

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL



RELACIONES HIDRICAS Y NUTRICIONALES EN ARBOLES CADUCIFOLIOS Y  
PERENNIFOLIOS DE UNA COMUNIDAD CALCICOLA EN LA PENINSULA DE  
PARAGUANA

por

*Clara Antonieta Alarcón P.*

Requisito parcial para optar  
al título de Magister  
Scientiae en Ecología  
Tropical

Merida, Mayo de 1980

El presente trabajo fue realizado bajo la tutoría de la profesora **Mirian Díaz** del Centro de Investigaciones en Ecología y Zonas Áridas, adscrito a la Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda y la cotutoría de la profesora **Aura Azócar** del Postgrado de Ecología Tropical de la Universidad de los Andes.

Los análisis químicos del presente trabajo fueron realizados en el Laboratorio de Suelos I y II del Centro de Ecología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. La determinación de algunos parámetros hídricos en el Laboratorio de Fisiología Vegetal del Centro de Investigaciones en Ecología y Zonas Áridas, de la Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda.

## VEREDICTO

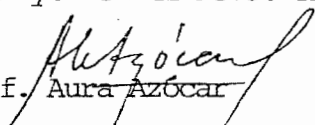
Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias con fecha 14/05/90, para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por CLARA ANTONIETA ALARCON PEREZ para optar al título de Magister Scientiae en Ecología Tropical y que se titula:

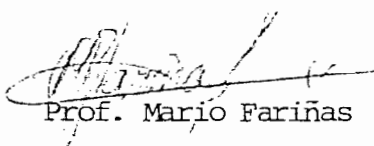
RELACIONES HIDRICAS Y NUTRICIONALES EN ARBOLES CADUCIFOLIOS  
Y PERENNIFOLIOS DE UNA COMUNIDAD CALCICOLA  
EN LA PENINSULA DE PARAGUANA

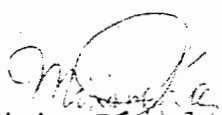
hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy, 25/05/90, a las 5 p.m., nos constituimos como Jurado en el aula A-1 de la Facultad de Ciencias y designamos como Presidenta del Jurado a la Prof. Aura Azócar. SEGUNDO: A continuación procedimos a discutir el trabajo presentado a nuestra consideración con el fin de decidir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. TERCERO: A las 6 p. m., de este mismo día, el Jurado se reunió en el aula A-1 de esta Facultad y se procedió al acto público de sustentación del Trabajo de Tesis presentado, a requerimiento del Jurado. CUARTO: Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó a la aspirante sobre diversos aspectos a que el trabajo se refiere. QUINTO: Seguidamente, la Presidenta del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. SEXTO: Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: SE APRUEBA LA TESIS DE MAESTRIA PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION Y SE RECOMIENDA SU PUBLICACION.

En fe de lo cual firman en Mérida, a los veinticinco días del mes de mayo de mil novecientos noventa:

Prof.  Aura Azócar

  
Prof. Mario Fariñas

  
Prof. Miriam Díaz de Arends



## INDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS.....	I
RESUMEN.....	IV
ABREVIATURAS Y SIMBOLOS.....	VIII
INDICE DE FIGURAS.....	X
INDICE DE TABLAS.....	XIV
I. INTRODUCCION GENERAL.....	1
II. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.....	14
A. INTRODUCCION.....	14
B. METODOLOGIA.....	17
C. RESULTADOS.....	28
D. DISCUSION.....	41
III. MECANISMOS DE REGULACION DE BALANCE HIDRICO EN UNA COMUNIDAD CALCICOLA... ..	46
A. INTRODUCCION.....	46
B. METODOLOGIA.....	50
C. RESULTADOS.....	58
D. DISCUSION.....	83
IV. CONTENIDO NUTRICIONAL Y DISTRIBUCION DE CALCIO.....	92
A. INTRODUCCION.....	92
B. METODOLOGIA.....	99

C. RESULTADOS.....	104
D. DISCUSION.....	123
V. DISCUSION GENERAL.....	133
VI. CONCLUSIONES.....	140
VII. BIBLIOGRAFIA.....	142
VIII. ANEXOS.....	150

## AGRADECIMIENTOS

A Miriám Díaz, quién como tutora estuvo siempre atenta al desarrollo del presente trabajo, con oportunas sugerencias y fructíferas discusiones que contribuyeron a darle forma y dimensión. Su entusiasmo inagotable es un ejemplo para todos los que nos iniciamos a explorar estos ecosistemas tropicales que ofrecen una gran potencialidad para quién acepte el reto de profundizar en su conocimiento, estructura y función. Como amiga, he contado con su apoyo, solidaridad y afecto.

Al profesor Guillermo Goldstein quién al apoyarnos hizo posible que una idea se hiciera realidad.

A la Dra Aura Azócar y al Dr. Mario Fariñas por sus comentarios y sugerencias para la redacción del manuscrito final.

A mi amigo Fermin Rada por su interés durante el desarrollo del presente trabajo y por sus recomendaciones relacionadas con el capítulo de Relaciones hídricas.

A la Dra Marianne Popp por sus sugerencias en relación con el capítulo de Nutrientes.

A mi amigo Jesus Eloy Conde por el asesoramiento estadístico en el análisis de los datos.

Al Centro de Investigaciones en Ecología y Zonas Áridas de la Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda por el financiamiento y el apoyo logístico, necesario

para la culminación del presente trabajo. A todo el personal técnico, administrativo y obrero, muy especialmente al Sr. Agustín Cedeño por su valiosa colaboración durante las salidas de Campo.

A mi amiga de siempre Lianette Yépez y a Eréndira Gradillo, solidarias colaboradoras, constantes compañeras, no sólo de las salidas de campo sino del trabajo y las pequeñas vivencias que día a día compartimos en el Centro.

En forma muy especial a Angela Martino por su amistad y solidaridad.

Al Centro de Ecología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas; a los Dres Ernesto Medina y Rafael Herrera por permitirme el acceso a sus respectivos Laboratorios para realizar la determinación de nutrientes, a Elizabeth Olivares y a Gladys Escalante por la paciencia y la ayuda siempre oportuna en torno a las metodologías a aplicar en estos análisis. Muy especialmente a Saul Flores, compañero infatigable de agradables salidas de campo, por su dedicación a mis muestras de suelos, así como su enorme paciencia en tantas tardes que compartimos al lado del Espectrofotómetro de Absorción Atómica.

A Alan Ruiz del Departamento de Estadística de la Facultad de Economía en la Universidad de Los Andes por su gran colaboración en el procesamiento estadístico de los datos

A la Universidad de Los Andes por otorgarme una oportu-

tuna ayudantía docente desde Octubre 1985 a Septiembre de 1986.

A la Fundación Gran Mariscal de Ayacucho por concederme una beca remunerada, desde Octubre de 1986 a Septiembre de 1988, la cual continuó sin remuneración pero con su valioso apoyo hasta el presente.

Al Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, el cual me otorgó un permiso remunerado desde Octubre a Diciembre de 1988 y enormes facilidades para culminar exitosamente esta etapa académica.

A los profesores, al personal técnico y administrativo del Postgrado de Ecología Tropical por apoyarme durante el tiempo de permanencia en el Grupo. Quiero agradecerle muy particularmente a la Sra María Martín Rodríguez por su valioso apoyo acortando las distancias.

Finalmente, quiero agradecer a mis amigos y compañeros de viaje, en especial a Miguel Gerardo Montilla, Hugo Arnal, Judith Piñero, Hilda Bastardo y Cecil Jolibois para quienes no tengo sino palabras de gratitud y cariño.

## RESUMEN

En una comunidad calcícola de la Península de Paraguaná donde coexisten como dominantes especies caducifolias, perennifolias y suculentas xerofíticas, se estudiaron tanto los mecanismos de regulación hídrica como la composición nutricional de las especies: *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*.

Se realizaron ciclos diarios y estacionales campo de las variables microclimáticas (Radiación Fotosintéticamente Activa, Temperatura del aire y Humedad Relativa) y de respuesta de las plantas (Temperatura foliar, Conductancia estomática, Transpiración, Déficit de Presión de Vapor hoja-aire y Potencial hídrico) con una frecuencia mensual el primer año y bimensual el segundo, desde abril de 1987 hasta junio de 1988.

Se analizaron las propiedades hídricas del tejido foliar a través de las curvas Presión Volumen en muestras hidratadas y sin hidratar. Así mismo se determinó la contribución de los solutos orgánicos (Carbohidratos y Oxalatos) y los inorgánicos ( $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{++}$  y  $\text{Na}^+$ ) al potencial osmótico para las épocas contrastantes.

El contenido nutricional se evaluó a nivel foliar, en términos de: AFE, Clorofila total y A/B, Nitrógeno, Fósforo, las fracciones totales y solubles de  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{K}^+$  y  $\text{Mg}^{++}$  y la razón K/Ca. Para los compartimientos raíces, ramas y hojas se determinaron las fracciones antes

mencionadas, para verificar si el fisiotipo foliar se mantenía a nivel radical. Finalmente, se evaluó el efecto que tiene la transpiración sobre la concentración de iones a nivel de las hojas en estos ambientes calcícolas.

Todas las especies a excepción de *B. tomentosa* presentan potenciales hídricos y osmóticos muy negativos durante todo el año, recuperándose durante la época húmeda; *C. tenuisiliqua* presenta valores de potencial hídrico  $> -7$  MPa, mientras que *B. tomentosa* los mantiene alrededor de  $-1$  MPa. Las Perennifolias presentaron valores menores de Conductancia y Transpiración que las caducifolias. En *Croton heliaster* se presentan curvas bimodales con cierres parciales al mediodía, en *C. tenuisiliqua* la apertura estomática parece ser independiente del DPVhoja-aire. Las curvas Presión Volumen hidratadas revelaron que *C. odoratissima*, *P. juliflora* y *C. heliaster* mostraban ajuste osmótico, así mismo este grupo posee módulos de elasticidad que aumentan al avanzar la época seca para iguales Contenidos de Humedad, alternativamente *B. tomentosa* muestra el mismo comportamiento sin ajuste osmótico pero con mecanismos alternativos. En las curvas no hidratadas *C. heliaster* y *C. odoratissima* mostraron diferencias de  $\Delta \pi^{100}$  entre 1.1 a 3.6 MPa. lo cual podría explicar las discrepancias entre los valores observados en los ciclos diurnos y los estimados con las curvas hidratadas. En las perennifolias se observó que la contribución de solutos inorgánicos es mayor que la de los orgánicos, al contrario sucede en las caducifolias.

En cuanto a la caracterización nutricional, el  $\% \text{AFE}$  de las perennifolias (50 - 70  $\text{cm}^2/\text{g}$ ) es menor que en las caducifolias (100 - 160  $\text{cm}^2/\text{g}$ ). El Nitrógeno y el Fósforo sólo permite separar caducifolias de perennifolias cuando se expresan en unidades de área, resultando las primeras con valores menores.

*C. tenuisiliqua* presenta las mayores cantidades de calcio tanto total como soluble y aunque también presenta considerable concentración de potasio, su razón  $\text{K}/\text{Ca} < 1$ , lo cual permite calcificarla como calciotrofa, *C. odoratissima*, presenta también una alta concentración de calcio soluble, pero su razón  $\text{K}/\text{Ca}$  no siempre resultó menor que uno, el resto de las especies exhibieron muy bajas concentraciones de calcio soluble y la razón  $\text{K}/\text{Ca}$  en muestras pulverizadas, resultó  $> 1$ , lo cual nos permite clasificarlas como calciofobas.

Las fracciones totales y solubles en los compartimientos *C. odoratissima* presenta  $\text{Ca}^{++}$  total y soluble en valores altos tanto foliar como radical. En *C. heliaster* y en *P. juliflora*, la fracción soluble de  $\text{Ca}^{++}$  a nivel foliar se encuentra en mínimas cantidades, frente a su fracción total, la cual es comparable a la de *C. odoratissima*, a nivel radical los valores son relativamente bajos, lo cual podría estar asociado algún mecanismo de precipitación como oxalato de calcio. En *B. tomentosa* su concentración tanto soluble y total es muy baja en todos los compartimientos, lo cual sugiere que no

sólo es un mecanismo de precipitación el que puede estar presente, sino también alguno que impida la entrada de este catión a la planta.

En los experimentos del efecto de la variación de la transpiración en condiciones de alta humedad, se encontró que los estomas de las especies estudiadas se abren en estas condiciones produciéndose un aumento en la transpiración, pero esto no necesariamente produce un aumento de la concentración de los cationes en las hojas, particularmente de Calcio, abundante en el suelo. Los resultados obtenidos sugieren que *C. tenuisiliqua* y *C. odoratissima* son especies tolerantes tanto a la sequia como a las altas concentraciones de calcio en el suelo, mientras que *P. juliflora* podría considerarse una especie intermedia con mecanismos alternativos de acuerdo a las características microambientales, en tanto que las restantes especies son evasoras con mecanismos que les permiten mantenerse en estos ambientes.

## LISTA DE ABREVIACIONES

IVI	Indice de Valor de Importancia
DR	Dominancia relativa por especie
dR	Densidad relativa por especie
FR	Frecuencia relativa por especie
IVIf	Indice de Valor de Importancia por familia
DiR	Diversidad relativa por familia
DeR	Densidad relativa por familia
DoR	Dominancia relativa por familia
r	coeficiente de regresión
$\phi_m$	Potencial métrico
$\phi_p$	potencial de turgor
$\phi_h$	potencial hídrico
$\phi_n$	potencial osmótico
EXP	Exponencial
CRH	Contenido Relativo de Humedad
CRH°	Contenido Relativo de Humedad en el punto de pérdida de turgor
p	probabilidad
Ts	Valor t-Student calculado
gs	Conductancia estomática foliar
T	Transpiración
tf	Temperatura foliar
ta	Temperatura del aire
HR	Humedad Relativa
$\phi_n^{100}$	Potencial osmótico de saturación
$U_n^\circ$	Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor
Ve	Volumen extraído

CPV Curvas Presión - Volumen

DPV(h-a) Déficit de Presión de Vapor (hoja - aire)

es Presión de Vapor a una determinada temperatura ambiente

e Presión de Vapor en el momento considerado.

REA Radiación fotosintéticamente activa

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1:.....	15
Mapa de la Península de Paraguaná, donde se ubican el área de estudio (•) y las estaciones meteorológicas (*).	
Figura 2:.....	21
Vista General de la comunidad calcícola donde se realizó el estudio.	
A. Espaciamiento de los árboles y complejidad del estrato bajo	
B. Especie acompañante: <i>Jacquinia aristata</i> .	
C. Interior del Bosque xerofítico y dominancia de <i>Opuntia wentiana</i> en el estrato bajo.	
D. <i>Prosopis juliflora</i>	
Figura 3:.....	25
Especies presentes en la comunidad estudiada.	
A. <i>Bursera tomentosa</i> .	
B. <i>Croton heliaster</i> con estrato bajo denso de <i>Opuntia wentiana</i> y <i>Croton flavens</i> .	
C. Vista del área de estudio, obsérvese dominancia de <i>Croton heliaster</i>	
D. <i>Capparis odoratissima</i>	
Figura 4:.....	29
Climadiagramas de las estaciones meteorológicas: Punta Macolla(1968-1988), Pueblo Nuevo-Paraguaná(1971-1987), Juan Lorenzo(1969-1988) y Adicora(1954-1988); ubicadas cercanas al área de estudio.	
Figura 5:.....	31
Marcha anual de la Precipitación (+) y la Evaporación (.) promedio de los años 1971-1981, en la Estación Pueblo Nuevo de Paraguaná.	
Figura 6:.....	32
Curva de pérdida de agua en el suelo, para cada una de las parcelas estudiadas en la Posesión El Imujo, Paraguaná. Se presentan los valores de los coeficientes de correlación para el ajuste exponencial.	

Figura 7:.....40

Comportamiento fenológico durante el periodo de muestreo de las especies *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, integrantes de la comunidad calcícola estudiada.

Figura 8:.....59

Cursos diurnos de los parámetros: Temperatura del aire (ta), Humedad Relativa (HR), Radiación Fotosintéticamente activa (RFA), Temperatura foliar (tf), Déficit de presión de Vapor ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia (gs), Transpiración (T) y Potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) para un día de la época seca (-)(01.06.88) y un día de la época húmeda (--)(07.12.88) en *Capparis tenuisiliqua*.

Figura 9:.....60

Cursos diurnos de los parámetros: Temperatura del aire (ta), Humedad Relativa (HR), Radiación Fotosintéticamente activa (RFA), Temperatura foliar (tf), Déficit de presión de Vapor ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia (gs), Transpiración (T) y Potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) para un día de la época seca (-)(02.03.88) y un día de la época húmeda (--)(03.12.87) en *Capparis odoratissima*.

Figura 10:.....61

Cursos diurnos de los parámetros: Temperatura del aire (ta), Humedad Relativa (HR), Radiación Fotosintéticamente activa (RFA), Temperatura foliar (tf), Déficit de presión de Vapor ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia (gs), Transpiración (T) y Potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) para un día de la época seca (-) (19.06.87) y un día de la época húmeda (---)(03.12.87) en *Croton heliaster*.

Figura 11:.....62

Cursos diurnos de los parámetros: Temperatura del aire (ta), Humedad Relativa (HR), Radiación Fotosintéticamente activa (RFA), Temperatura foliar (tf), Déficit de presión de Vapor ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia (gs), Transpiración (T) y Potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) para un día de la época seca (-) (19.06.87) y un día de la época húmeda (---)(03.12.87) en *Bursera tomentosa*.

Figura 12:.....66

Cursos Estacionales de Potencial osmótico ( $\Pi$ ), Potencial hídrico temprano en la mañana ( $\Pi$  h base) y Potencial hídrico mínimo ( $\Pi$  h min), desde abril 1987 a diciembre 1988 para *Capparis tenuisiliqua* ( $\leftarrow$ ), *Capparis odoratissima* ( $\leftarrow$ ) y *Prosopis juliflora* ( $\leftarrow$ ). Ausencia de barras indica que la desviación típica era menor que el símbolo, el segmento inferior indica la longitud de la época húmeda (EH).

Figura 13:.....68

Cursos Estacionales de Potencial osmótico ( $\Psi$ ), Potencial hídrico temprano en la mañana ( $\Psi$  h base) y Potencial hídrico mínimo ( $\Psi$  h min), desde abril 1987 a diciembre 1988 para *Croton heliaster* ( $\leftarrow$ ) y *Bursera tomentosa* ( $\leftarrow$ ). Ausencia de barras indica que la desviación típica era menor que el símbolo, el segmento inferior indica la longitud de la época húmeda (E H).

Figura 14:.....69

Cursos estacionales de temperatura del aire ( $t_a$ ) y Humedad Relativa (HR) máximos y mínimos, Deficit de Presión de Vapor ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia máxima ( $g_s$  max) y Transpiración máxima (T max) para las especies *Capparis tenuisiliqua* ( $\leftarrow$ ) y *Capparis odoratissima* ( $\leftarrow$ ) desde abril 1987 a diciembre 1988. El segmento inferior indica la longitud de la época húmeda (E H).

