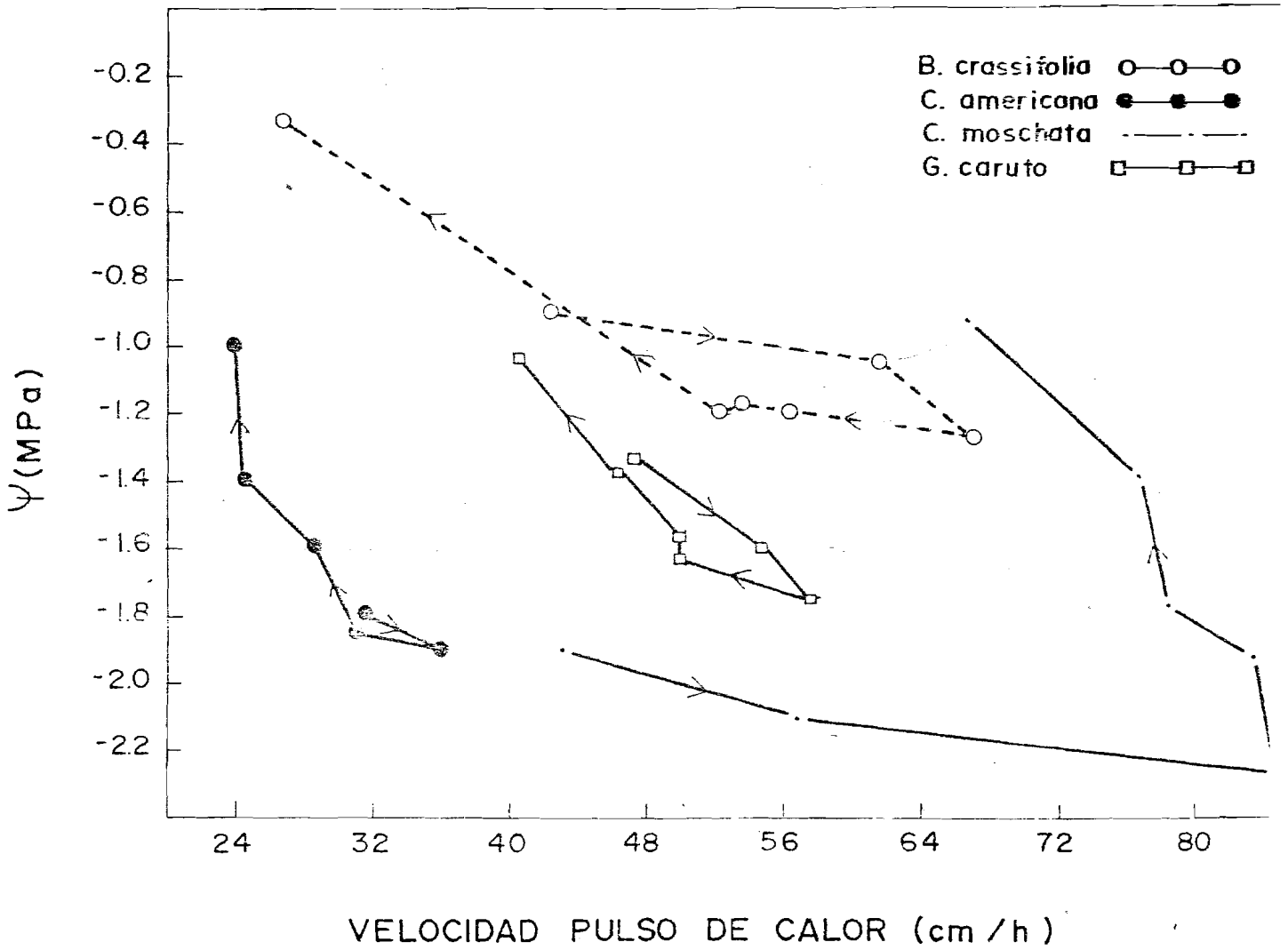


FIGURA I

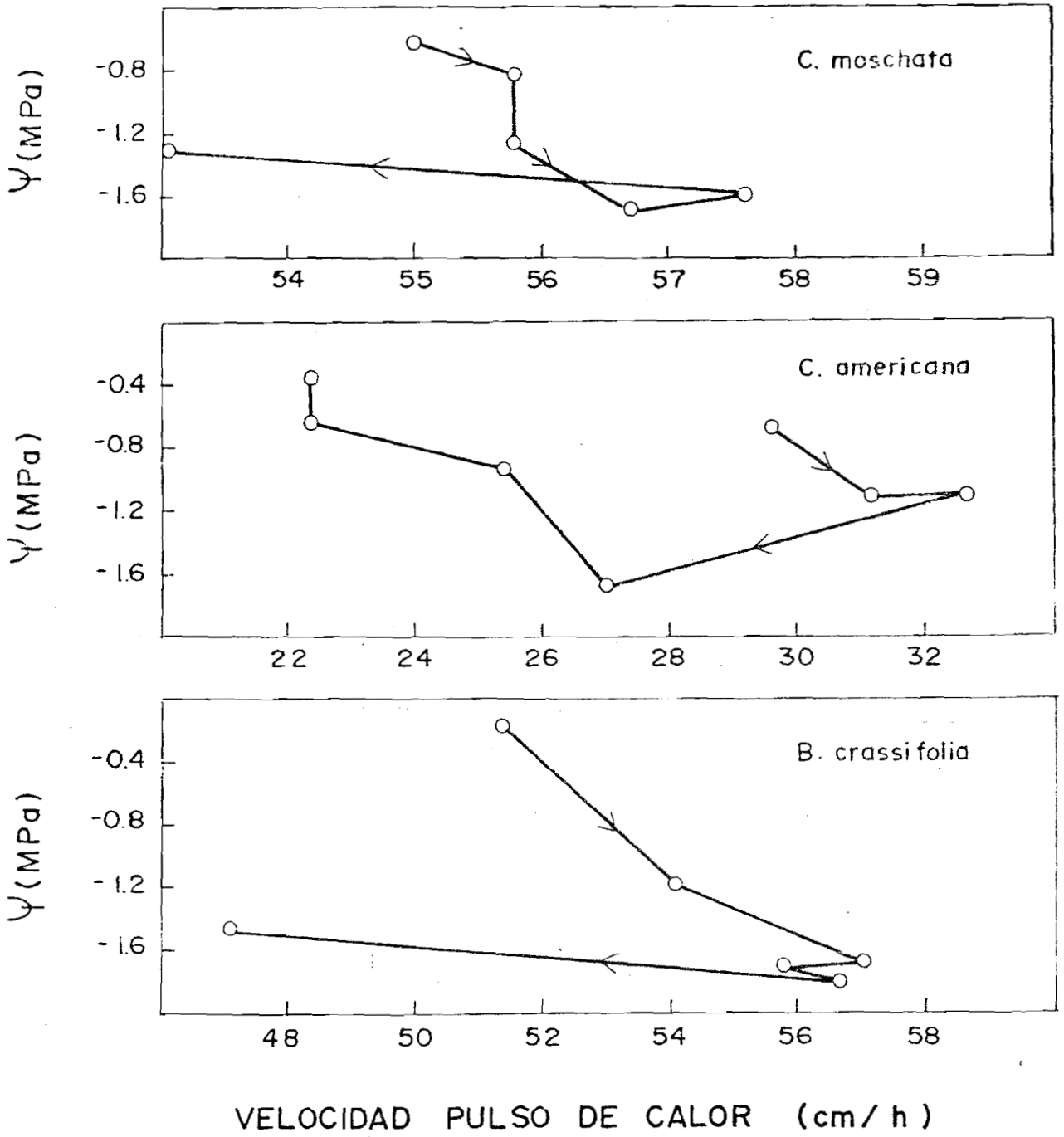


FIGURA 2

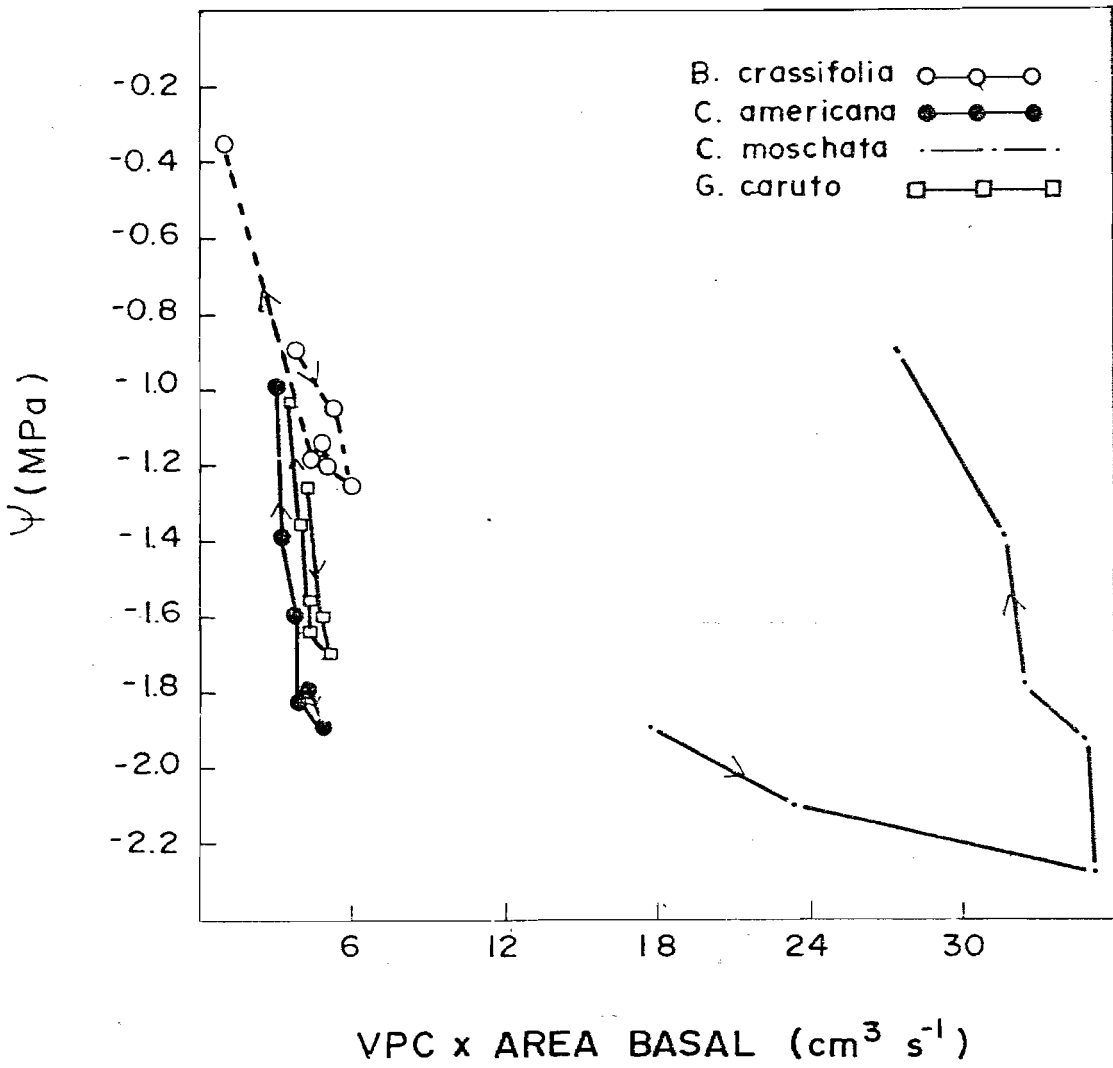


FIGURA 3

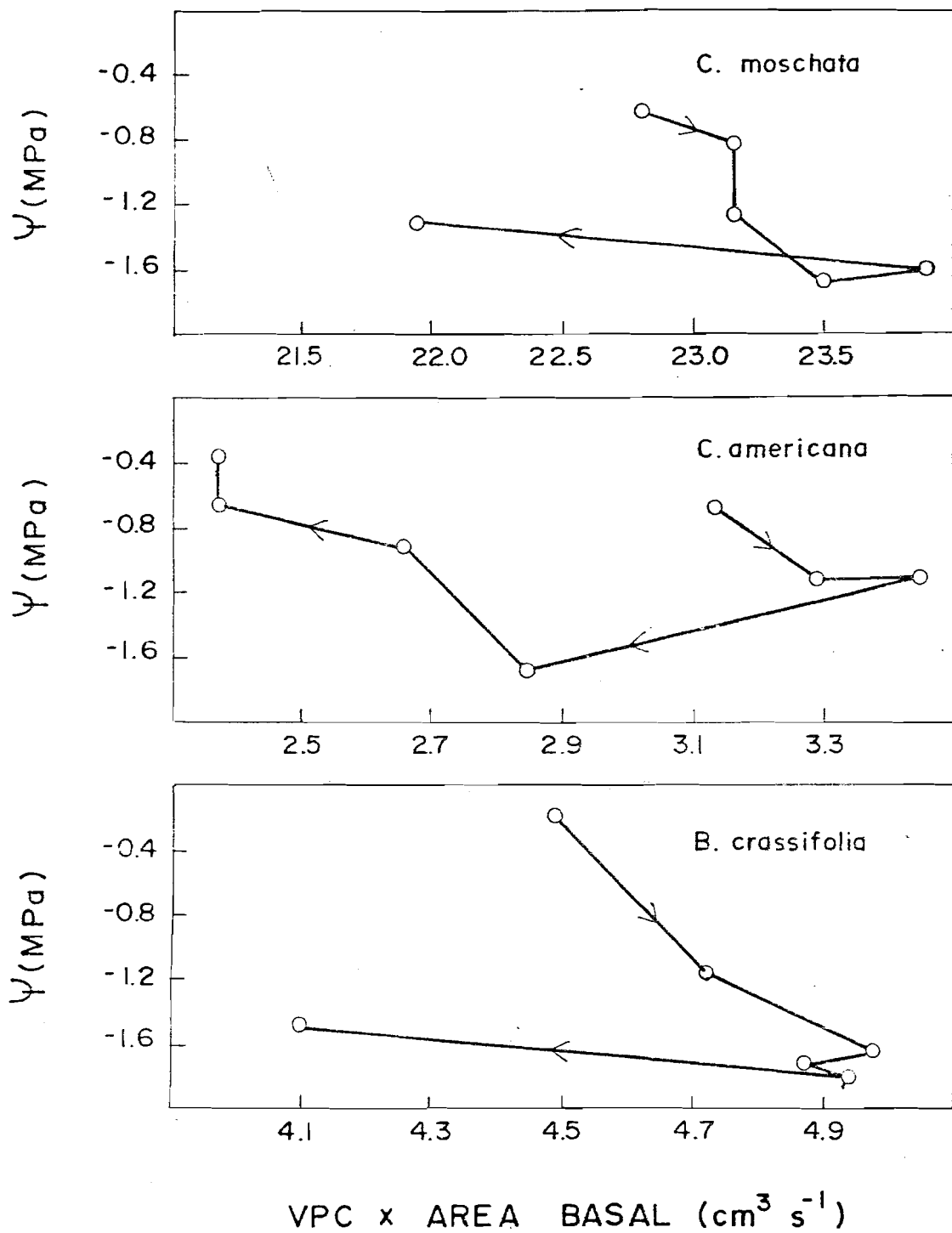


FIGURA 4

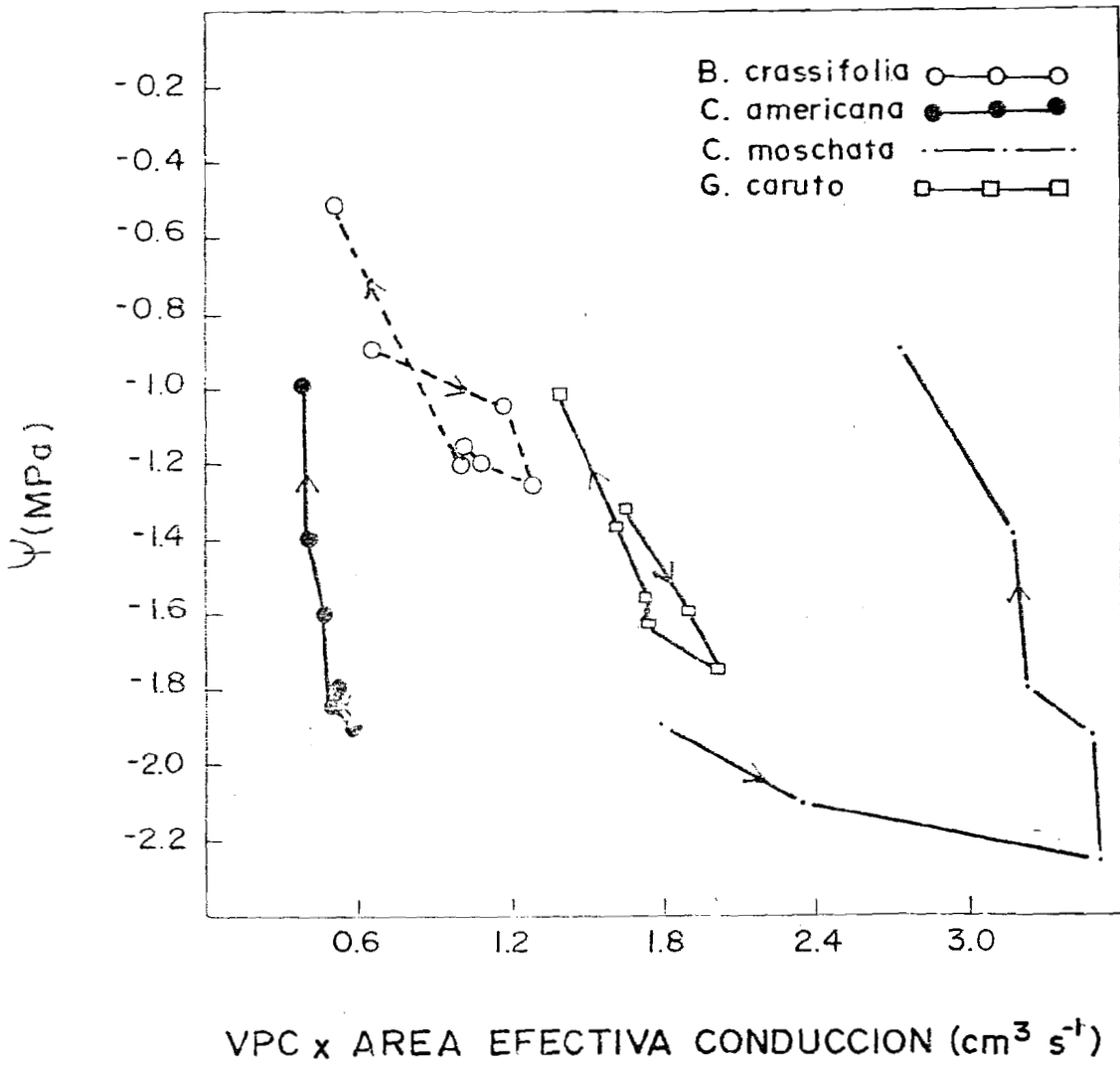


FIGURA 5

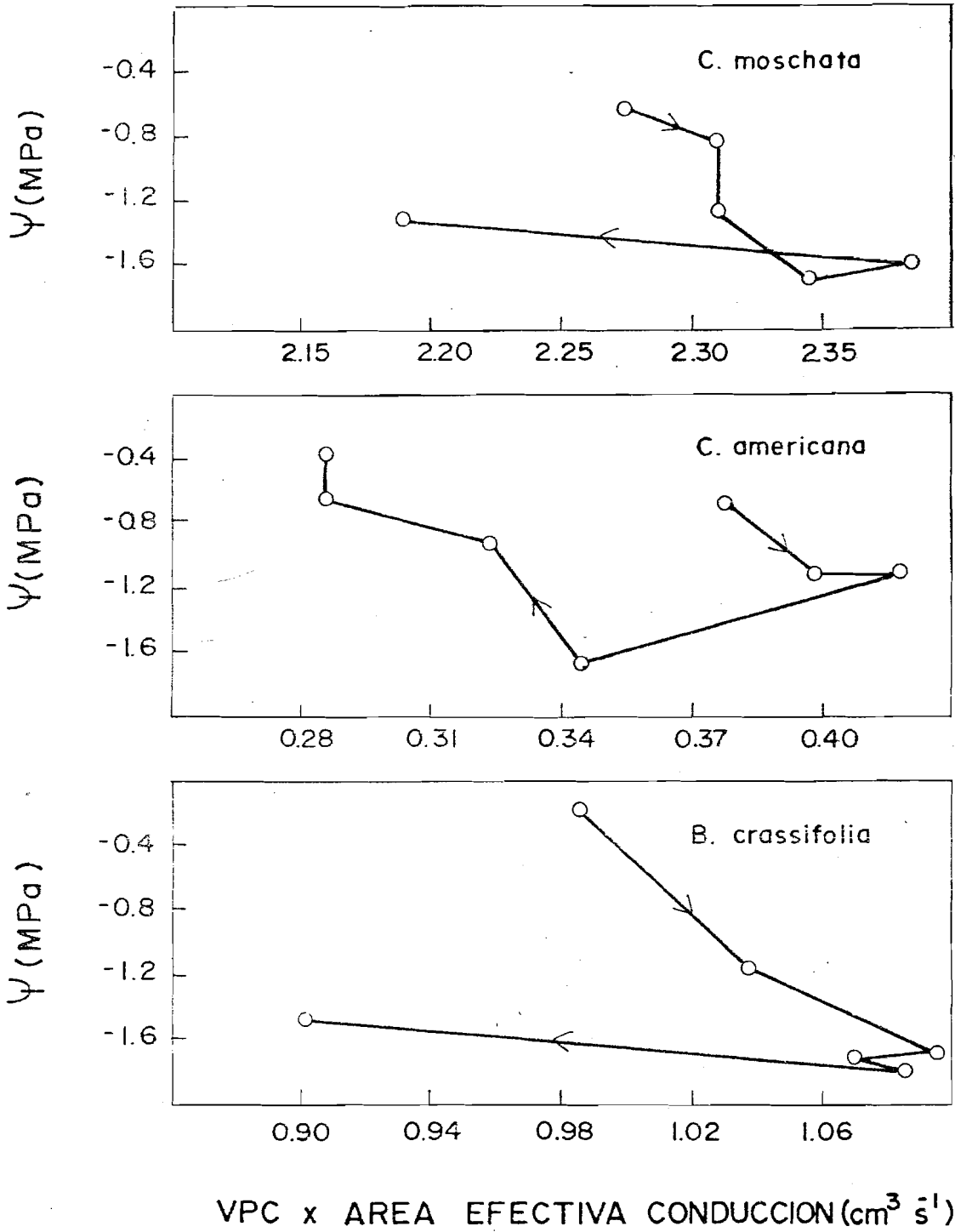


FIGURA 6

APENDICE E

CONDUCTIVIDAD HIDRAULICA ESPECIFICA