Figura 15:.....70

Cursos estacionales de temperatura del aire ( $t_a$ ) y Humedad Relativa (HR) máximos y mínimos, Deficit de Presión de Vapor ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia máxima ( $g_s$  max) y Transpiración máxima (T max) para las especies *Croton heliaster* ( $\leftarrow$ ) y *Bursera tomentosa* ( $\leftarrow$ ) desde abril 1987 a diciembre 1988. El segmento inferior indica la longitud de la época húmeda (EH).

Figura 16:.....72

Relación entre el Potencial hídrico foliar ( $\Psi$  h) y la Transpiración (T) para *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*.

Figura 17:.....75

Modelo de Curvas obtenidas mediante la técnica Presión - Volumen en muestras hidratadas durante 24 horas, para las especies *Prosopis juliflora* y *Capparis odoratissima* *Bursera tomentosa* y *Croton heliaster*, donde se señalan:

$\bar{\pi} n^{100}$  : potencial osmótico de saturación

$\bar{\pi} n^{\circ}$  : potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor.

Estas curvas se realizaron durante los meses señalados en la tabla 6.

Figura 18:.....81

Componentes solubles del potencial osmótico, expresado en MPa para las especies *Capparis tenuisiliqua* (Ct), *Capparis odoratissima* (Co), *Prosopis juliflora* (Pj), *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa* (Bt). Se presentan valores promedios.

Figura 19:.....108

Variación estacional de Nitrógeno y Fósforo en las especies *Capparis tenuisiliqua* (Ct), *Capparis odoratissima* (Co), *Prosopis juliflora* (Pj), *Croton heliaster* (Ch) y *Bursera tomentosa* (Bt). Expresado en mg/gPS.

Figura 20:.....111

Contenido de los cationes  $Ca^{++}$ ,  $K^{+}$  y  $Mg^{++}$  (mg/gPS) para las especies *C. tenuisiliqua*, *C. odoratissima*, *P. juliflora*, *C. heliaster* y *B. tomentosa*. Para cada catión la barra representa la fracción total y la zona tramada la fracción soluble.

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1:.....	6
Grupos Ecológicos y Fisiológicos	
Tabla 2:.....	34
Potencial mátrico del suelo estimado a partir de los contenidos de humedad medidos a lo largo del periodo de muestreo.	
Tabla 3:.....	35
Parámetros fisicoquímicos de suelo, medidos en las dos parcelas estudiadas en la comunidad calcícola de la Posesión El Imujo, Paraguaná (0 - 15 cm y 15 - 25 cm de profundidad).	
Tabla 4:.....	37
Índice de Valor de Importancia, calculado para cada una de las parcelas, ubicadas en la comunidad calcícola de la posesión El Imujo, Paraguaná.	
Tabla 5:.....	38
Índice de Valor de Importancia por Familia para la comunidad calcícola estudiada en la Posesión El Imujo, Paraguaná.	
Tabla 6:.....	76
Valores de los componentes del potencial hídrico extraídos de las curvas presión - volumen, de muestras hidratadas, en las especies <i>Capparis odoratissima</i> , <i>Prosopis juliflora</i> , <i>Croton heliaster</i> y <i>Bursera tomentosa</i> .	
Tabla 7:.....	80
Valores de los componentes del potencial hídrico extraídos de las curvas presión - volumen, de muestras sin hidratadas y 6 horas de hidratación, en las especies <i>Capparis odoratissima</i> y <i>Croton heliaster</i> .	

Tabla 8:.....105

Caracterización nutricional de las especies *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, sobre la base del índice de área foliar (AFE), densidad foliar (DF), Nitrógeno, Fósforo, Clorofila (total y A/B), agua foliar, relación Clorofila/Nitrógeno, en dos épocas contrastantes. Se expresan en mg/gPS y g/m<sup>2</sup>, de acuerdo al caso.

Tabla 9:.....113

Fracciones molares de Ca<sup>++</sup>, K<sup>+</sup> y Mg<sup>++</sup> (umol/gPS) para *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, en dos épocas contrastantes. Tomados de las muestras pulverizadas. Se presenta el promedio y la desviación típica.

Tabla 10:.....115

Fracciones molares de Ca<sup>++</sup>, K<sup>+</sup> y Mg<sup>++</sup> (umol/l) para *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, en dos épocas contrastantes. Tomados de las muestras del jugo vacuolar. Se presenta el promedio y la desviación típica.

Tabla 11:.....116

Cationes totales y solubles en hojas, ramas y raíces de las especies *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, expresados en mg/gPS. Se presenta el promedio y la desviación típica.

Tabla 12:.....118

Contenido de oxalato soluble de las especies *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*. Se presenta el promedio de dos mediciones y la desviación típica.

Tabla 13:.....120

Variación de la transpiración (mmolm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>), medidos en cada uno de los tratamientos de alta humedad simulada, para *Capparis odoratissima*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*. Se presenta el promedio y la desviación típica.

Tabla 14:.....121

Contenido de  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{K}^{+}$  y  $\text{Mg}^{++}$  (totales y solubles) para diferentes períodos de transpiración a alta humedad en las especies *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*. Se presenta el promedio de seis réplicas con la desviación típica, expresado en mg/gPS. Los experimentos fueron realizados en Febrero de 1988.

## I. INTRODUCCION GENERAL

### a. Antecedentes

En Venezuela, las zonas áridas y semiáridas conforman alrededor del 5 % del territorio nacional, ubicadas principalmente en casi toda la costa norte desde la Península de la Goajira, aproximadamente a 72° Latitud oeste hasta la Península de Paria a 62° latitud oeste, su límite al sur llega hasta unos 10° latitud norte. Regionalmente, comprende los estados Falcón, Lara y Zulia, donde ocupan una superficie equivalente al 50 % del total de la superficie de los tres estados mencionados, con una alta concentración de población. Con un extensión mucho menor y en forma esparcida, se encuentran los bolsones áridos de los Andes, ubicados en los estados Mérida y Táchira (Lahey, 1973; Díaz, 1988).

Estos ambientes áridos y semiáridos tropicales se caracterizan por poseer un clima megatérmico con marcada isoterminia anual, precipitaciones cuyo rango oscilan entre 200 y 750 mm anuales (Sarmiento, 1976) y tasas de evaporación, las cuales pueden exceder hasta 10 veces la precipitación (Walter, 1973). Estas características condicionan una atmósfera con una alta demanda evaporativa y un frecuente déficit hídrico en el suelo (Medina et al, 1984).

Además, en las zonas áridas y semiáridas de la Península de Paraguaná, Estado Falcón hay que tomar en cuenta dos tensores adicionales: por una parte las altas velocidades de los vientos alisios del noreste, los cuales cons-

tituyen un factor desecante y por la otra, la naturaleza del material parental, la cual ha dado lugar a suelos con altos contenidos en sales, principalmente carbonato de calcio.

Tradicionalmente, estos ecosistemas han sido considerados poco productivos debido a sus características ambientales extremas; sin embargo, trabajos realizados por Felker (1984) y Felker y colaboradores (1984), indican que estas zonas de frágil equilibrio son susceptibles a un manejo y explotación racional.

Por otra parte, el conocimiento de la ecofisiología de especies que viven en estos ambientes constituye una herramienta fundamental para la planificación del desarrollo futuro de estas áreas (Díaz, 1988).

Los organismos que viven en estas áreas deben enfrentarse al problema de la deshidratación por las pérdidas excesivas de agua y el peligro al sobrecalentamiento, todo lo cual implica el desarrollo de una serie de adaptaciones para la sobrevivencia que en general representa un continuo en el cual, en un extremo estarían aquellas especies que toleran la sequía y en el opuesto, las que lo evaden. (Monson y Smith, 1982)

Resulta particularmente interesante que en estos ambientes áridos calcáreos coexisten como especies dominantes plantas perennes caducifolias, perennifolias y suculentas xerofíticas. Fischer y Turner (1978) han categorizado a las primeras como áridopasivas y a las dos restan-

tes como áridoactivas. Según ellos, las caducifolias fotosintetizan durante la época de lluvia y en la estación seca no presentan tejido fotosintéticamente activo, evadiendo de esta forma pérdidas excesivas de agua. En contraposición, las perennifolias mantienen todo el año, todo o parte de su tejido de asimilación de carbono, lo cual provoca la existencia de un fenómeno de concentración de iones en el follaje.

En estudios realizados en las zonas áridas y semiáridas de Venezuela, se encontró que las especies áridoactivas y áridopasivas presentan tolerancia diferencial respecto al ión calcio (Díaz, 1984; Medina et al, 1984).

#### b. Terminología

El calcio ha sido reconocido como un importante factor ecológico que condiciona la distribución de las especies, en efecto tanto la composición mineralógica del sustrato como el estado químico de este catión afectan directa o indirectamente el crecimiento y la distribución de las plantas (Rorison y Robinson, 1984). Simpson (1938) introdujo dos términos que han sido empleados, especialmente en Europa para designar dos tipos ecológicos, respecto al calcio, ellos son *calcícola*, para aquellas plantas que se desarrollan sobre suelos ricos en calcio y *calcifugas* para las que se encuentran en suelos pobres en este elemento.

Adicionalmente, también son usados los términos *basófilas* para referirse a las plantas que son sensibles a los

efectos negativos de los suelos ácidos y/o resistentes a los efectos detrimentales de los suelos calcáreos. Por el contrario, las acidófilas son aquellas plantas que reaccionan positivamente en suelos ácidos. Es necesario aclarar, que no deben confundirse calcícolas con basófilas y acidófilas con calcífugas, ya que no son completamente sinónimos (Kinzel, 1983). Al respecto, en algunas Ericaceae, las raíces son altamente sensibles a los ácidos, su habilidad de utilizar el  $\text{NH}_4^+$  en medio ácido es probablemente el factor decisivo para su distribución, en cuyo caso resulta más adecuado clasificarlas como acidófilas y no como calcífugas (Kinzel, 1983).

Un tercer grupo de conceptos son aquellos que se refieren al comportamiento frente al calcio. Kinzel tomando como base los trabajos de Iljin (1938) retomó los tipos fisiológicos o fisiotipos:

1. **Calciotrofas:** son aquellas especies que mantienen altas concentraciones de calcio soluble en el jugo vacuolar.
2. **Calciofobas:** son aquellas que mantienen baja la concentración de calcio intracelular y en la mayoría de los casos presentan altas concentraciones de oxalato; dentro de este grupo el autor ha sugerido además la existencia de mecanismos de exclusión de calcio a nivel radical.

La razón  $\text{K/Ca}$  se ha utilizado como un criterio para diferenciar entre los fisiotipos señalados. De acuerdo con esto las calciotrofas contienen en base molar concentraciones de calcio soluble mayores o iguales a las de pota-

sio y viceversa para las calciofobas: obteniéndose una fracción K/Ca menor que 1, para las calciotrofas y mayor que uno para las calciofobas. Por otra parte, Jefferies y Willies (1974) han empleado la terminología ecológica para señalar habitats calcícolas y calcífugas (Tabla 1).

## El calcio y su relación con la osmorregulación

La osmorregulación es un proceso particularmente importante en suelos calcáreos porque la superficie de estos suelos tiende a exhibir déficit hídrico (Rorison y Robinson, 1984). Turner y Jones (1980) sostienen que ocurre un proceso de osmorregulación cuando el potencial se hace más negativo en respuesta al incremento de la solución salina del suelo, ocurriendo en consecuencia un control del volumen de agua y mantenimiento de la presión de las células. La tolerancia continua a situaciones de estrés hídrico da lugar a potenciales osmóticos muy negativos, los cuales son característicos de muchas plantas que se encuentran en ambientes áridos y semiáridos. En general, las calciofobas en ambientes calcícolas, no pueden utilizar el ión más común en el suelo como regulador osmótico; dentro de este grupo, algunas plantas sintetizan oxalato y por lo tanto inmovilizan el calcio produciendo sales insolubles, dichas plantas regulan el potencial osmótico sintetizando grandes cantidades de carbohidratos; es conocido que estos y los aminoácidos son los mayores constituyentes de osmorregulación en hojas de muchas especies (Morgan, 1984). En la especie *Dianthus lumnitzeri* de la familia de las Caryophyllaceae, mediante análisis quími-

Tabla 1:

## Grupos ecologicos y fisiologicos

terminologia ecologica.		terminologia fisiologica	
calcícolas	calcifugas	calciotrofas	calciofobas
crecen comunmente en suelos calcáreos, alcalinos, ricos en nutrientes.	crecen mayoritariamente en suelos pobres en calcio y en nutrientes, en general.	calcícolas o calcifugas.	calcícolas o calcifugas.
		crecimiento óptimo con 15 mM Ca	crecimiento óptimo 0.05 mM Ca.
		alto contenido de Ca soluble intracelular.	bajo contenido de Ca soluble intracelular.
		$K/Oa < 1$	$K/Oa > 1$
		Acumulan citrato, malato y poco oxalato.	alto contenido de oxalatos, y ácido oxálico libre.

co de sus hojas, se encontró que para compensar y mostrar ajuste osmótico producía carbohidratos y compuestos relacionados, tal mecanismo de alto valor energético, lo exhibe para mantenerse como calciofoba en ambientes calcícolas (Kinzel, 1983). En contraste, las calciotrofas poseen sales solubles de calcio y abundante calcio iónico; el malato es utilizado como contraión, para permitir a estas plantas mantener el potencial osmótico bajo y en consecuencia, desarrollarse en ambientes calcícolas (Rattenbock, 1973; citado por Kinzel, 1983).

De lo antes expuesto, se deduce que la presencia o ausencia de calcio soluble intracelular, ocasiona a nivel fisiológico una serie de efectos directos o indirectos que condicionan en gran medida la distribución de los fisiotipos señalados.

### **El calcio y la distribución ecológica de las especies**

En los habitats sensu Jefferies y Willies (1974) calcícolas tropicales áridos y semiáridos debido a la poca disponibilidad de agua se produce un fenómeno de concentración de iones de calcio en el suelo. Las altas temperaturas imperantes y la alta demanda evaporativa del ambiente provocan altas tasas de transpiración, contribuyendo con la concentración de iones a nivel foliar. Sin embargo, no se tiene una idea clara acerca de como procede dicha concentración ni las implicaciones que ésta tiene sobre la regulación osmótica en perennifolias, caducifolias y xero-

fíticas en estos ambientes áridos tropicales; los estudios realizados en áreas tropicales son escasos, aún se requieren estudios sistemáticos que contribuyan a una clara definición de los fisiotipos, sensu Kinzel (1983).

Al respecto, estudios realizados por Diaz (1984) en varias especies de Cactáceas que conviven en estos habitats calcícolas áridos, encontró que efectivamente las calciofobas son predominantes siendo *Opuntia wentiana* y *Acanthocereus tetragonus* acumuladoras de oxalato de calcio, *Ritterocereus griseus* excluyente de calcio y por el contrario acumuladora de sílice; además, *Pereskia guamacho*, la cual es una especie caducifolia facultativa, es aparentemente calciofoba. Por otra parte, Medina y colaboradores (1984) encontraron que las especies perennifolias *Capparis odoratissima* y *Jacquinia aristata* presentaban elevadas concentraciones de calcio soluble intracelular, mientras que en especies como *Pithecoelobium dulce* y *Casearia tremula* (caducifolias) se encontraron considerables concentraciones de  $Mg^{++}$ . *Jatropha gossypifolia* y *Pereskia guamacho* tienen casi todo el calcio en forma insoluble precipitado como oxalato.

Es importante agregar, que la mayor parte de las investigaciones se han concentrado a los aspectos ecológicos y por ende, en las calcícolas y calcifugas; los estudios ecofisiológicos son escasos y con frecuencia se confunden ecotipos con fisiotipos.

En el presente estudio se propone la identificación de fisiotipos, sensu Iljin, entre las especies perennifolias

y caducifolias en una comunidad calcicola.

Es importante agregar, que Kinzel (1983) ha dado a conocer sus fisiotipos basándose solamente en análisis a nivel foliar. Estudios realizados por Köbner (1988) han revelado que al menos en *Kalanchoe daigremontiana* el carácter calciotrofo está restringido solamente a las hojas, mientras que en las raíces y en la savia contenida en el xilema se observó mayor cantidad de K<sup>+</sup>, siendo la relación K/Ca >1. Resultados similares se han encontrado para miembros calciotrofos de la familia Brassicaceae (Popp, 1983).

Hemos señalado que los términos ecológicos y fisiológicos no son sinónimos, pero lejos de restarle importancia, a la existencia de estos fisiotipos, abre nuevas posibilidades para extender los estudios no sólo a nivel foliar sino también considerar las raíces y el agua contenida en el xilema.

Como hemos visto el calcio es un catión que interviene en un gran número de procesos fisiológicos que tienen lugar en las plantas, además representan un importante factor ecológico que condiciona la distribución de las plantas. En consecuencia, es necesario integrar las áreas de fisiología y ecología para estudiar los distintos grupos de plantas en habitats calcícolas.

El estudio sistemático y exhaustivo de los fisiotipos, representa un abanico de posibilidades para la interpretación de la distribución y la ocurrencia de las diversas formas de vida en ambientes tropicales naturales, particu-

larmente en los ecosistemas áridos, donde coexisten caducifolias, perennifolias y suculentas xerófitas.

De acuerdo con lo antes expuesto, en el presente estudio se postula como hipótesis de trabajo que las plantas perennifolias, áridoactivas, sensu Fischer y Turner (1978), presentaran mayoritariamente el fisiotipo de calciotrofas y en consecuencia podran emplear el  $Ca^{++}$  como agente osmótico para mantener los potenciales relativamente negativos. En las caducifolias, la pérdida de las hojas pueden constituir un mecanismo de regulación tanto hidrica como de calcio a nivel foliar y mayoritariamente se esperaría encontrar el fisiotipo de calciofobas en estas plantas.

Es por ello que se considera importante estudiar en condiciones naturales, en las especies seleccionadas, tanto el balance hidrico como el comportamiento fisiológico frente al ión calcio.

Para lograr este propósito es necesario:

- Determinar y caracterizar, las variaciones tanto de los potenciales hídricos, osmóticos y de turgor, como el contenido relativo de humedad en especies perennifolias y caducifolias, en respuesta al déficit hídrico en ambientes calcícolas.
- Evaluar algunos parámetros fenológicos y aspectos nutricionales, relacionándolos con el balance hídrico en condiciones naturales.

- Caracterizar la respuesta fisiológica de las perennifolias y caducifolias, ya señaladas, relacionándola con el contenido iónico celular de calcio que permite la coexistencia de los fisiotipos calciofobos y calciotrofos.

- Verificar la concordancia de los fisiotipos calciotrofos y calciofobos, tanto a nivel foliar como a nivel radical, en plantas perennifolias y caducifolias.