Tabla 1. Valores de flujo gravitacional (FG), y conductividad hidráulica expresada por peso fresco (1), peso seco (2) y área foliar (3), para *C.americana* y *B. crassifolia*. Cada valor es un promedio de 10 mediciones.

<i>C. americana</i>				<i>B. crassifolia</i>					
Muestra Nº	FG	(1)	(2)	(3)	Muestra Nº	FG	(1)	(2)	(3)
1	0.87	47.49	117.3	0.7	1	0.68	53.48	185.6	1.6
2	0.33	18.01	44.5	0.2	2	0.76	59.77	207.5	1.8
3	0.68	37.12	91.6	0.5	3	0.43	33.82	117.4	1.0
Peso seco: 14.74 g					Peso seco: 3.66 g				
Peso fresco: 18.32 g					Peso fresco: 12.72 g				
Area foliar: 1333.69 cm <sup>2</sup>					Area foliar: 414.64 cm <sup>2</sup>				

Tabla 2. Valores de flujo gravitacional (FG), y conductividad hidráulica expresada por peso fresco (1), peso seco (2), y área foliar (3), para *G. caruto*.

Muestra Nº	FG	(1)	(2)	(3)
1	0.36	8.7	25.2	0.3
2	0.34	8.3	23.8	0.3
3	0.31	7.5	21.7	0.2
4	0.29	7.0	20.3	0.2
5	0.25	6.1	17.5	0.2
6	0.25	6.1	17.5	0.2
7	0.22	5.3	15.4	0.2
8	0.21	5.1	14.7	0.2
9	0.19	4.6	13.3	0.1
10	0.18	4.4	12.6	0.1
Peso fresco		: 41.15 g		
Peso seco		: 14.30 g		
Área foliar:		1291.7 cm <sup>2</sup>		

Tabla 3. Valores de flujo gravitacional (FG), y conductividad hidráulica expresada por peso fresco (1), peso seco (2) y área foliar (3), para *C. vitifolium*.

*C. vitifolium*

Muestra Nº	FG	(1)	(2)	(3)
1	0.18	5.9	18.6	0.1
2	0.19	6.2	19.7	0.1
3	0.18	5.9	18.6	0.1
4	0.16	5.2	16.6	0.1
5	0.16	5.2	16.6	0.1
6	0.13	4.2	13.4	0.1
7	0.12	3.9	12.4	0.1
8	0.12	3.9	12.4	0.1

Peso fresco : 30.73 g.

Peso seco : 9.67 g

Area foliar : 1773.74 cm<sup>2</sup>

Tabla 4. Valores de flujo gravitacional (FG), y conductividad hidráulica expresada por peso fresco (1), peso seco (2) y área foliar (3), para *C. moschata* y *M. guianensis*. Cada valor es un promedio de 10 mediciones.