Para el estudio sistemático de las relaciones hídricas y nutricionales en respuesta a la variación hídrica anual se seleccionaron las especies siguientes: *Bursera tomentosa*, *Croton heliaster* (caducifolias), *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima* (perennifolias) y *Prosopis juliflora* (semiperennifolia), esta última, de gran interés ya que es una de las más exitosas en la gama de habitats dentro de las zonas áridas y semiáridas al norte de Venezuela.

## II. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

### A. INTRODUCCION

El área de estudio está ubicada dentro de la Posesión El Imujo, a unos 15 km al NW de la población de El Vínculo, en la Península de Paraguaná, Estado Falcón. Sus coordenadas geográficas son aproximadamente 12° 08' latitud norte y 70° 00' longitud oeste, a una altitud de 20 m.s.n.m. (Figura 1)

La Península está comprendida dentro de la provincia fisiográfica de las planicies costeras, donde destacan las de inundación. Geológicamente, descansa sobre acumulaciones del terciario que se han mantenido relativamente estables, presentando sólo plegamientos suaves y mal definidos (Mateucci, 1987). En la costa encontramos depósitos recientes de arena donde están presentes las playas rocosas y las dunas; hacia el centro occidente se extiende un paisaje colinado con pequeñas elevaciones, culminando en el cerro Santa Ana con 830 m.s.n.m.

El sistema ribereño esta constituido por cursos intermitentes de agua, los cuales pueden arrastrar gran cantidad de sedimentos durante la época de lluvias.

En cuanto a los suelos, específicamente en el sector El Imujo predominan los litosoles de texturas medias, encontrándose localmente suelos de profundidad, especial- hasta 60 cm, pero cuando existen afloramientos de rocas

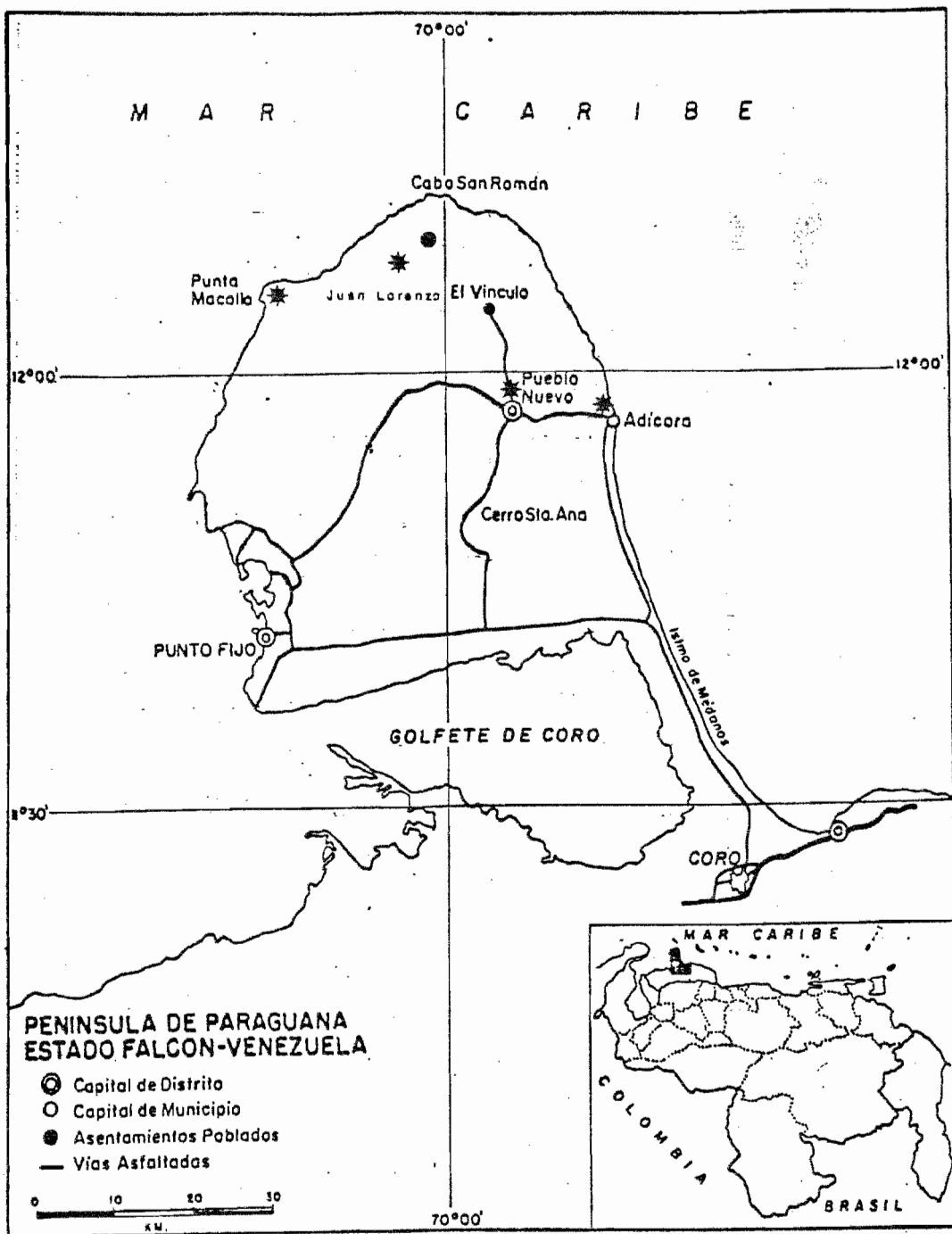


Figura 1: Mapa de la Península de Paraguaná, donde se ubica el área de estudio ( ● ) y las estaciones meteorológicas ( \* ).

calizas el suelo no alcanza profundidades mayores de 25 cm. Es importante agregar, que debido al escurrimiento difuso continuamente se produce truncamiento de los suelos (MARNR, 1975).

Climáticamente, la existencia de estas zonas áridas entre los 10° y 12° de latitud norte, resulta de especial interés ya que debido a la latitud y a la localización geográfica cercana al mar, deberían ocurrir abundantes precipitaciones; Walter (1973) sugiere que en el estado Falcón la causa de esta "anomalía climática" se debe principalmente al poder desecante de los vientos alisios. En efecto, toda la planicie costera se encuentra sometida a su acción, específicamente señala este autor que los vientos pasan sobre la costa y descargan la humedad sobre la barrera orográfica que representa la Sierra de San Luis, estableciéndose, en consecuencia, un gradiente de humedad. Según Lahey (1973) la subsidencia atmosférica, causada por un centro de alta presión y por el otro el fuerte contraste térmico entre la superficie del mar y el continente, serían los factores determinantes de esta "anomalía climática".

Al respecto Medina *et al* (1985) han señalado que no se trata solamente de una reducción en las precipitaciones sino también un efecto sobre su distribución tanto diaria como anual, ya que existen periodos de precipitación reducida durante la época de mayor ángulo solar, esto es, durante los meses de junio a agosto. Dichas condiciones conforman un conjunto de tensores ambientales que conjuga-

dos han dado origen a una composición florística muy particular.

En el presente capítulo se describen en detalle las características de clima, suelo y vegetación del área de estudio.

## B. METODOLOGIA

### 1. Clima

La caracterización climática se realizó con base en los datos de cuatro estaciones meteorológicas cercanas al área de estudio: Juan Lorenzo, Adicora, Pueblo Nuevo y Punta Macolla (Figura 1), para lo cual se construyeron los climadiagramas siguiendo la metodología de Walter y Medina (1971). Debido a que las estaciones carecían de registros térmicos, las temperaturas se estimaron a partir de los valores de las temperaturas medias anuales de Coro, estación cercana, empleando el coeficiente adiabático,  $-0.6\text{ }^{\circ}\text{C}$  por cada 100 m de altitud (Rosenberg, 1974).

### 2. Suelos

#### a. Contenido de humedad del suelo

El contenido de humedad del suelo se determinó periódicamente.

camente en muestras elegidas al azar, a dos profundidades: 0 - 15 cm y 15 - 25 cm; las muestras así recolectadas, se guardaron herméticamente y en el laboratorio, se les tomó el peso fresco y se secaron en una estufa a 105 °C por 48 horas hasta obtener peso seco constante.

#### b. Potencial mátrico del suelo

En una cápsula de Petri se colocaron 20 g de suelo, los cuales se hidrataron hasta capacidad de campo (15 ml por cada 20 gr de suelo), de allí se tomaron muestras por triplicado a las cuales se les determinó el potencial mátrico ( $\bar{\psi}_m$ ), en un microvoltímetro Wescor HR-33T con una cámara psicrométrica C-52. Posteriormente, la cápsula de Petri se colocó en la estufa a 50°, haciéndose mediciones sucesivas a intervalos de 20 minutos, hasta sequedad. Finalmente, se dejaron en la estufa por 48 horas a 105 °C, para determinar el contenido de humedad de estas muestras de suelo. Mediante una la recta de regresión se estimaron los valores de potencial mátrico del suelo, partiendo de los contenidos de humedad para diferentes profundidades.

#### Análisis químicos

Los análisis fisicoquímicos (Jackson, 1982) realizados en las muestras desecadas de suelo fueron:

- pH en agua medida en una relación 1:2.5. Se añadió a una muestra de 10 g de suelo contenida en un matraz de 50 ml,

25 ml de agua destilada, la suspensión obtenida se agitó a intervalos regulares por espacio de una hora, a continuación se midió el pH.

- pH en KCl en una relación 1:2.5 en presencia de KCl 1N. el procedimiento fue similar al anterior.

- Materia Orgánica mediante oxidación con  $K_2Cr_2O_7$ , a partir de este valor se obtuvo el porcentaje de Carbono dado por la expresión  $C\% = M\% / 1.72$

- Nitrógeno mediante el método de microKjedahl

- Cationes  $Ca^{++}$ ,  $Mg^{++}$ ,  $K^+$  y  $Na^+$  mediante Absorción Atómica, para ello 10 g de suelo fueron tratados con 25 ml de  $NH_4OAc$  pH7 se agitó por una hora y se filtró con papel WHATMAN 42, de allí se llevó a un volumen final de 25 ml, se expresa como meq. del catión / 100 gr de suelo.

- Fósforo disponible mediante la extracción con solución de HCl y  $H_2SO_4$ , luego con el filtrado con papel WHATMAN 42, se llevó a un volumen final de 25 ml, se determinó por absorción atómica, expresado en partes por millon (ppm).

- Análisis textural de las fracciones de limo arena y arcilla, para lo cual a 40 g de suelo tamizado (2 mm) se le agregó 100 ml de NaOH 1 N, dejándose reposar por 12 horas, al cabo de las cuales se le agregó 20 ml de alcohol amílico, para dispersar las partículas, posteriormente se mezcló en una licuadora por 10 minutos, luego se completó a un litro. Las mediciones en el hidrómetro, se hacen a los 40 segundos para determinar la fracción arena,

a 2 min para la fracción arcilla + limo y a las 2 horas para determinar la fracción limo.

### 3. Caracterización Florística de la Comunidad

La composición florística de la comunidad (figura 2) se estimó mediante el Índice de Valor Importancia (Curtis y Mc. Intosh, 1951):

$$\text{IVI} = \text{Dominancia Relativa (DR)} + \text{Densidad Relativa (dR)} \\ + \text{Frecuencia Relativa (FR)}$$

donde:

IVI = Índice de Valor de Importancia

$$\text{DR} = \frac{\text{area basal} \times \text{ssp}}{\text{area basal total}}$$

$$\text{dR} = \frac{\text{individuos} \times \text{ssp}}{\text{individuos totales}}$$

$$\text{FR} = \frac{\text{Frecuencia} \times \text{ssp}}{\text{frecuencia total}}$$

familias, según Mori y colaboradores (1983):

$$\text{IVI(f)} = \text{Diversidad Relativa (DiR)} + \text{densidad Relativa} \\ (\text{deR}) + \text{Dominancia Relativa (DoR)}$$

donde:

$$\text{DiR} = \frac{\# \text{ de especies por familia}}{\# \text{ de especies totales}}$$

$$\text{deR} = \frac{\# \text{ de individuos por familia}}{\# \text{ de individuos totales}}$$

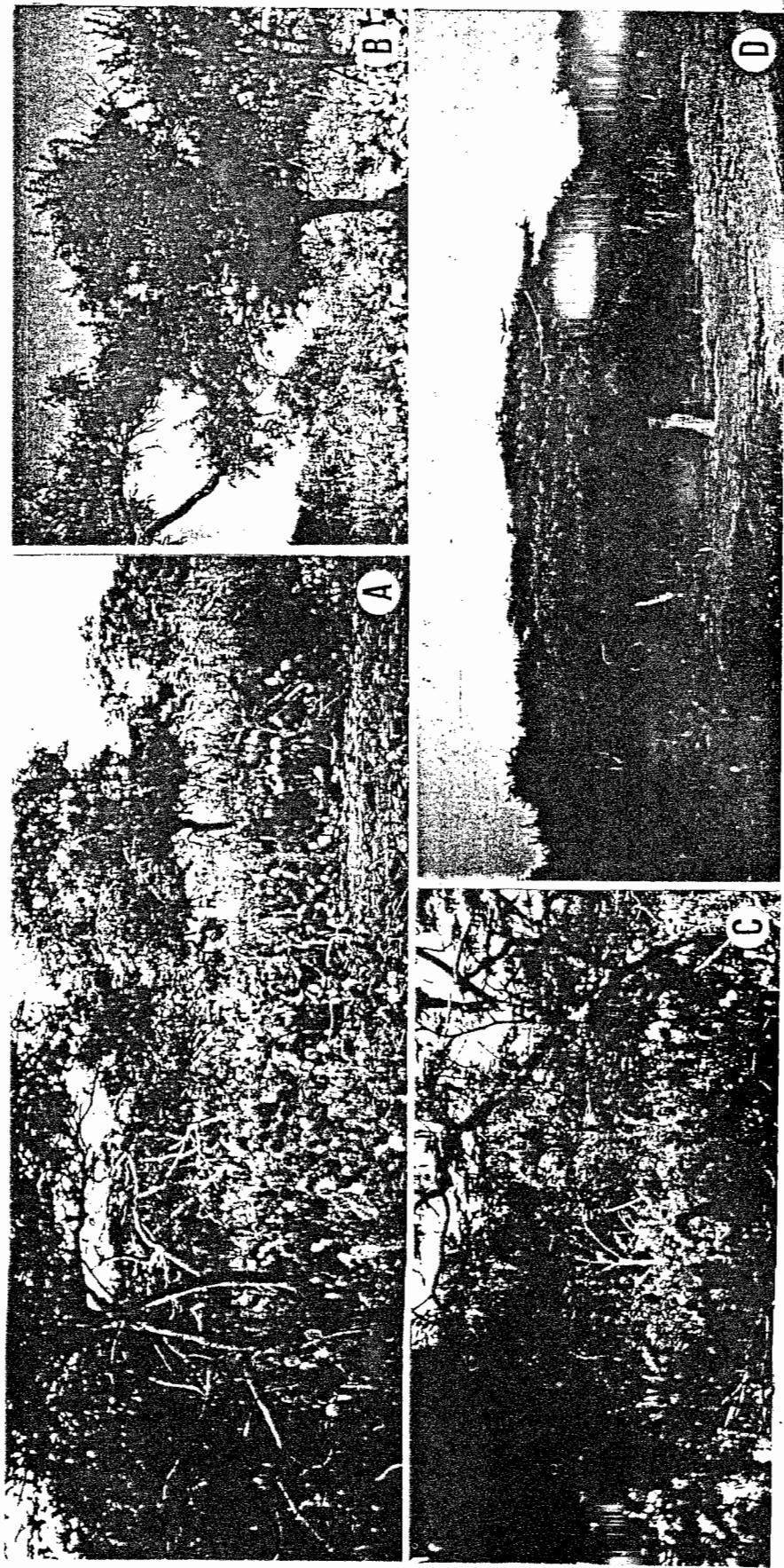


Figura 2 : Vista General de la comunidad calcícola donde se realizó el estudio

- A. Espaciamiento de los árboles y completitud de estrato bajo.
- B. Especie acompañante: Jacquinia aristata.
- C. Interior del bosque xerofítico y dominancia de Opuntia ventriana.
- D. Prosopis juliflora.

# de individuos totales

DoR =  $\frac{\text{area basal por familia}}{\text{area basal total}}$

En el área de estudio se levantaron dos parcelas una a cada lado de la carretera vecinal que conduce al cabo San Román, debido a que existían diferencias tanto en la dominancia y estados fenológicos de las especies presentes, como en las características fisonómicas del suelo. Cada parcela de 50 x 75 m, se dividió en 10 subparcelas de 25 x 15 m, censándose todos los árboles mayores de 5 cm de DAP.

Para comparar la similaridad de especies entre ambas parcelas se utilizó el índice de Sorensen (1948).

#### 4. Selección de las especies

Sobre la base de los resultados obtenidos del análisis florístico y de acuerdo con los objetivos planteados, se escogieron cinco especies, que por sus características representarían un continuo entre especies perennifolias y caducifolias, así tenemos dos especies perennifolias: *Capparis odoratissima*, representada en ambas parcelas, relativamente común en el área de estudio y *Capparis tenuisiliqua* más bien escasa de hojas macrófilas, por otra parte *Prosopis juliflora*, la cual tradicionalmente ha sido considerada perennifolia en los trópicos, pero que Urich (1978) trabajando en el estado Falcón afirma que debido a la extrema sequía esta especie pierde parte de su follaje, posteriormente, Medina (1983) la incluye en una

lista como caducifolia facultativa, finalmente dos especies caducifolias *Croton heliaster* dominante en un lado del bosque y *Bursera tomentosa* relativamente común, caracterizada por presentar succulencia en los troncos, lo cual ha sido señalado como un mecanismo amortiguador que permite la disociación entre la productividad y la disponibilidad de agua (Medina, 1977), de gran valor adaptativo en las zonas bajo estudio.

## 5. Descripción de las especies estudiadas

### a. *Capparis tenuisiliqua* Jacq. (Capparaceae)

Arbol perennifolio de 5 a 8 m. de altura, ramas simples cuando jóvenes, pubescentes. Las hojas son muy variables, aún en la misma planta, ovaladas, acuminadas, cóncavas, planas, etc; glabras en el haz y pubescentes en el envés, los primordios foliares son pubescentes en ambas caras. Los peciolos de 5 a 27 mm de largo densamente pubescentes. Flores blancas agrupadas en racimos terminales. Sépalos unidos, triangulares de 2 a 3 mm de largo, pubescentes; pétalos mayores que los sépalos. La corola es ovada, cóncava y reflexa. Los estambres filiformes son numerosos, mucho más grandes que los pétalos y exceden al ginóforo. Frutos en silicuas lineares torulosas de 10 a 25 cm de largo, glabras (Jacquin, 1971).

### b. *Capparis odoratissima* Jacq (Capparaceae)

Arbol perennifolio de 12 m de altura, frondoso de copa redondeada; corteza gris oscura, lisa de manchas blancas. Hojas alternas, enteras, haz verde brillante, el envés lepidoto lo mismo que el peciolo y las ramas jóvenes, la mayoría son elípticas con base subaguda, ápice agudo, otras son angostas, obovadas y presentan en ocasiones el ápice escotado, el nervio central es saliente en el envés y hundido en la cara superior.

La inflorescencia forma cortos racimos de muy escasas flores olorosas, dispuestas en panícula, corimbosos terminales. El pedúnculo de un cm de largo, crema, lepidoto. El cáliz consta de 4 sépalos, vellosos en el haz y de color verde pálido, lepidoto abajo. La corola tiene cuatro pétalos blancos, libres, que con los días se torna morada, angosta, ovato-oblonga, con una línea de escamas cremas en el dorso. 24 estambres cilindricos, vellosos en la base, los cuales también se tornan morados. Anteras blanco crema, basifijas con dehiscencia lateral, ginósforo blanco, lepidoto, más corto que el ovario.

Frutos cilindricos torulosos de unos 25 cm de largo y 5 mm de ancho, lepidoto de color crema, que se abre por un par de ventallas, la pulpa es rojiza (Romero, 1965) (Figura 3).

c. *Prosopis juliflora* D.C. (Mimoseaceae)

Arbol perennifolio o caducifolio facultativo, de 5 a 12 m de alto, las ramas jóvenes glabras finamente estriadas.

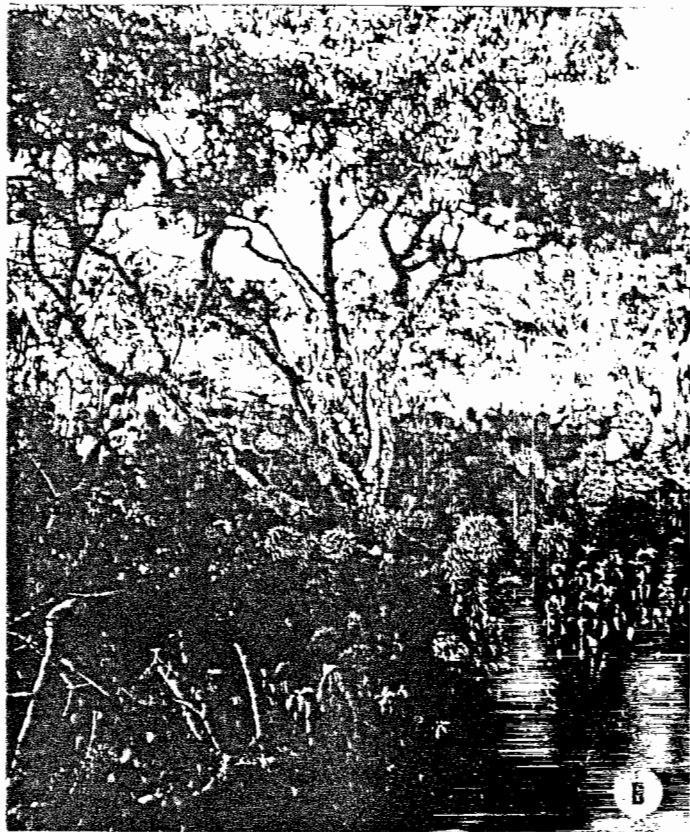


Figura 3: Especies presentes en la comunidad estudiada

- A. Bursera tomentosa.
- B. Croton heliaster con estrato bajo denso de Opuntia wentiana y C. flavens.
- C. Vista general del área, obsérvese dominancia Croton heliaster.
- D. Capparis odoratissima.

Estípulas espinescentes de 1.5 cm de longitud por 2 mm de ancho en la base. Las hojas glabras bipinadas, con 1 a 2 pares de pinnas opuestas, pinulas de 10 a 20 pares. El peciolo y el raquis glabro o pubescentes, frecuentemente con glándulas, insertas en cada par de pinas. las hojuelas son coriáceas oblongas de 5 a 24 mm de longitud por 1.5 a 6 mm de ancho, obtusa, a veces breviapiculares. Las inflorescencias son axilares, espicata, con racimos densos, cilindricos de 5 a 10 cm de largo por 1 a 2 cm de ancho. Brácteas y brácteolas pequeñas caedizas, flores amarillentas, sésiles o brevipedicelata, calix glabro o pulberulento (1 mm de largo por 1.5 mm de ancho). Pétalos de 3 a 4 mm, oblongos, pubescentes, estambres de 5 a 8 mm, anteras oblongas (1mm de largo). Ovario pubescente. Frutos glabro, 8 a 15 mm de ancho y 6 a 10 mm de espesor, débilmente comprimidos entre las semillas (Wiggins y Porter, 1971) (Figura 2).

d. *Croton heliaster* Steyerl. (Euphorbiaceae).

Arbol caducifolio de 6.5 a 8 m, ramas jóvenes cilíndricas, caedizas, algo pubescentes, estípulas subulatas (2-2.5 mm de largo). Hojas ovaladas, ovadas, ápice obtuso o redondeado, apiculado o obtuso (1.3 a 7 cm de largo; 0.8 a 2.7 cm de ancho), presentan envés blanquecino, teniendo en ambas caras pubescencia en forma de escamas. La corteza del árbol se desprende con facilidad. Flores masculinas y femeninas separadas, las primeras presentan un receptáculo densamente veloso, calix filamentosos, ovario agudo (2-2.5

mm de largo, 2- 2.5 mm de ancho) pubescentes. Las flores femeninas presentan el calix con 5 sépalos, estilo doble dicotómico con ovario pequeño. Frutos en racimos terminales con raquis densamente pubescentes, de 5.5 a 6 cm de largo (Steyermark, 1952) (Figura 3).

e. *Bursera tomentosa* TR & PL (Burseraceae)

Arbol caducifolio de unos 6 a 10 m de altura, corteza gris, lisa, madera blanda y quebradiza de esencias muy fragantes. Las hojas compuestas imparipinadas con raquis alado presentan de 7 a 9 hojuelas con bordes crenados, fusco-tomentosas en el envés, caediza. Las flores pequeñas poco conspicua, blanco-verdosas, caliz y corola tetrámera con ocho estambres y un ovario oval alargado, glabro de dos celdas. Frutos oblongos verde con dos ventallas, epicarpo verde con resina olorosa, mesocarpo rojo, dulce que envuelve la semilla hasta 3/4 de su longitud (Cuatrecasas, 1957) (figura 3).

## 6. Caracterización fenológica de la Comunidad

Con el objeto de tener un espectro fenológico general que permita la interpretación de algunos resultados, durante distintas épocas del año se realizaron observaciones, en tres árboles marcados de cada especie. Se llevó un registro de la producción de hojas, flores y frutos, colocación de las hojas y sincronización de los eventos. Para ello se siguió el siguiente esquema:

- Presencia o ausencia de: hojas, flores, frutos.
- Coloración de las hojas: verde, amarilla, rojiza, marrón.
- Sincronía o asincronía.

## C. RESULTADOS

### 1. Clima

Los datos meteorológicos procedentes de las estaciones vecinas presentan una discontinuidad, evidenciada por la gran cantidad de datos englobados, todo lo cual dificulta tanto la presentación como la interpretación de los resultados, por la erraticidad en tiempo y espacio de las lluvias, propias de las zonas áridas y semiáridas.

Al evaluar las cuatro estaciones elegidas Juan Lorenzo, Adicora, Pueblo Nuevo y Punta Macolla (figura 1) se encontró que la precipitación promedio anual varía entre 199.34 mm en Punta Macolla, la estación más seca, y 360.91 mm en Adicora, la estación más cercana (Juan Lorenzo) presentó 318 mm.

Los climadiagramas elaborados utilizando la tempera-

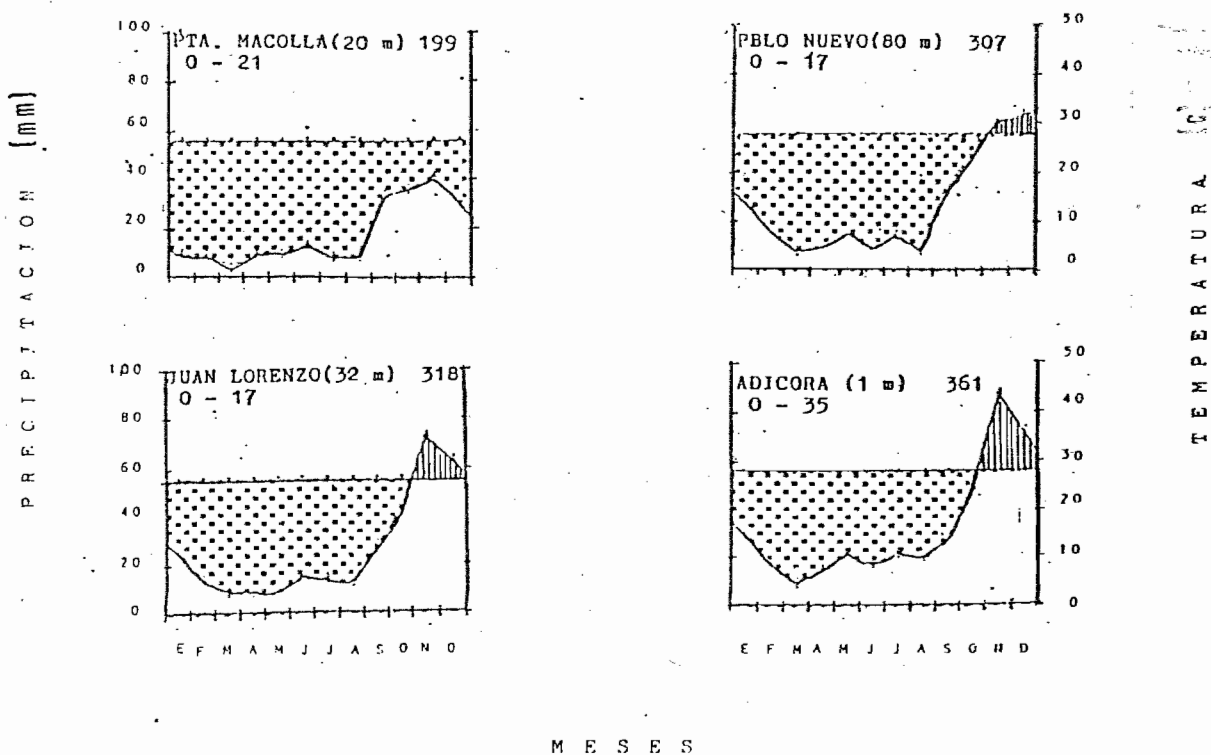


Figura 4: Climadiagramas de las estaciones meteorológicas: Punta Macolla(1968-1988), Pueblo Nuevo-Paraguana(1971-1987), Juan Lorenzo(1969-1988) y Adicora(1954-1988); ubicadas cercanas al área de estudio.

tura estimada y la precipitación de las estaciones seleccionadas (figura 4) revelan que el área de estudio se encuentra dentro del tipo E3 (Walter y Medina, 1971), el cual corresponde a un clima árido con tendencia a la acumulación de las lluvias hacia finales de año, propios de la costa norte de Venezuela e islas del Caribe. De acuerdo con esto, consideramos una época seca de enero a septiembre, ambos inclusive y una húmeda de octubre a diciembre, ambos inclusive. Es de hacer notar que durante el tiempo en el que se realizó este estudio (abril 1987 a diciembre, 1988) la delimitación de la época seca coincide con lo señalado. La evaporación es particularmente alta (10 veces más que la precipitación) tal como se evidencia en la estación Pueblo Nuevo con 17 años de registro (figura 5).

## 2. Suelos

### a. Caracterización fisicoquímica

La figura 6 muestra la dispersión de puntos de potencial mátrico en el suelo para cada una de las parcelas evaluadas y el análisis de la correlación /regresión entre el potencial mátrico y el contenido relativo de humedad. Se realizó un ajuste exponencial, donde el coeficiente de correlación obtenido resultó ser muy significativo para ambas parcelas con  $r = 0.958$  (Parcela A) y  $r = 0.878$  (Parcela B), en el primer caso el 99,4 % y en el segundo el 77.1% de la variación se deben a la regresión.

Las ecuaciones que describen estas curvas son:

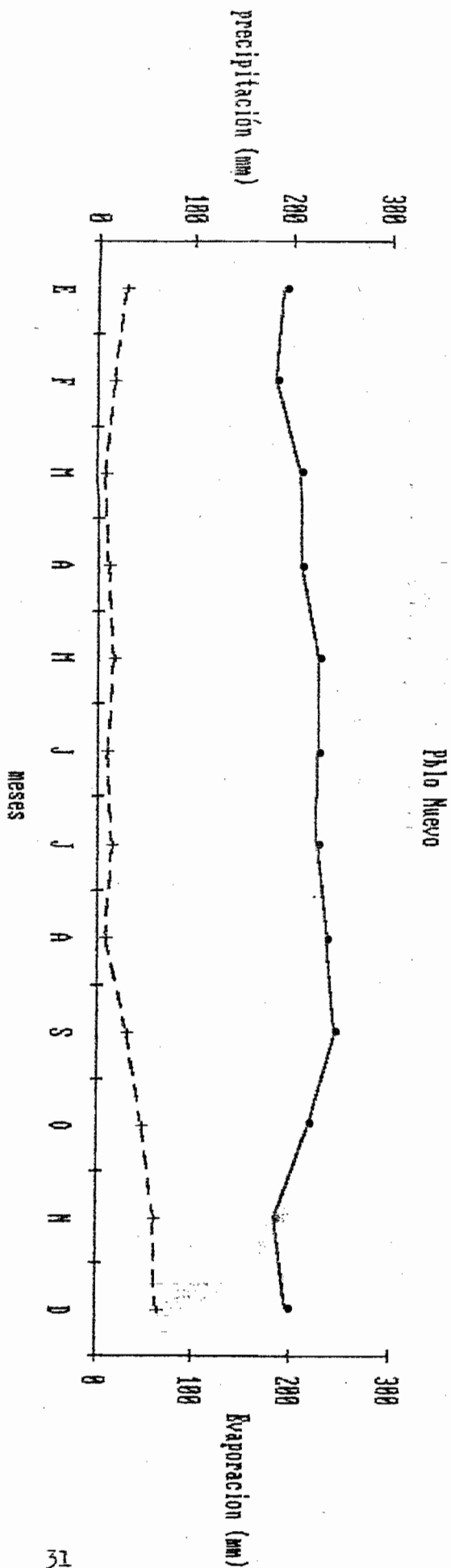
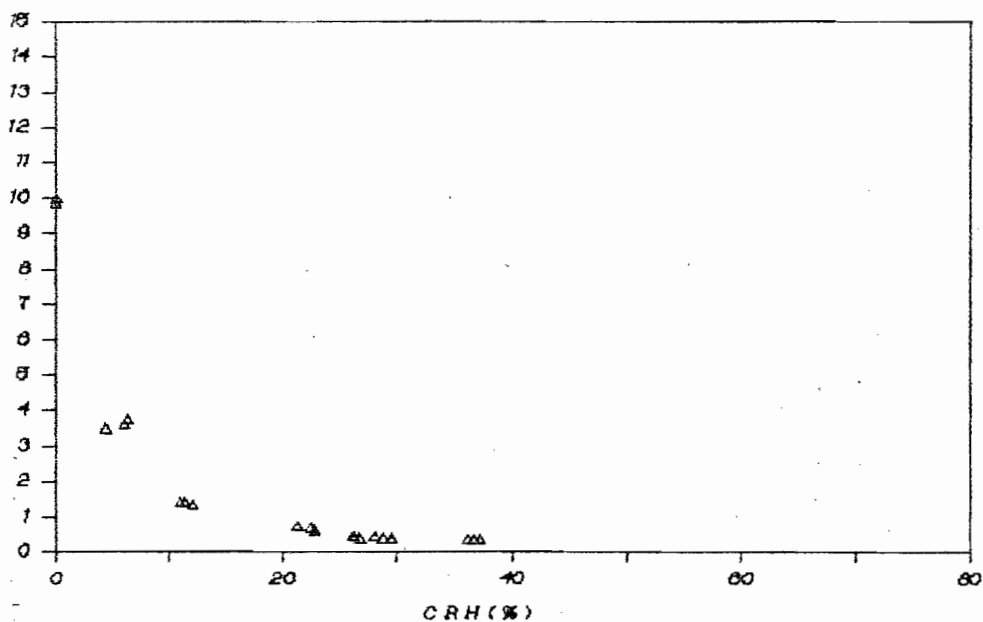
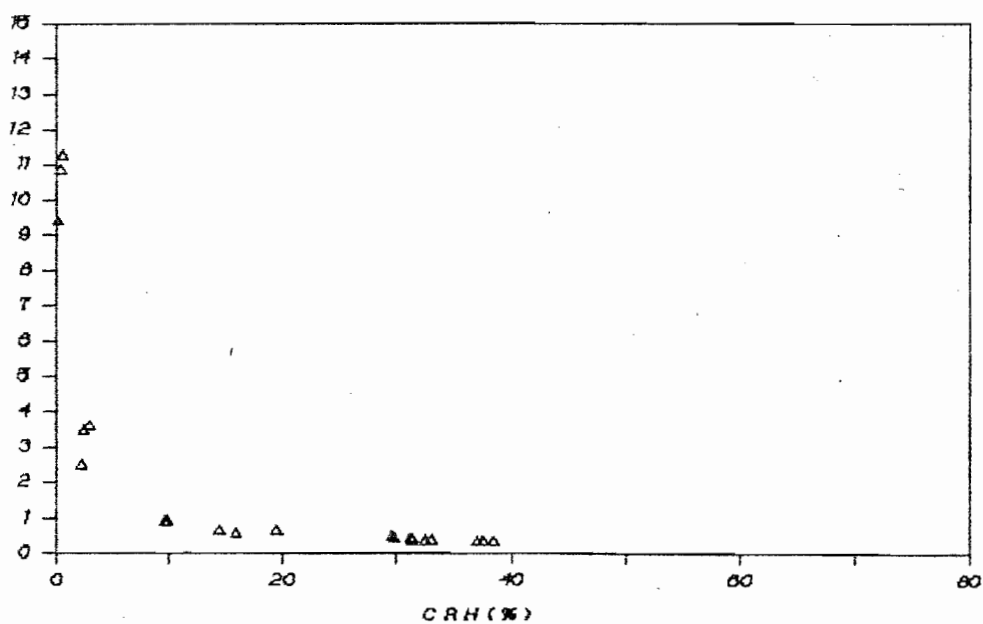


Figura 5: Marcha anual de la precipitación (+) y la evaporación (•) promedio de los años 1971-1981, en la estación de Palo Nuevo de Paraguaná.

Parcela A



Parcela B



PARCELA	DATOS	COEFICIENTE	PENDIENTE	$t_s$	$\alpha < 0.001$
A	21	-0.956	-0.090	-14.204	***
B	21	-0.878	-0.073	-7.995	***

Figura 6: Curva de pérdida de agua en el suelo, para cada una de las parcelas estudiadas en la Posesión El Imujo, Paraguaná. Se presentan los valores de los coeficientes de correlación para el ajuste exponencial.