<i>C. moschata</i>		<i>M. guianensis</i>		
Muestra N°	FG	(1)	(2)	(3)
1	0.86	17.93	35.70	0.3
2	1.74	36.28	72.30	0.6
3	1.77	36.91	73.50	0.6
	Peso seco: 24.08 g			
	Peso fresco: 47.95 g			
	Area foliar: 3014.5 cm <sup>2</sup>			
Muestra N°	FG	(1)	(2)	(3)
1	0.85	30.77	71.70	0.4
2	0.42	15.20	35.40	0.2
	Peso seco : 11.85 g			
	Peso fresco: 27.62 g			
	Area foliar: 2217.33 cm <sup>2</sup>			

APENDICE F  
RESUMEN GENERAL DE LA INFORMACION OBTENIDA



## BIBLIOGRAFIA

- Allaway, W.G., Pitman, M.G., Storey, R. and Tyerman, S. (1981). Relationships between sap flow and water potential in woody or perennial plants on islands of the Great Barrier Reef. *Plant, Cell and Env.* 4: 329-337.
- 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.
- Bloodworth, M.E., Page, J. B. and Cowley, W.R. (1955). A thermoelectric method for determining the rate of water movement in plants. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 19: 411-414.
- Bloodworth, M.E., Page, J. B. and Cowley, W.R. (1956). Some applications of the thermoelectric method for measuring water flow rate in plants. *Agron. J.* 48: 222-228.
- Boyer, J.S. (1974). Water transport in plants: Mechanism of apparent changes in resistance during absorption. *Planta (Berl.)* 117: 187-207.
- Carlquist, S. (1975). "Ecological Strategies in Xylem Evolution". Univ. of California Press, Berkeley.
- Chaney, W. R. and Kozłowski, T.T. (1977). Pattern of water movement in intact and excised stems of *Fraxinus americana* and *Acer saccharum* seedlings. *Ann. Bot.* 41: 1093-1100.
- Cheung, Y. N.S., Tyree, M.T. and Dainty, J. (1975). Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. *Can. J. Bot.* 53: 1342-1346.
- Cheung, Y.N.S., Tyree, M.T. and Dainty, J. (1976). Some possible sources of error in determining bulk elastic moduli and other parameters from pressure-volume curves of shoots and leaves. *Can J. Bot.* 54: 758-765.
- Cohen, Y., Fuchs, M. and Green, G.C. (1981). Improvement of the heat pulse method for determining sap flow in trees. *Plant, Cell and Environment* 4: 391-397.
- Daum, C.R. (1967). A method for determining water transport in trees. *Ecology* 48: 425-431.
- Davies, F.S. and T.T. Kozłowski. (1974). Stomatal responses of five woody angiosperms to light intensity and humidity. *Can. J. Bot.* 52: 1525-1534.
- Foldats, E. y Rutkis, E. (1965). Influencia mecánica del suelo sobre la fisiología de algunas sabanas del Llano venezolano. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 108: 335-392.

- Goldstein, G., Meinzer, F. and Sarmiento, G. (1983). Energy, water and carbon balance in relation to leaf size in tropical savanna trees.
- Hailey, J.L., Hiler, E.A., Jordan, W.R. and Van Bavel, C.H.M. (1973). Resistance to water flow in *Vigna sinensis* L. (Endl.) at high rates of transpiration. *Crop. Sci.* 13: 264-267.
- Hellkvist, J., Richards, G.P. and Jarvis, P.G. (1974). Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. *J. Appl. Ecol.* 11: 637-668.
- Hinckley, T.M., Duhme, F., Richter, H. and Teskey, R.O. (1980). Temperate hardwood forest. In: Water Deficits and Plant Growth (T.T. Kozlowski, ed) Academic Press, London and New York (in press).
- Jackson, P.A. and Spomer, G.C. (1979). Biophysical adaptations of four western conifers to habitat water conditions. *Bot. Gaz.* 140: 428-432.
- Jordan, C.F. and Kline, J.R. (1977). Transpiration of trees in a tropical rainforest. *J. Appl. Ecol.* 14: 853-860.
- Kozlowski, T.T. (1979). "Tree Growth and Environmental Stresses." Univ. Washington Press, Seattle and London.
- Kramer, P.J. (1969). "Plant and Soil Water Relationships: A Modern Synthesis" MacGraw-Hill, New York.
- Ladefoged, K. (1960). A method for measuring the water consumption of larger intact trees. *Physiol. Plant.* 13: 648-658.
- Ladiges, P.Y. (1975). Some aspects of tissue water relations in three populations of *Eucalyptus viminalis* Labill. *New Phytol.* 75: 53-62.
- Lassoie, J.P., Scott, D.R.M. and Fritschen, L.J. (1977). Transpiration studies in Douglas-fir using the heat pulse technique. *Forest Sci.* 23: 377-390.
- Marschall, D.C. (1958). Measurement of sap flow in conifers by heat transport. *Plant Physiol.* 33: 385-396.
- Medina, E., Cuevas, E. y Weaver, P.L. (1981). Composición foliar y transpiración de especies leñosas de Pico del Este, Sierra de Luquillo, Puerto Rico. *Acta Cient. Venezolana* 32: 159-165.
- Meinzer, F., Seymour, V. and Goldstein, G. (1983). Water balance in developing leaves of four tropical savanna woody species. *Oecología* (in press).
- Milburn, J.A. (1979). "Water flow in plants" Longman, London and New York.

- Noy-Meir, I. and Ginzburg, B.Z. (1969). An analysis of the water potential isotherm in plant tissue. II. Comparative studies in leaves of different types. *Aust. J. Biol. Sci.* 22: 35-52.
- Osonubi, O. and Davis, J.W. (1978). Solute accumulation in leaves and roots of woody plants subjected to water stress. *Oecologia* 32: 323-332.
- Parker, W.C. (1980). Seasonal changes in several water relations parameters of white oak, northern red oak and mockernut hickory. M.S. Thesis, University of Missouri. Columbia.
- Richter, H. (1978). A diagram for the description of water relations in plant cells and organs. *J. Exp. Bot.* 29: 1197-1203.
- Roberts, S.W. and Knoerr, K.R. (1977). Components of water potential estimated from xylem pressure measurements in five tree species. *Oecologia (Berl.)* 28: 191-202.
- Running, S.W. (1980). Field estimates of root and xylem resistances in *Pinus contorta* using root excision. *J. Exp. Bot.* 31: 555-569.
- San José, J.J. (1977). Potencial hídrico e intercambio gaseoso de *Curatella americana* L. en la temporada seca de la sabana de *Trachypogon*. *Acta Cient. Venezolana* 28: 373-379.
- Sarmiento, G. (1983). The savannas of tropical America. In: Bourliere, F., ed., *Ecosystems of the World*. 13. Tropical savannas. Elsevier, Amsterdam.
- Sarmiento, G., Monasterio, M. y Silva, J. (1971). Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales. I. Las Unidades Ecológicas Regionales. *Acta Cient. Venezolana* 22: 52-61.
- Sarmiento, G. y Monasterio, M. (1975). A critical considerations of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America. In: Golley, F. y Medina, E., eds., *Tropical ecological systems*. Ecological studies 11. Springer-Verlag, Berlin.
- Sarmiento, G. y Vera, M. (1977). La marcha anual del agua en el suelo en sabanas y bosques tropicales en los Llanos de Venezuela. *Agronomía Tropical* 27: 629-649.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Hemmingsen, E.A. and Bradstreet, E.D. (1964). Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 51: 119-125.
- Skau, C.M. and Swanson, R.H. (1963). An improved heat pulse velocity meter as an indicator of sap speed and transpiration. *J. Geophys Res.* 68: 4743-4749.

- Slavik, B. (1974). "Methods of Studying Plant Water Relations." *Ecological Studies*. 9. Springer-Verlag. Berlin.
- Swanson, R.H. and Whitfield, W.A. (1981). A numerical analysis of heat pulse theory and practice. *J. Exp. Bot.* 32: 221-239.
- Turrell, F.M. Austin, S.W. McNea, D. and Park, W.J. (1967). Thermal conductivity of functional citrus tree wood. *Plant Physiol.* 42: 1025-1034.
- Tyree, M.T. (1981). The relationship between the bulk modulus of elasticity of a complex tissue and the mean modulus of its cells. *Ann Bot.* 47: 547-559.
- Tyree, M.T. and Hammel, H.T. (1972). The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282.
- Tyree, M.T., Cheung, Y.N.S., MacGreer, M.E. and Talbot, A.J.B. (1978). The Characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue-water relations of *Acer*, *Populus*, *Tsuga*, and *Picea*. *Can. J. Bot.* 56: 635-647.
- Tyree, M.T. and Richter, H. (1982). Alternate methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clasifications. II. Curvilinearity in water potencial isotherms. *Can J. Bot.* 60: 911-916.
- Vareschi, V. (1960). Observaciones sobre la transpiración de árboles llaneros, durante la época de sequía. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 20: 128-134.
- Wendt, C.W. Runkles, J.R. and Haas, R.H. (1967). The measurement of water loss by Mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa* Torr.) using the thermoelectric method. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 31: 161-164.
- Whitehead, D., Okali, D.U.U. and Fasehun, F.S. (1981). Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *J. Appl. Ecol.* 18: 571-587.
- Zimmermann, M.H. (1978). Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Can. J. Bot.* 56: 2286-2295.
- Zimmermann, M.H. and Brown, C.L. (1971). "Tree Structure and Function". Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.