Parcela A  $\bar{h}$  mátrico =  $\text{Exp}(1.817 - 0.09 \cdot \text{CRH})$

Parcela B  $\bar{h}$  mátrico =  $\text{Exp}(1.407 - 0.073 \cdot \text{CRH})$

La comparación entre los coeficientes de correlación de ambas parcelas para el modelo exponencial resultó no significativa con un  $t_s = 1.59$  ( $0.20 > p > 0.10$ ).

A partir de las curvas anteriores se estimaron los  $\bar{h}_m$  para los meses en los cuales se tomaron muestras de humedad del suelo. En la tabla 2 se puede observar que para las dos profundidades, a lo largo del año existen muy pocas diferencias, sin embargo al comparar las dos parcelas, la parcela A presenta valores mayores, casi el doble de los encontrados para la parcela B. Una prueba t-Student para comparar dentro de cada parcela entre profundidades, para un  $\alpha = 0.05$  y 10 g.l. reveló no existen diferencias significativas entre las medias. Posteriormente se compararon la parcela A y B para cada una de las profundidades, encontrándose que para  $\alpha = 0.05$  y 10 gl, que existen diferencias entre las muestras.

## b. Análisis químicos

En la tabla 3 se muestran los promedios de los diversos análisis químicos y texturales de las muestras de suelos evaluadas, se discrimina en dos profundidades diferentes dentro de cada parcela. Para ambas parcelas, los pH tanto en agua como en KCl se acercan a la neutralidad y los contenidos de materia orgánica y fósforo son bajos. Los cationes intercambiables  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Mg}^{++}$  son relativa-

Tabla 2: Potencial matrico del suelo estimado a partir de los contenidos de humedad medidos a lo largo del periodo de muestreo.

Meses	Parcela A		Parcela B	
	0 - 15 cm	15 - 25 cm	0 - 15 cm	15 - 25 cm
A	3.805 ± 0.152		1.965 ± 0.027	
J	3.789 ± 0.019	4.111 ± 0.052	2.105 ± 0.080	1.766 ± 0.029
S	4.110 ± 0.070	3.954 ± 0.042	2.265 ± 0.066	2.075 ± 0.031
O	3.765 ± 0.157	3.699 ± 0.035	1.948 ± 0.018	1.891 ± 0.023
D	3.805 ± 0.187	3.819 ± 0.138	1.931 ± 0.061	1.914 ± 0.055
E	4.111 ± 0.259	4.001 ± 0.173	2.264 ± 0.064	1.880 ± 0.134
N	4.024 ± 0.205	3.761 ± 0.436	2.234 ± 0.199	1.923 ± 0.116

Tabla 3: Parámetros fisicoquímicos de suelo, medidos en las dos parcelas estudiadas en la comunidad calcícola de la Posesión El Imujo, Paraguana (0 - 15 cm y 15 - 25 cm de profundidad).

Muestra	Parcela		Parcela	
	0 - 15	25 - 15	0 - 15	25 - 15
profundidad				
agua (%)	4.75 ± 0.56	5.04 ± 0.44	9.79 ± 1.26	10.41 ± 0.40
pH agua	6.84 ± 0.66	6.80 ± 0.28	7.23 ± 0.55	6.96 ± 0.74
pH KCl	6.57 ± 0.64	6.10 ± 0.16	6.83 ± 0.25	6.44 ± 0.14
Materia Orgánica (%)	2.66 ± 0.06	2.80 ± 0.41	2.25 ± 0.79	1.41 ± 0.02
Carbono (%)	1.45 ± 0.92	1.62 ± 0.23	1.30 ± 0.46	1.13 ± 0.02
N (mg/g suelo)	1.83 ± 0.31	1.49 ± 0.56	1.81 ± 0.26	1.47 ± 0.56
Mg <sup>++</sup> meq/100 g suelo	13.26 ± 2.47	13.60 ± 1.19	11.65 ± 1.90	11.38 ± 0.91
K <sup>+</sup> meq/100 g suelo	12.43 ± 2.13	12.80 ± 2.48	12.77 ± 1.25	13.18 ± 2.77
Na <sup>++</sup> meq/100 g suelo	4.14 ± 1.62	2.91 ± 1.21	2.75 ± 1.59	4.08 ± 1.54
Ca <sup>++</sup> meq/100 g suelo	50.69 ± 5.56	45.81 ± 8.54	69.06 ± 8.61	52.20 ± 9.32
P disponible (ppm)	0.24 ± 0.03	0.27 ± 0.02	0.37 ± 0.03	0.39 ± 0.05
arena (%)	57.50 ± 5.13	54.21 ± 4.00	63.71 ± 8.61	45.04 ± 1.73
liao (%)	10.90 ± 2.06	14.49 ± 4.30	12.67 ± 3.28	15.75 ± 5.30
arcilla (%)	31.65 ± 4.27	31.60 ± 2.46	31.71 ± 8.15	45.42 ± 7.97
textura	FÁa	FÁa	FÁa	Aa

mente altos donde el porcentaje de saturación alcanza hasta 80%. El análisis textural reveló que los suelos son Franco arcillo arenoso, al menos a estas profundidades. Sin embargo, en estudios realizados en la zona, se ha observado que predominan las texturas arcillosas con abundante pedregosidad (Díaz et al, sin publicar).

### 3. Caracterización de la comunidad florística.

Los resultados de la caracterización florística se presentan en la tabla 4, se puede observar que existen diferencias a ambos lados de la ruta vecinal, que divide a la comunidad estudiada. El bosque xerofítico se caracteriza por presentar dos estratos principalmente, uno superior con árboles de copas irregulares perennifolios y caducifolios, los cuales alcanzan alturas comprendidas entre 4 y 5 m, con algunos emergentes de 7 u 8 m, que coexisten con elementos xerofíticos suculentos, las especies caducifolias son más abundantes en cuanto a número y diversidad. El estrato bajo en ambas parcelas es muy similar, constituido fundamentalmente por *Opuntia wentiana*, *Lippia oreganoides* y *Croton flavens*. En la parcela B, durante la época húmeda se desarrolló un estrato herbáceo formado por plantas anuales.

El índice de Valor de Importancia por familia (tabla 5) se tomó con los valores de ambas parcelas ya que el índice de diversidad de Sorensen (1948) reveló que compartían el 83% de las especies. De acuerdo con estos resultados la familia mejor representada es la Fabaceae, la cual presen-

Tabla 4: Índice de Valor de Importancia, calculado para cada una de las parcelas, ubicadas en la comunidad calcicola de la posesión El Imujo, Paraguaná.

PARCELA A

Especie	dominancia relativa	densidad relativa	frecuencia relativa	IVI
<i>Croton heliaster</i>	45.39	42.30	14.89	102.58
<i>Bourreria cumanensis</i>	15.09	19.17	13.56	48.40
<i>Jacquinia aristata</i>	10.70	8.60	13.53	32.80
<i>Randia gaumeri</i>	5.10	8.60	9.48	23.18
<i>Capparis odoratissima</i>	3.36	2.50	9.48	15.30
<i>Capparis linearis</i>	3.41	2.86	8.12	14.38
Labiadae	2.21	5.70	4.06	11.97
<i>Caesalpinia coriaria</i>	2.04	3.22	5.41	10.67
<i>Pereskia guamacho</i>	3.29	1.43	5.41	10.13
<i>Caesalpinia mollis</i>	1.72	1.42	3.95	10.13
<i>Pithecellobium dulce</i>	3.29	1.07	4.06	8.42
<i>Ritterocereus griseus</i>	2.41	1.07	4.06	7.54
<i>Bursera tomentosa</i>	1.90	1.07	2.60	5.57
<i>Capparis tenuisiliqua</i>	0.21	0.36	1.35	1.92

PARCELA B

Especie	dominancia relativa	densidad relativa	frecuencia relativa	IVI
<i>Caesalpinia mollis</i>	24.71	27.00	22.35	74.06
<i>Bourreria cumanensis</i>	10.71	19.34	8.23	38.28
<i>Croton heliaster</i>	10.03	12.41	11.76	34.20
<i>Pithecellobium dulce</i>	18.25	7.29	7.06	32.60
<i>Randia gaumeri</i>	7.79	11.67	11.76	31.22
<i>Caesalpinia coriaria</i>	6.41	6.20	8.23	20.84
<i>Jacquinia aristata</i>	4.49	2.91	7.06	14.46
<i>Pereskia guamacho</i>	3.12	1.82	4.70	9.64
<i>Capparis odoratissima</i>	2.38	1.82	4.70	8.90
Labiadae	1.56	3.28	3.52	8.36
<i>Malpighia sp</i>	1.90	1.45	3.52	6.87
Desconocido	1.28	1.45	3.52	6.25
<i>Bursera tomentosa</i>	2.57	1.09	2.35	6.01
<i>Capparis linearis</i>	1.08	1.09	2.35	5.29
<i>Prosopis juliflora</i>	1.82	1.09	2.35	5.29

Tabla 5: Índice de Valor de Importancia por Familia para la comunidad calcícola estudiada en la Posesión El Imujo, Paraguaná.

Familia	numero individuos	numero especie	IVI(F)
Fabaceae	130	5	80.8
Euphorbiaceae	152	1	61.8
Rubiaceae	164	2	55.7
Capparaceae	24	3	26.1
Theophrastaceae	32	1	19.4
Cactaceae	12	2	17.2
Burseraceae	6	1	14.1
Labiadae	25	1	11.9
Malpighiaceae	4	1	7.2
Desconocido	4	1	6.8

tó el mayor número de especies dentro de la comunidad estudiada, le sigue en importancia la Euphorbiaceae, destacándose por ser dominante en el número de individuos por especie *Croton heliaster*. Otras familias encontradas son Capparaceae, Theophrastaceae, Cactaceae, Borraginaceae, etc tales xerófiticos espinosos sensu Huber y Alarcón (1988), pero el análisis detallado del sitio revela que presenta una mayor composición de elementos no espinosos, con características arbóreas.

#### 4. Caracterización Fenológica de la Comunidad

En la figura 7 se presentan los diferentes **eventos** fenológicos. En general, todas las especies perennifolias, *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, e **incluso** *Prosopis juliflora* presentaron producción de hojas **durante** todo el año con máximos al final de la época **húmeda** o principio de la época seca y la floración ocurre **desde** el principio hasta mediados de la época seca, **alcanzado** el pico de máxima producción durante los meses de **marzo**, abril y mayo, en plena sequía. En *Capparis odoratissima* no se observó fructificación durante los meses de muestreo. En *Prosopis juliflora* se observó pérdida del follaje, especialmente en los meses de marzo a mayo, esto ocurrió sectorizado por ramas, de hecho mientras algunas ramas estaban en defoliación otras estaban produciendo hojas, como ya ha sido señalado.

*Croton heliaster* (caducifolia), presentó sus picos de

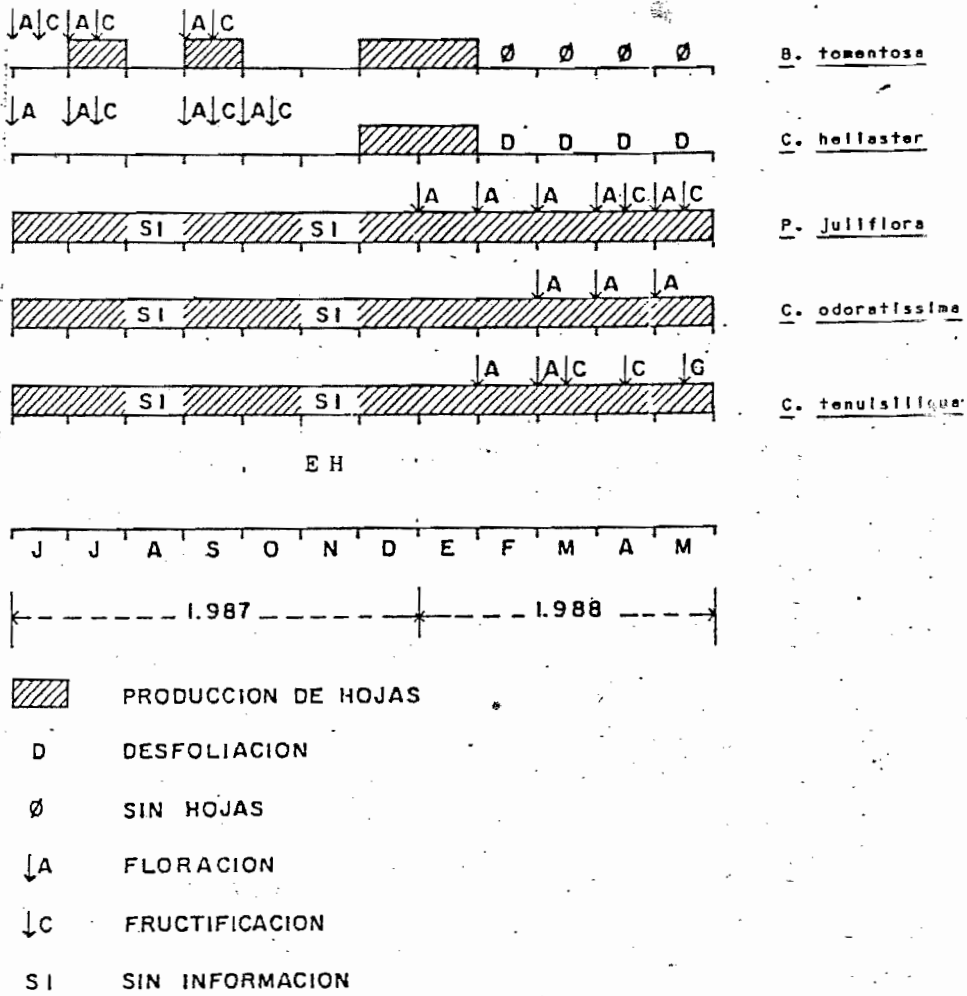


Figura 7: Comportamiento fenológico durante el período de muestreo de las especies *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster*, *Bursera tomentosa*, integrantes de la comunidad calcícola de El Imujo, Paraguaná.

formación de hojas hacia finales de la época húmeda, cuando ocurre la máxima cobertura, a partir de allí comienza un periodo de defoliación progresivo, encontrándose para el mes de marzo apenas un tercio de la cobertura exhibida durante los picos de formación, las hojas cambian paulatinamente de coloración desde verde intenso hasta tonalidades rojizas, probablemente asociado a la abscisión foliar. La floración ocurre a mediados de la sequía durante los meses de mayo, junio y julio, la fructificación ocurre al final de la época seca.

*Bursera tomentosa* presentó máximos de producción foliar al inicio de la época de lluvia además de un pico de formación de hojas durante la sequía asociado a lluvias ocasionales, aunque estas hojas se pierden durante el mismo periodo seco. Esta especie exhibe defoliación completa al inicio de la sequía, pudiendo prolongarse esta fenofase durante cuatro a cinco meses. Los periodos de floración ocurrieron durante lapsos muy cortos posteriores a la formación de hojas, independientes de la época.

#### D. DISCUSION

En las zonas áridas, donde se encuentra ubicada el área de estudio, el desbalance existente entre la evaporación y la precipitación evidencia una limitación en cuanto al agua disponible para el desarrollo de la vegetación, sin embargo existe cierto efecto amortiguador debido a la existencia de suelos Franco arcillo arenosos, lo cual en

épocas de buen suministro de agua permite una mejor disponibilidad de agua para las plantas.

En este sentido, se ha señalado que en las zonas áridas los suelos arenosos mantienen una vegetación más productiva frente a los suelos arcillosos, debido principalmente a la menor fuerza con la cual retienen las moléculas de agua. (Medina, 1977) En nuestro caso el hecho de tener texturas intermedias no parece ser tan crítico para la vegetación; de hecho se observó una recuperación de la cubierta vegetal durante la época de lluvia, tanto a nivel del estrato bajo como el arbóreo.

La comunidad estudiada presenta diferencias en cuanto a la dominancia, aunque las especies acompañantes son comunes a ambos lados de la carretera, tal condición puede ser atribuible tanto a características del suelo la cuales favorecen la implantación de especies distintas como a diferencias de microrrelieve y drenaje. En la parte de bosque donde domina *Caesalpinia mollis* (Parcela B), efectivamente las condiciones hídricas parecen ser más favorables, ya que a lo largo del periodo de estudio, en muchas especies caducifolias se observó retardo en la caída de las hojas, situaciones similares fueron observadas por Hartshorn (1983) en bosques deciduos de Costa Rica.

En cuanto a la presencia de *Croton heliaster*, Mateucci (1987) ha sugerido que las formaciones donde esta especie es dominante en las planicies, son relictos de antiguos bosques estacionales; justamente adyacente al area de estudio se encontró un ejemplar de *Guajacum officinale* con

95.5 cm de DAP. Es de hacer notar que la mayoría de los individuos, especialmente los de las especies dominantes, presentan poco desarrollo de sus troncos, lo que nos haría pensar que específicamente el área de estudio se encuentra en una etapa sucesional, producto de la presión humana que existió en la zona en el pasado, aunque al respecto no existen evidencias fehacientes. En todo caso, la zona en general, constituye un mosaico de diversas etapas sucesionales, incluyendo probablemente relictos de antiguos bosques.

La diversidad, abundancia y familias representadas coinciden con lo señalado por Sarmiento (1976) y Winfield (1985).

En cuanto al periodo de floración, durante la sequía coincide con lo encontrado por Marín (1976) en especies similares. Medina et al (1985) han encontrado que existen especies que no forman hojas sino hasta bien entrado el periodo de lluvias, tal es el caso de *Bourreria cumanensis*, en nuestro caso *Croton heliaster* coincide con este patrón. Es importante resaltar, que esta especie no llega a quedar completamente defoliada como es el caso de *Bursera tomentosa*, en la cual se observó que pierde sus hojas rápidamente al inicio de la sequía, pero si ocurren lluvias ocasionales, inmediatamente, se producen hojas, las cuales pueden perderse durante el mismo periodo seco, resultados similares fueron encontrados por Olivares (1987) para *Bursera simaruba* y Díaz (1984) para *Pereskia guamacho*.

Medina y colaboradores (1985) han señalado que las especies que comienzan a desarrollar hojas antes de la época de lluvias son las de tallos suculentos. Esta disociación entre producción de hojas y disponibilidad de agua probablemente se debe a la presencia de ritmos de crecimiento independientes del régimen hídrico, posibles por la acumulación de agua en los tallos (Medina et al, 1984).

Finalmente, dentro del área censada es interesante destacar que de 18 especies distintas, solamente 4 resultaron perennifolias, el resto está constituido por 2 caducifolias facultativas, 3 xerofíticas y las restantes caducifolias.

En el caso particular de las perennifolias, éstas por especie constituyen solamente el 22 %, representadas en dos familias: Capparaceae (*Capparis tenuisiliqua*, *C. odoratissima* y *C. linearis*) y Teophrastaceae (*Jacquinia aristata*).

Se ha señalado en la literatura que las zonas áridas se caracterizan por una abundancia de especies caducifolias, respecto a las perennifolias, sin embargo a pesar de la baja diversidad, hay que tomar en cuenta el valor importancia de cada una de las especies perennifolias tiene dentro de la comunidad, que aunque en ningún momento supera a los valores alcanzados para las caducifolias, representan un componente importante dentro de la comunidad que estudiamos. Además observaciones preliminares realizadas a lo largo del periodo de estudio, nos indican

que especies que en un sitio se comportan como perennifolias y en nuestra área de estudio, debido muy probablemente a las condiciones ambientales extremas, exhiben un comportamiento de lo que han llamado caducifolias facultativas, tal es el caso de *Prosopis juliflora*, como ya fue señalado; otra especie como *Croton heliaster*, típicamente del grupo de las caducifolias, en ocasiones retardan la caída de sus hojas, o no presenta la defoliación, parece ocurrir que muchas de las especies que están mejor representadas en el área son realmente un continuo de características de ambas formas de vida.

Estudios detallados, en cuanto a la tasa de recambio y producción foliar ilustrarían en forma definitiva la dinámica de esta comunidad.

### III. MECANISMOS DE REGULACION DE BALANCE HIDRICO EN UNA COMUNIDAD CALCICOLA.

#### A. INTRODUCCION

La influencia del déficit hídrico en el desarrollo, estructura y función de las plantas estará condicionada por la forma como interactúan tanto el potencial hídrico como el potencial osmótico para mantener el potencial de turgor favorable (Robichaux et al, 1984). En ambientes áridos y semiáridos tropicales, esto adquiere gran importancia, ya que generalmente existe una tendencia al déficit hídrico en el suelo (Rorison y Robinson, 1984), aunado a las características que ya han sido mencionadas como lo son la alta demanda evaporativa, baja disponibilidad de agua, altas temperaturas y elevados contenidos de sales (Medina et al, 1984). Los mecanismos mediante los cuales las plantas estabilizan el agua interna contra los cambios en el régimen de agua externa tienen alto valor adaptativo (Roberts et al, 1980).

Para describir el flujo de agua en el continuo planta-suelo-atmósfera se ha utilizado un modelo de flujo estacionario, donde el flujo de agua es proporcional al gradiente de potencial hídrico entre el suelo y las hojas e inversamente proporcional a la sumatorias de resistencia que el agua encuentra en su recorrido, de acuerdo con la ecuación:

$$E = \frac{\Delta s}{R_i} - \Delta f \quad (\text{Elfving et al, 1972})$$

donde  $E$  es el flujo de agua que circula desde el suelo hasta las hojas,  $\Delta s - \Delta f$  es el gradiente de potenciales hídricos entre el suelo y las hojas y  $R_i$  las sumatorias de las resistencias que el agua encuentra en su recorrido.

Este modelo describe adecuadamente las características hidráulicas del sistema de conducción de las plantas y predice que para que haya flujo tiene que existir un gradiente de potenciales hídricos, es decir que el potencial de agua en las hojas tiene que ser en valor absoluto mayor que el del agua del suelo (Goldstein et al, 1989).

El mantenimiento del turgor durante los cambios de status hídricos de las plantas aseguran principalmente el crecimiento y la sobrevivencia en habitats extremos (Turner, 1976) donde gran número de especies tienen la capacidad de experimentar ajuste osmótico cuando están sometidos a sequía de cierta duración e intensidad. Este ajuste osmótico se produce como consecuencia de un aumento de la concentración de solutos osmóticamente activos (Tyree y Hammel, 1972; Turner y Jones, 1980), el cual es un mecanismo de alto consumo de energía es un mecanismo que tiende a promover el mantenimiento del turgor (Meinzer et al, 1986) y en consecuencia puede ser considerado una adaptación para prevenir cierre de los estomas, cesación del crecimiento así como otras actividades fisiológicas de las plantas (Hsiao et al, 1976).

Para determinar la capacidad de ajuste osmótico se utiliza el potencial osmótico en el punto de máxima satu-

ración ( $\bar{\delta} \pi^{100}$ ) o en el de pérdida de turgor ( $\bar{\delta} \pi^{\circ}$ ) parámetros que se determinan mediante la técnica de las curvas presión volumen (CPV) (Tyree y Hammel, 1972; Tyree y Ritcher, 1981). Se ha considerado que los valores más negativos en cualquiera de los dos componentes durante la época de sequía, corresponde a una medida de la habilidad de la planta para exhibir ajuste osmótico y por lo tanto mantener parcialmente el turgor en sus tejidos.

Por otra parte, el grado de elasticidad o de rigidez de las paredes celulares, depende de las propiedades estructurales de los tejidos así como de las paredes de las células individuales (Goldstein et al, 1989). Un buen estimador del grado de elasticidad y rigidez de las paredes celulares de un tejido es el módulo de elasticidad (Tyree y Jarvis, 1982):

$$E = \frac{sPv}{sv}$$

donde E es el parámetro de proporcionalidad entre los cambios observados en el potencial de turgor (P) y los cambios en el volumen de agua simplásmica (sv/v), cuanto más elásticas son las paredes de las células, menor es el valor de E (Goldstein et al, 1989). El valor del módulo no permanece constante durante la vida útil de las hojas y varía estacionalmente de acuerdo con las condiciones ambientales (Roberts et al, 1981; Calkin y Percy, 1984).

Adicionalmente, se sabe que la temperatura, la humedad relativa, la velocidad del viento y la disponibilidad de agua en el suelo afectan la conductancia foliar incidiendo

sobre la transpiración y el balance hídrico de las plantas (Elfving et al, 1972). La medición de estos factores bajo condiciones naturales resulta particularmente complicado debido a la interpretación de las interacciones entre ellos, variabilidad del ambiente, ritmos endógenos que afectan independientemente del curso ambiental, etc (Tenhunen et al, 1987).

Las condiciones de luz y déficit hídrico son de gran importancia para determinar el grado de apertura estomática (Tenhunen et al, 1987). Específicamente, el control estomático consiste en la regulación del intercambio de vapor de agua y dióxido de carbono a nivel foliar (Jones, 1985) y representa un compromiso, donde apertura significa fijación de carbono para la fotosíntesis y pérdida de agua por transpiración, facilitando el enfriamiento y evitando el daño térmico cuando existen temperaturas muy elevadas, en tanto que cierre implica conservación de agua para reducir los riesgos de deshidratación (Tenhunen et al, 1987).

En el presente capítulo se analizaron para las especies seleccionadas, los cambios tanto diurnos como estacionales en los diversos parámetros que conforman las relaciones hídricas, evaluando las implicaciones que tiene la alta concentración del calcio en el suelo, en la regulación osmótica a nivel foliar.

## B. METODOLOGIA

Durante el período de abril de 1987 a junio de 1988, mensualmente el primer año y bimensual el segundo año siguió el curso diurno de las variables microclimáticas a intervalos de una hora, la conductancia foliar y la transpiración cada dos horas.

### 1. Variables Microclimáticas

#### a. Humedad relativa

La Humedad Relativa ambiental (HR) se calculó a partir de las diferencias entre la lectura del termómetro seco y el húmedo, obtenido de un psicrómetro de aspiración tipo Assman, mediante Tablas suministradas por el fabricante.

#### b. Radiación solar

La radiación solar fue medida con un radiómetro LI-cor modelo LI-185B, se usaron los siguientes sensores Quantun Q8872 para plena exposición y un integrador de línea de un metro LQA 0576, dentro del bosque.

## 2. Variables de Respuesta de las plantas

### a. Conductancia estomática, Temperatura foliar y Transpiración.

En hojas adultas con orientación similar, se midió la conductancia estomática foliar (gs), la transpiración (T) y la temperatura foliar (tf), con un porómetro de estado estable (LI-cor 1600), el cual suministra la lectura para gs expresada en  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , para T como  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  y para la temperatura en °C. Se efectuaron cuatro mediciones por especie, cada dos horas, siguiendo las especificaciones de Slavic (1974) y las del manual de operación del porómetro de estado estable (LI-COR, 1984).

### b. Potencial hídrico foliar y sus componentes

Debido a las condiciones ambientales extremas del área de estudio ya mencionadas, se estimó el potencial hídrico ( $\bar{\psi}_h$ ) y sus componentes mediante dos metodologías distintas, los cursos diurnos y las curvas presión - volumen, mientras que el potencial osmótico ( $\bar{\psi}_\pi$ ) se evaluó mediante el método crioscópico, en el jugo vacuolar, todo esto con el fin de establecer cual de estas técnicas resultaba la más adecuada para estudiar las relaciones hídricas de las distintas especies que coexisten en el área.

## i. Cursos diurnos de Potencial hídrico

Cursos diurnos de potencial hídrico se realizaron mensualmente, con una cámara de presión PMS 600 (Scholander et al, 1965). Se tomaron hojas de edad similar y se desecharon las senescentes y/o los primordios foliares. En la cámara de presión se aplica una tensión positiva similar a la del agua contenida en el xilema, cuando las presiones se igualan, esta aparece en la superficie cortada. La columna del agua se retira debido a que en el tubo xilemático la presión es igual pero negativa. Se realizaron tres réplicas de cada medición, entre los individuos marcados.

## ii. Curvas Presión - Volumen (CPV)

Esta técnica propuesta por Tyree y Hammel (1972) permite la estimación de varios parámetros de las relaciones hídricas y componentes del potencial hídrico que pueden ayudar a explicar ciertos mecanismos fisiológicos que le permiten a las plantas sobrevivir en diversos ambientes.

Los parámetros estimados mediante este método son:

- $\bar{\pi}^{100}$  potencial osmótico de saturación
- $\bar{\pi}^{\circ}$  potencial en el punto de pérdida de turgor
- CRH ° contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor
- $\bar{\pi}_p$  potencial de turgor
- $V_o$  volumen de agua simplásmica

Va volumen de agua apoplásmica

E módulo de elasticidad

Esta curva presenta dos fases:

- una curvilínea (exponencial negativa), la cual corresponde a una rápida disminución del  $\Delta p$  a pequeñas pérdidas de agua, esto puede expresarse como volumen, peso o contenido de humedad.
- una lineal, donde las pérdidas de agua son grandes respecto a las pérdidas de potencial de turgor. Los puntos se ajustan a la ecuación de la recta  $\Delta h = a + b V_e$  donde  $\Delta h$  representa el potencial hídrico,  $V_e$  el volumen extraído y  $a, b$  son constantes.

Para generar la curva PV se cortaron cinco ramas y se introdujeron en un recipiente con agua; los extremos terminales se recortaron dentro del agua para impedir la formación de burbujas de aire dentro de xilema, se cubrieron con bolsas de polietileno, posteriormente, se hidrataron durante 24 horas, se mantuvieron en el laboratorio a temperatura ambiente.

La curva PV se generó de la manera siguiente:

1. Se cortó el extremo sumergido de la rama y se eliminó el exceso de agua.
2. Se determinó el peso de saturación de la rama y se inserta en el tapón de goma.
3. Se introdujo en la cámara de presión, con una lupa se observó el extremo cortado de la rama que sobresale, au-

mentando la presión lentamente, hasta que sale la gota, se tomó esa lectura.

4. Se liberó el gas disminuyendo lentamente la presión, se sacó la rama, se pesó y se dejó transpirar libremente, se repitieron los pasos 3 y 4, hasta completar la curva.

5. Se determinó peso seco de la rama.

Adicionalmente, se generaron curvas Presión - Volumen con muestras a diferentes periodos de hidratación (0, 6 horas), siguiendo el mismo procedimiento señalado. En el caso de las ramas no hidratadas, estas fueron cortadas al amanecer, cuando se supone que los potenciales son menos negativos, inmediatamente después que fueron cortadas, se colocaron en bolsas de polietileno, las cuales se comprimieron al mínimo para eliminar los espacios de aire.

En este caso particular, lo que se determinó fue el  $\bar{\psi}_{n100}$ , ya que nos encontramos en la fase lineal de la curva; partiendo de allí se obtuvo el  $\bar{\psi}_{n^{\circ}}$ . El Contenido Relativo de Humedad (CRH $^{\circ}$ ) en el punto de pérdida de turgor, se consigue tomando el peso hidratado/peso seco de muestras hidratadas paralelas tomadas el mismo día.

Estas curvas adicionales se realizaron cuando se observó que los valores de potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor, estimados en las curvas de muestras hidratadas, eran siempre mucho menos negativos que los valores del potencial hídrico de los cursos diarios, lo cual sugería que estas especies se mantenían constantemen-

te en turgor cero.

Para el cálculo del módulo de elasticidad se utilizó la ecuación:

$$e = CRH (t_{lp}) * \tan a \text{ (Warren - Wilson, 1976)}$$

donde  $a$  es la pendiente de la relación lineal entre el potencial de turgor y el Contenido Relativo de Humedad (CRH);  $t_{lp}$  es el punto de pérdida de turgor, esta ecuación fue la que mejor se adaptó a los valores obtenidos de las curvas presión - volumen.

### c. Potencial Osmótico

La estimación del potencial osmótico se realizó mediante el método crioscópico (Slavic, 1974) medido en el contenido del jugo vacuolar, previa muerte del tejido por congelación. Las muestras fueron tomadas a las 6:00, 12:00 y 18:00 horas, las partículas de polvo fueron removidas de la superficie foliar utilizando una toalla de papel húmeda y luego una de papel seca (Popp, com personal), además se eliminaron los peciolos y las nervaduras principales, se congelaron en hielo seco. Se midió el potencial osmótico ( $\bar{\pi}$ ) en el jugo vacuolar colocando una gota de líquido (10  $\mu$ l) sobre papel de filtro en la cámara psicrométrica C52 del microvoltmetro Wescor HR-33T. Se tomaron muestras por duplicado y se hicieron tres lecturas por muestra.

Además, para cada una de las especies se estimó la contribución de cada catión al potencial osmótico utili-

zando la ecuación de Van't Hoff :  $P = CRT$

donde  $C = n/V$  es la concentración de soluto por litro de solución,  $R$  es la Constante Universal de los gases  $0.082056 \text{ l*atm/K*mol}$  y  $T$  la temperatura.

La concentración de cada uno de los cationes se determinó por Absorción Atómica ( $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{++}$  y  $\text{Na}^+$ ), partiendo de las muestras donde se evaluó el potencial osmótico. Se determinó también la concentración de los carbohidratos solubles mediante el método de la antrona (Hassid y Neufeld, 1964) y la concentración de oxalatos solubles de acuerdo con Paech y Tracey (1955). Los resultados se expresan en MPa.

d. Diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire ( $DPV_{h-a}$ ).

La diferencia entre la presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja y la presión ambiental se estimó mediante la fórmula:

$$DPV = e_s - e$$

donde "es" corresponde a la presión de vapor de saturación a una determinada temperatura ambiental y "e" representa la presión de vapor en el momento considerado,  $e = (e_s \times HR/100)$  donde "es" se consigue en las tablas con la temperatura del aire. El  $DPV_{h-a} = e_{\text{hoja}} - e$ , donde  $e_{\text{hoja}}$  se consigue asumiendo saturación de vapor en los espacios

intercelulares a la temperatura foliar.

#### e. Flujo de agua y Fluctuaciones del Potencial hídrico

Se calculó la resistencia al flujo de agua, mediante el estudio de las pendientes, cuando se graficó la transpiración ( $T$ ) contra el potencial hídrico ( $\bar{\psi}_h$ ), ya que se ha considerado que esta representa una magnitud de la resistencia (Boyer, 1974; Camacho et al, 1974). Para la elaboración de estas curvas se emplearon los valores de los parámetros señalados que cumplieran con la condición de aumento de la transpiración con disminución del potencial hídrico, para eliminar los efectos de histéresis durante la fase de recuperación (Goldstein et al, 1986).

#### d. Tratamiento estadístico

El análisis de varianza multifactorial se realizó, de acuerdo con el paquete estadístico SPSS/PC+ con un Test de Significancia multivariante de Hottelings y un F-test univariante. Se evaluaron como factor A la época y como factor B las especies, las variables evaluadas fueron potencial osmótico ( $\bar{\psi}_\pi$ ), potencial hídrico ( $\bar{\psi}_h$ ), Conductancia ( $g_s$ ) y Transpiración ( $T$ ).

## C. RESULTADOS

### 1. Variables Microclimáticas

De las mediciones periódicas mensuales y bimensuales (ver anexos), de acuerdo con la disponibilidad de la información, se escogió para cada especie, un día típico de la época seca (ES) y otro de la húmeda (EH). Así tenemos que para *Capparis odoratissima* correspondió el día 21.03.88 (ES) y el 03.12.87 (EH); para *Capparis tenuisiliqua* el día 01.06.88 (ES) y 07.12.88 (EH); para *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa* 19.06.87 (ES) y 02.12.87 (EH).

En las figuras 8, 9, 10 y 11, se presentan los cursos diurnos de las variables microclimáticas (Temperatura del aire (Ta), Humedad Relativa (RH) y la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) y de las variables de respuesta de las plantas para las especies: *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa* en los días señalados.

Podemos observar que en todos los casos las temperaturas del aire para los días en las épocas contrastantes difieren significativamente, además las variaciones a lo largo de un día alcanzaron hasta 7 °C. Como era de esperarse, la Humedad Relativa resultó mayor y la Radiación fotosintéticamente activa menor en el día de la época húmeda.

# *Capparis tenuisiliqua*

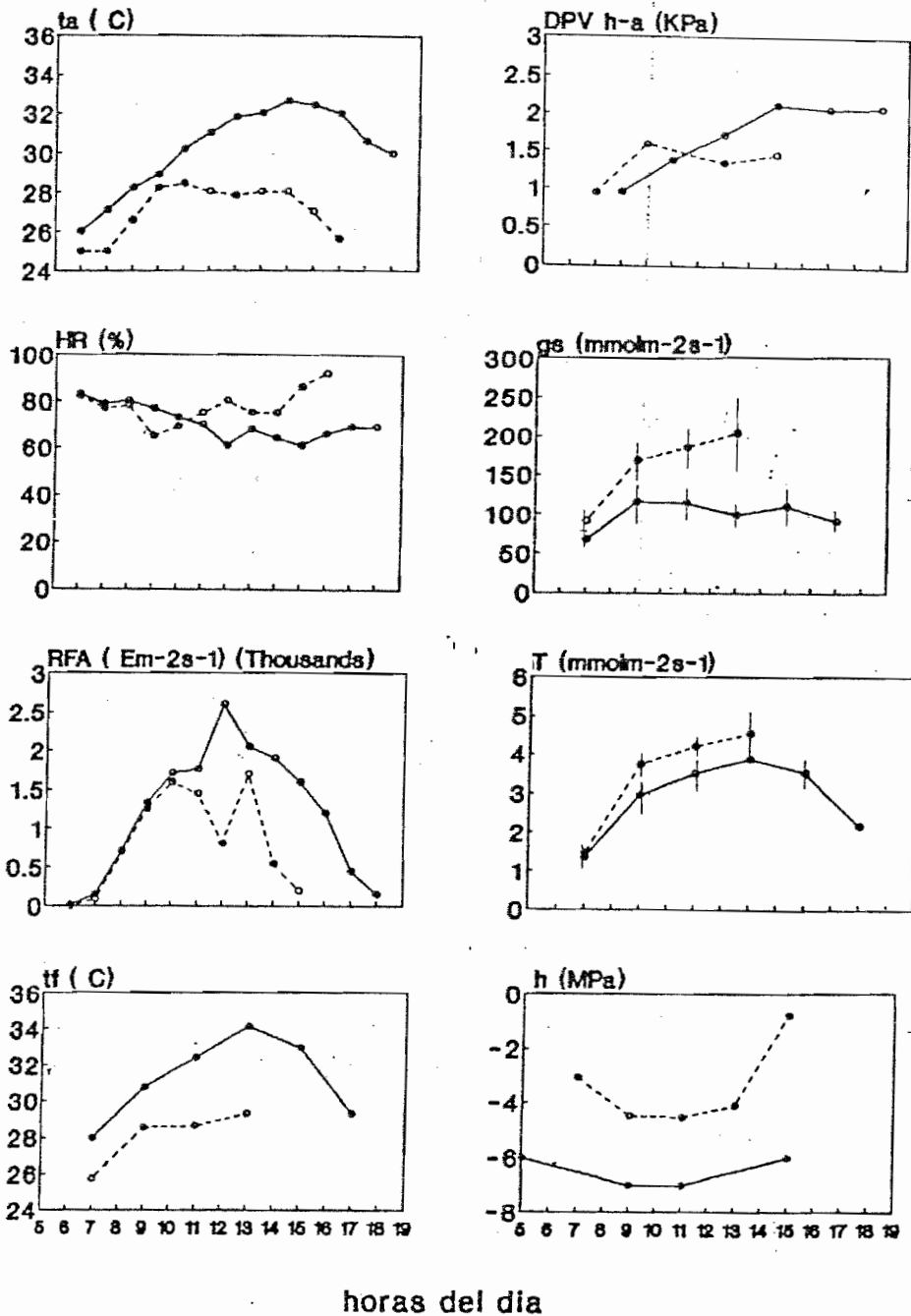


Figura 8: Cursos diurnos de los parámetros: Temperatura del aire ( $t_a$ ), Humedad Relativa (HR), Radiación Fotosintéticamente activa (RFA), Temperatura foliar ( $t_f$ ), Déficit de presión de Vapor ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia ( $g_s$ ), Transpiración (T) y Potencial hídrico (Uh) para un día de la época seca (—)(01.06.88) y un día de la época húmeda (---)(07.12.88) en *Capparis tenuisiliqua*.

# *Capparis odoratissima*

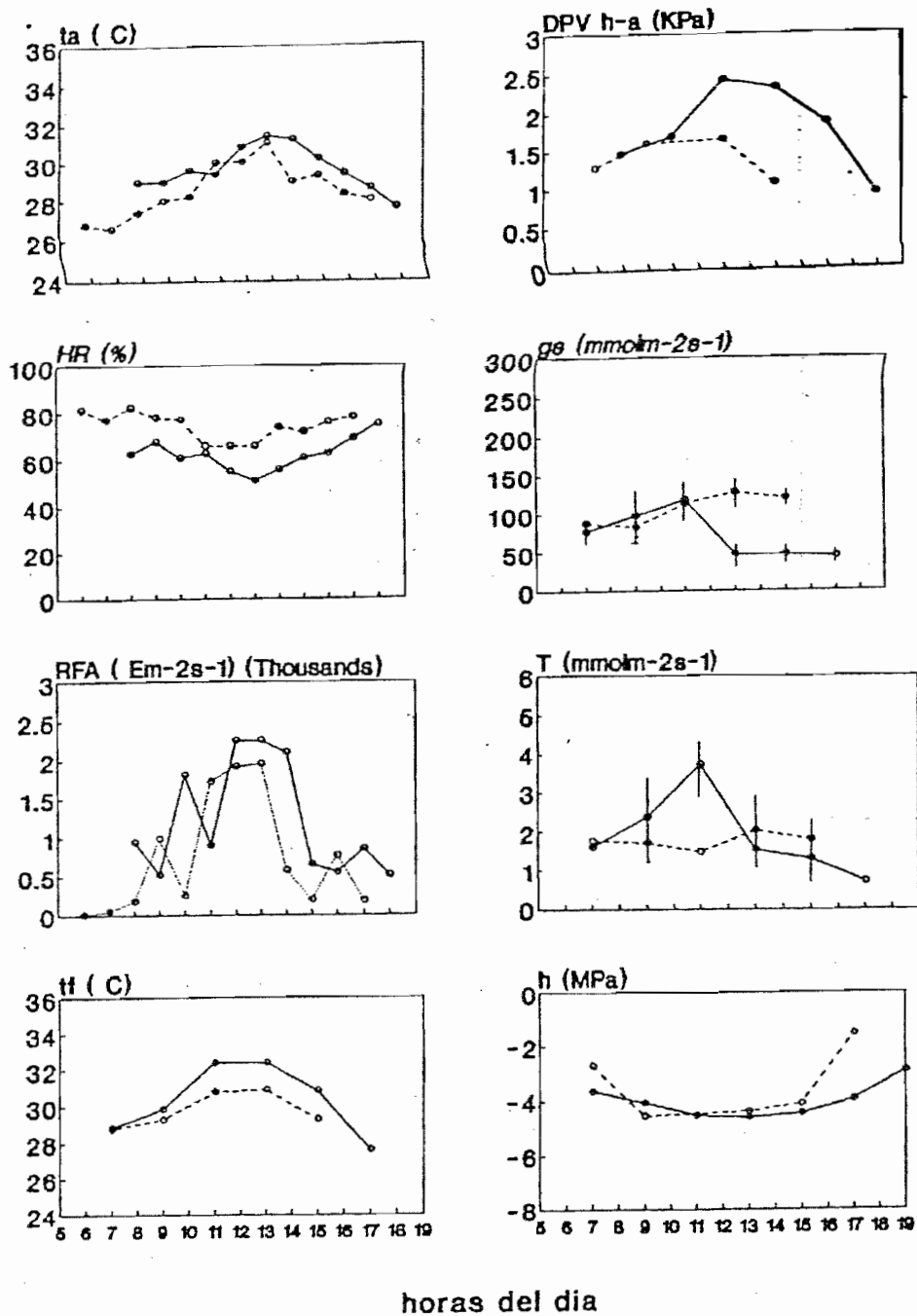


Figura 9: Cursos diurnos de los parámetros: Temperatura del aire ( $t_a$ ), Humedad Relativa (HR), Radiación Fotosintéticamente activa (RFA), Temperatura foliar ( $t_f$ ), Déficit de presión de Vapor ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia ( $g_s$ ), Transpiración (T) y Potencial hídrico ( $U_h$ ) para un día de la época seca (—) (21.03.88) y un día de la época húmeda (- -) (03.12.87) en *Capparis odoratissima*.

# Croton heliaster

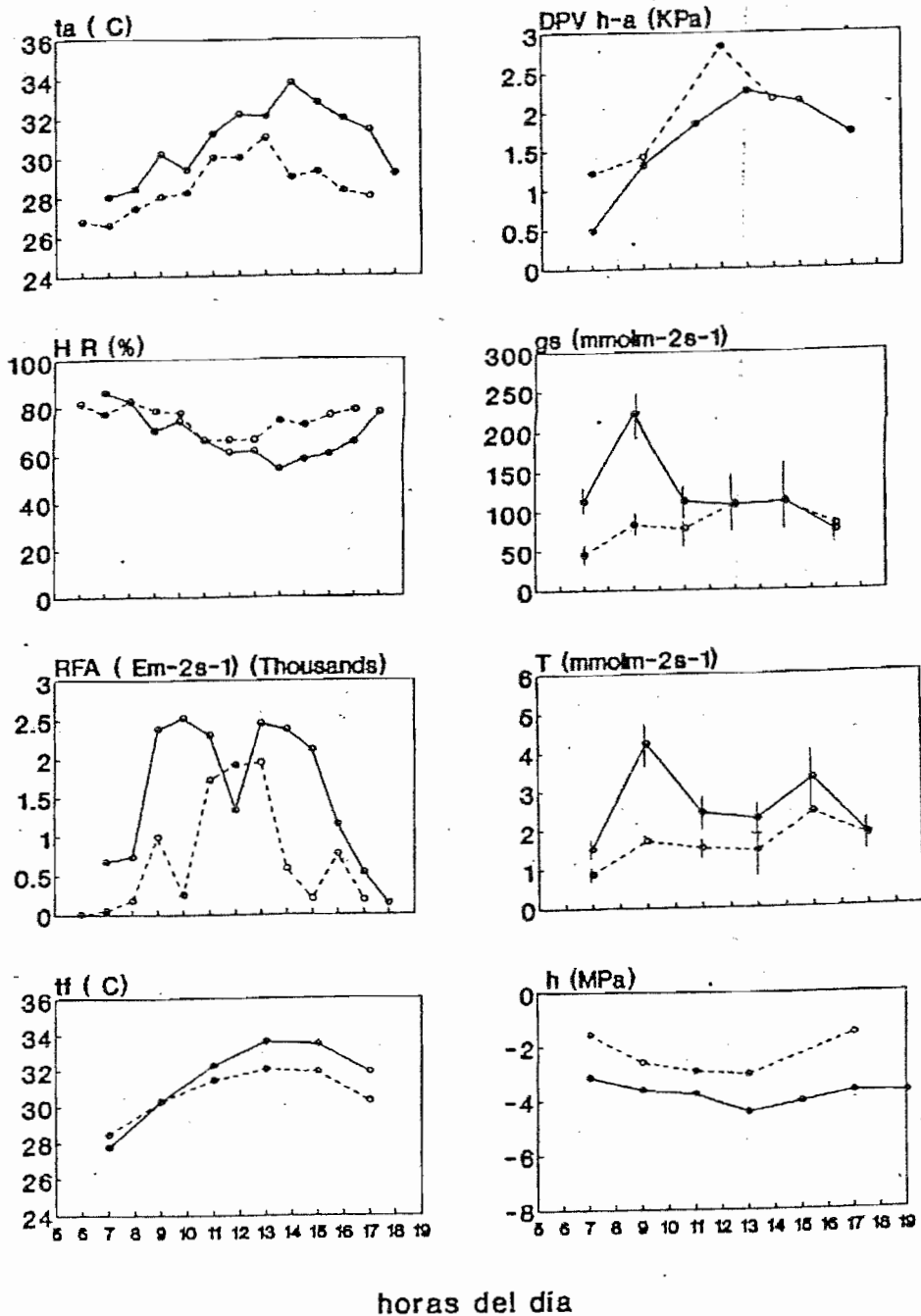


Figura 10: Cursos diurnos de los parámetros: Temperatura del aire ( $t_a$ ), Humedad Relativa (HR), Radiación Fotosintéticamente activa (RFA), Temperatura foliar ( $t_f$ ), Déficit de presión de Vapor ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia ( $g_s$ ), Transpiración ( $T$ ) y Potencial hídrico ( $U_h$ ) para un día de la época seca (—) (19.06.87) y un día de la época húmeda (---) (03.12.87) en *Croton heliaster*.

# Bursera tomentosa

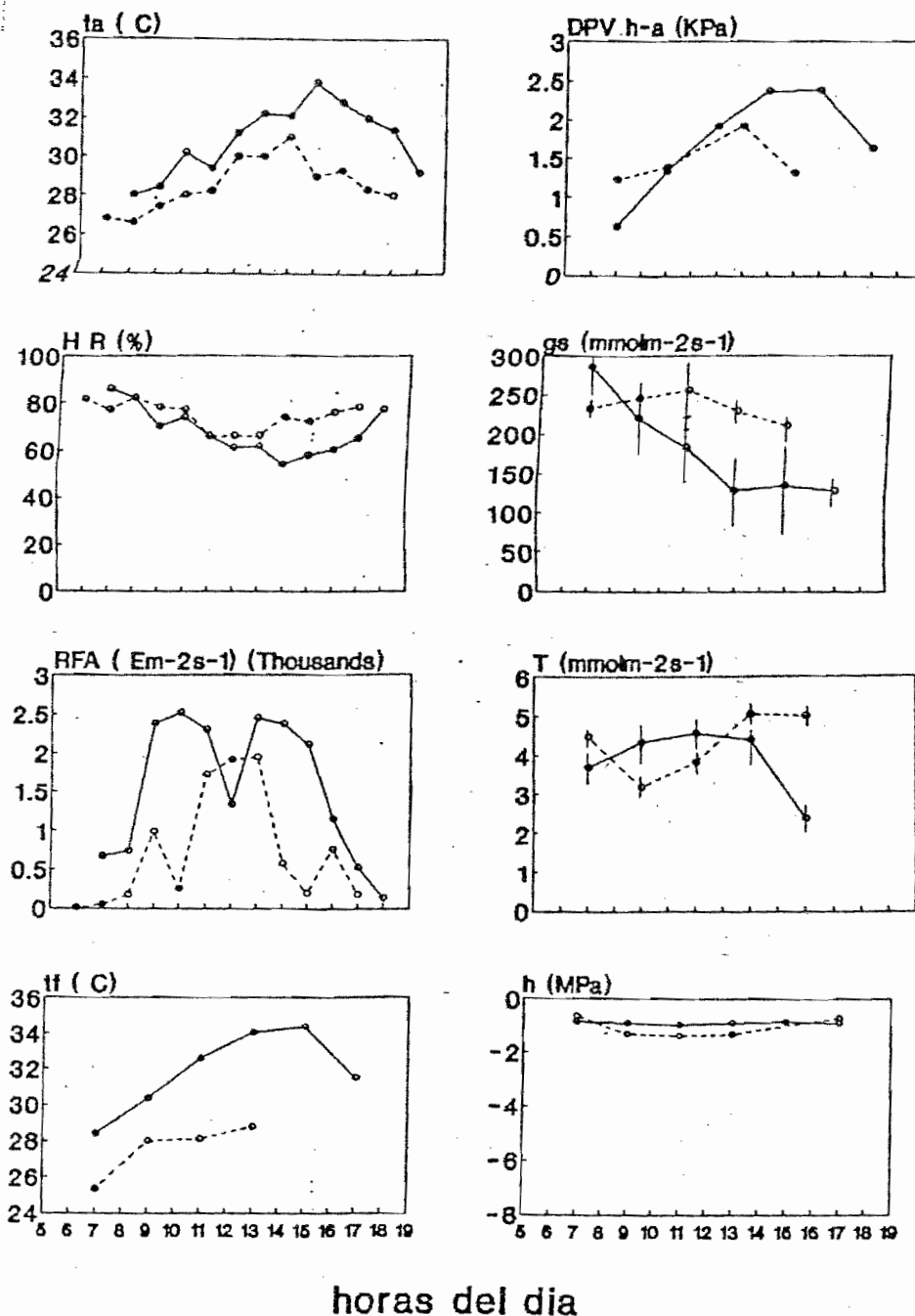


Figura 11: Cursos diurnos de los parámetros: Temperatura del aire ( $t_a$ ), Humedad Relativa (HR), Radiación Fotosintéticamente activa (RFA), Temperatura foliar ( $t_f$ ), Déficit de presión de Vapor ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia ( $g_s$ ), Transpiración (T) y Potencial hídrico (Uh) para un día de la época seca (—) (19.06.87) y un día de la época húmeda (---) (03.12.87) en *Bursera tomentosa*.

## 2. Variables de Respuesta de las Plantas

En las Figuras antes señaladas se presentan los cursos diurnos de diferencia de presión de vapor de agua en las hojas y el aire (DPV), potencial hídrico ( $\bar{h}$ ), conductancia (gs) y transpiración (T), para cada una de las especies estudiadas.

En las especies perennifolias *Capparis tenuisiliqua* y *Capparis odoratissima* (figuras 8 y 9) el DPV en las horas de la tarde presentaron magnitudes menores que las especies caducifolias (figuras 10 y 11), en un rango comprendido entre 0.4 y 2.37 KPa. *C. odoratissima* (figura 9), presentó valores bajos y muy constantes para el día de lluvia, debido a la arquitectura de las hojas y grado de inclinación. Durante el día de la época seca, se observó claramente que las conductancias son menores debido a mayores Déficit de Presión de Vapor hoja - aire.

En *Capparis tenuisiliqua*, durante el día de la época húmeda, las variaciones de DPV están amortiguadas en estas hojas esclerófilas. En general, para las perennifolias durante la estación seca las conductancias fueron menores y más sensibles al  $DPV_{h-a}$ , mientras que durante la época húmeda fueron mayores y menos sensibles, de acuerdo con esto encontramos que la conductancia foliar aumentó levemente hasta  $184 \text{ umolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  en *Capparis tenuisiliqua* y en el caso de *Capparis odoratissima* se mantuvo más constante ( $80\text{-}100 \text{ umolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) (figuras 8 y 9).

Para *Capparis odoratissima* (figura 9), durante el día

de la época húmeda, el potencial hídrico inicial disminuyó a lo largo del día, desde -2.1 a -5.3 MPa, recuperándose en forma notable en las horas de la tarde, manteniéndose entre -2.0 y -2.7 MPa, no así para el día de la época más seca, donde no se observó la recuperación, ni siquiera durante la noche ya que los potenciales en el amanecer se ubicaron en valores alrededor de -3 MPa.

En la época seca el potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) en *Capparis tenuisiliqua* (figura 8) se presentó notablemente negativo, se registraron durante unas seis horas valores de potencial hídrico menores a -7 MPa, no detectables con la bomba de presión disponible. Durante el día de la época de lluvia, el potencial fue mayor, variando entre -0.8 a -4.533 MPa; para algunos muestreos en días distintos durante la época húmeda fue común que los potenciales alcanzaran valores no detectables con la bomba de presión disponible.

En el ciclo diurno de la época seca se observaron en *Capparis odoratissima* (figura 9) y en *Croton heliaster* (figura 10) máximas conductancia y transpiración a las 7:00 horas, momento a partir del cual ocurre el cierre estomático paulatino y disminución de la transpiración hacia el final del día.

La especie caducifolia, *Croton heliaster* (figura 10) presentó los DPV mayores en un rango de 0.5 a 3 KPa, estos fueron máximos entre las 9 y las 17 horas, a partir de lo cual disminuyó lentamente. Se puede observar claramente

que el potencial hídrico se recuperó durante el día correspondiente a la época húmeda, tal como se detectó en las especies perennifolias. Tanto en las curvas de conductancia como en la transpiración se observó cierta tendencia bimodal, que se acentuó en la época de sequía indicando probablemente una apertura estomática en las horas de la tarde.

*Bursera tomentosa* (figura 11), se comportó de manera diferente, con  $DPV_{h-a}$  similar a las otras especies, sin embargo su potenciales hídricos fueron altos ubicados durante todo el año alrededor de  $-1$  MPa, con muy pocas variaciones, además la conductancia resultó ser la más alta con valores comprendidos entre  $100 \text{ umolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  y  $285 \text{ umolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Durante el día de la época seca la transpiración y la conductancia fueron más altas, pero cuando se estabilizó la conductancia, la transpiración comenzó a disminuir. Para el día de la época lluviosa, la conductancia se mantuvo en valores altos pero muy constantes durante todo el día, con un muy leve descenso durante la tarde, en tanto que la transpiración aumentó durante todo el día estabilizándose en la tarde en valores más altos a los registrados en la mañana.

### 3. Variaciones Estacionales

En la Figura 12 se presentaron los valores del potencial hídrico mínimo ( $\bar{\psi}_h \text{ min}$ ) y potencial hídrico base ( $\bar{\psi}_h \text{ base}$ ), temprano en la mañana, para las tres especies perennifolias. *Capparis odoratissima* y *Prosopis juliflora*,

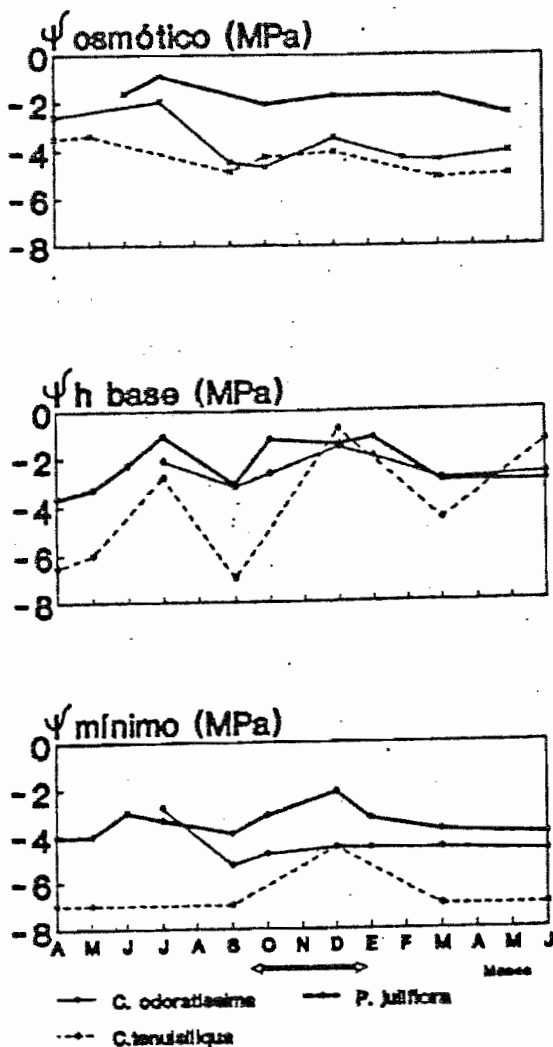


Figura 12: Cursos Estacionales de Potencial osmótico ( $\psi_r$ ), Potencial hídrico temprano en la mañana ( $\psi_h$  base) y Potencial hídrico mínimo ( $\psi_h$  min), desde abril 1987 a diciembre 1988 para *Capparis tenuisiliqua* (---), *Capparis odoratissima* (—) y *Prosopis juliflora* (—). Ausencia de barras indica que la desviación típica era menor que el símbolo, el segmento inferior indica la longitud de la época húmeda (E H).

muestraron valores más altos durante la época húmeda. Es importante señalar, que en las curvas se muestra un máximo en el mes de julio (época seca) debido a la presencia de un día lluvioso extemporáneo, aquí se pudo observar que existe una rápida recuperación del potencial hídrico ante la disponibilidad de agua. En ambas especies los valores más bajos se encontraron en época de sequía, especialmente en los meses de abril y mayo.

En las caducifolias (figura 13) observamos dos comportamientos distintos. *Bursera tomentosa* mostró muy pocas variaciones a lo largo del periodo de muestreo manteniéndose en valores alrededor de  $-1$  MPa, las diferencias entre el potencial de base y el mínimo fueron muy pequeñas. *Croton heliaster* presentó fluctuaciones de potencial hídrico grandes, con una marcada recuperación de los valores del potencial durante la época húmeda, pero volvió a hacerse crítica inmediatamente después de iniciarse el periodo seco (enero). Es importante señalar que en el día de lluvia extemporáneo se recuperó el potencial pero en menor magnitud que los observados durante la época húmeda.

En las figuras 14 y 15 se muestran los cursos estacionales de la temperatura del aire ( $T_a$ ), la Humedad Relativa (HR), el déficit de presión de vapor de agua entre la hoja y el aire ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia máxima y Transpiración máxima, exhibidas por las especies perennifolias y caducifolias, respectivamente. El  $DPV_{h-a}$  expresado en las gráficas es el resultado de promediar las horas donde la demanda evaporativa es mayor (10 a 16 horas), tal como lo

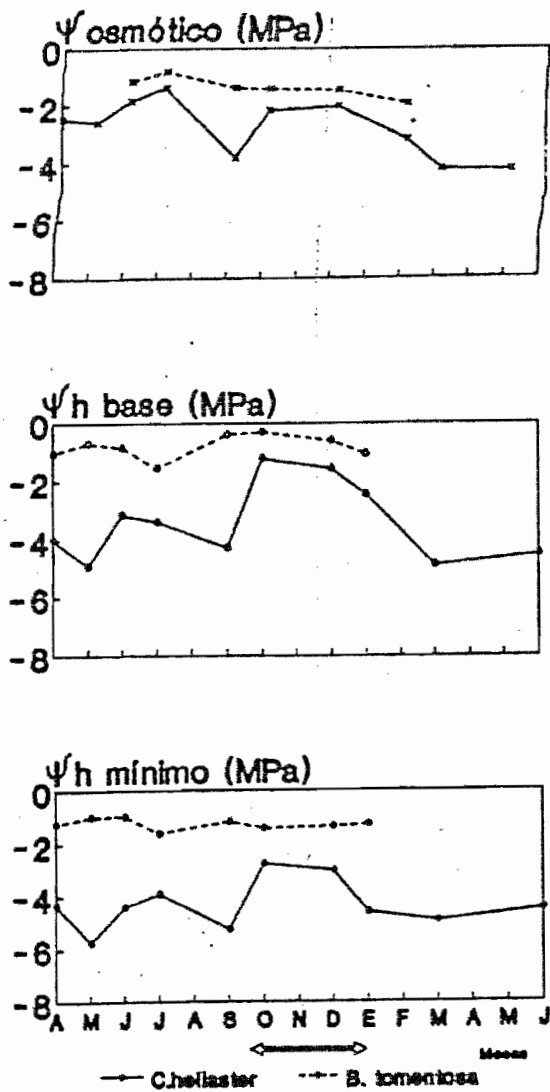


Figura 13: Cursos Estacionales de Potencial osmótico ( $\Psi_{\pi}$ ), Potencial hídrico temprano en la mañana ( $\Psi_{h\ base}$ ) y Potencial hídrico mínimo ( $\Psi_{h\ min}$ ), desde abril 1987 a diciembre 1988 para *Croton heliaster* (—) y *Bursera tomentosa* (---). Ausencia de barras indica que la desviación típica era menor que el símbolo, el segmento inferior indica la longitud de la época húmeda (E H).

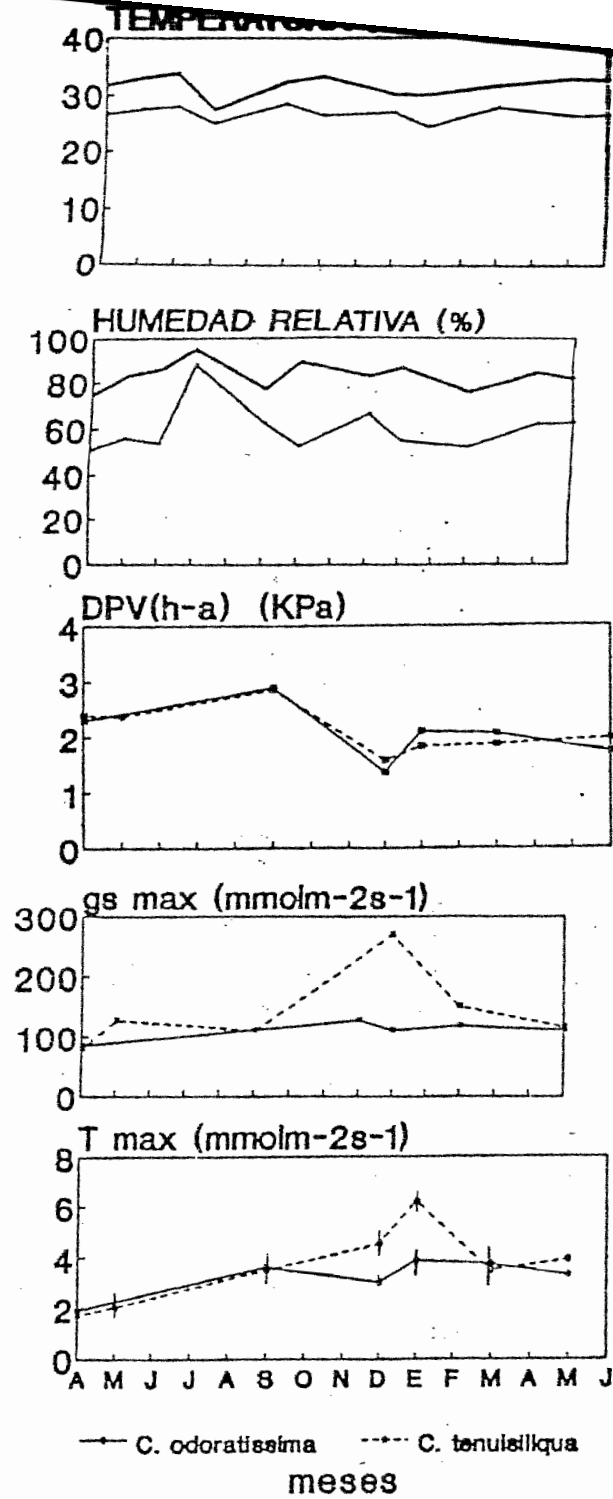


Figura 14: Cursos estacionales de temperatura del aire (ta) y Humedad Relativa (HR) máximos y mínimos, Deficit de Presión de Vapor ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia máxima (gs max) y Transpiración máxima (T max) para las especies *Capparis tenuisiliqua* (---) y *Capparis odoratissima* (—) desde abril 1987 a diciembre 1988. El segmento inferior indica la longitud de la época húmeda (E H).

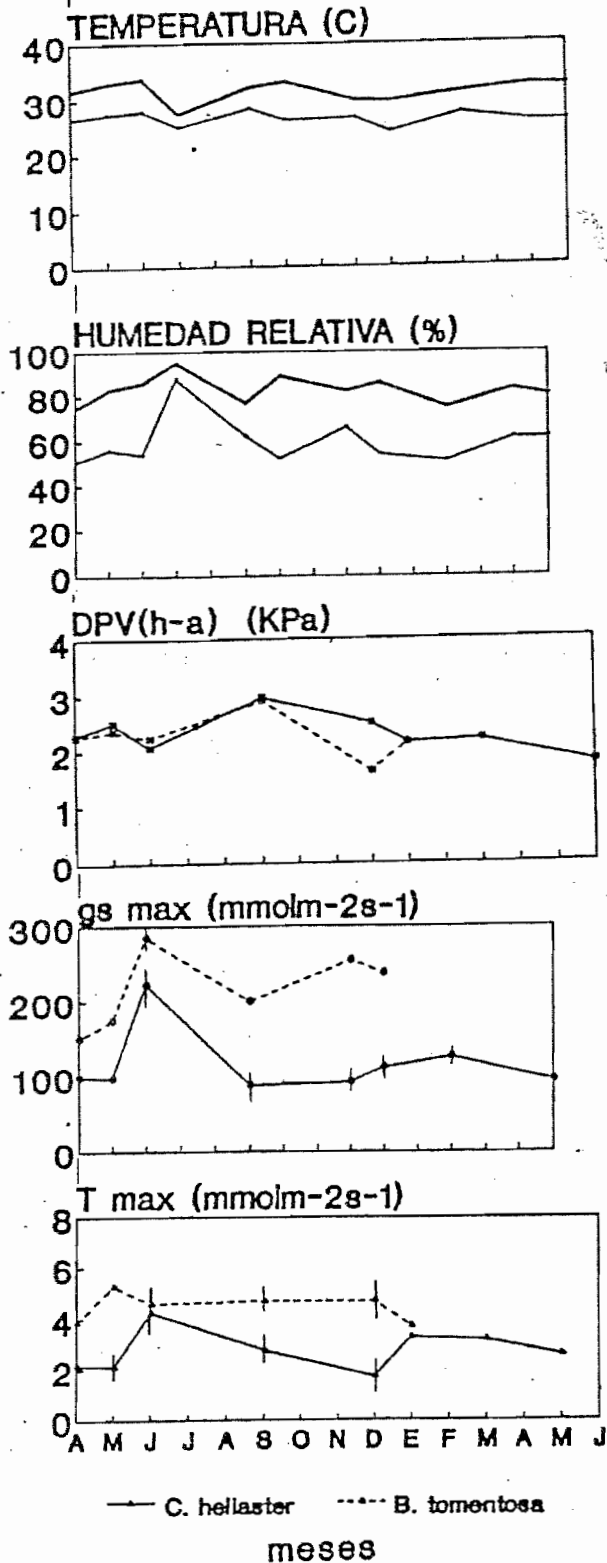


Figura 15: Cursos estacionales de temperatura del aire (ta) y Humedad Relativa (HR) máximos y mínimos, Deficit de Presión de Vapor ( $DPV_{h-a}$ ), Conductancia máxima, ( $gs_{max}$ ) y Transpiración máxima ( $T_{max}$ ) para las especies *Croton heliaster* (—) y *Bursera tomentosa* (---) desde abril 1987 a diciembre 1988. El segmento inferior indica la longitud de la época húmeda (EH).

ha sugerido Goldstein et al, (1986).

En *Capparis tenuisiliqua* y *Capparis odoratissima* (figura 14) la tasa transpiratoria siguió una tendencia paralela a las variaciones del  $DPV_{h-a}$ , lo cual sugiere que al hacerse mayor la diferencia aumenta la tasa transpiratoria, efectivamente cuando observamos las curvas de conductancia máxima, los valores más elevados se encontraron en el período señalado. Para las caducifolias (figura 15), *Croton heliaster* durante la época seca, las curvas del DPV muestran tendencias inversa a las curvas de transpiración, lo cual podría estar asociado a cierto control estomático. En tanto que en *Bursera tomentosa* llama la atención, las elevadas tasas transpiratorias durante todo el año, al igual que en la especie anterior, la transpiración disminuyó al aumentar el  $DPV_{h-a}$ , lo cual se puede asociar con el control estomático, hasta el momento en el cual se pierden las hojas al inicio de la época de sequía.

#### 4. Flujo de Agua y las fluctuaciones del Potencial hídrico.

Las fluctuaciones del potencial hídrico están condicionadas en gran medida por la resistencia al flujo de agua en fase líquida desde el suelo a las hojas. Con el objeto de evaluar la resistencia hidráulica de las especies estudiadas se graficó la transpiración (T) en contra del potencial hídrico ( $\bar{\phi}h$ ) (Figura 16).

Ajustando la serie de valores de cada especie a la

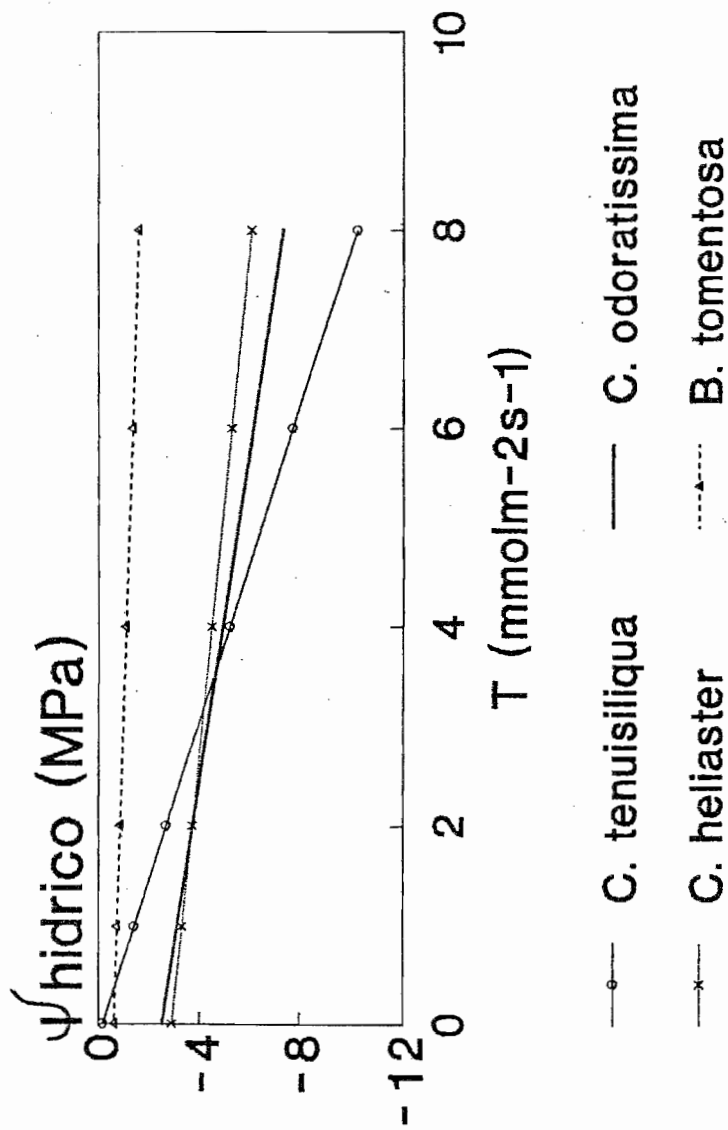


Figura 16: Relación entre el Potencial hídrico foliar ( $\psi$ ) y la Transpiración (T) en *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*.

regresión lineal, se obtuvieron las siguientes ecuaciones:

- Valores de la época húmeda

$$\text{Capparis tenuisiliqua} \quad \bar{\delta}h = -0.178 - 1.257 * T$$

- Todos los valores

$$\text{Capparis odoratissima} \quad \bar{\delta}h = -2.516 - 0.604 * T$$

$$\text{Croton heliaster} \quad \bar{\delta}h = -2.930 - 0.381 * T$$

$$\text{Bursera tomentosa} \quad \bar{\delta}h = -0.620 - 0.122 * T$$

En el caso de *Capparis tenuisiliqua* se excluyeron los valores correspondientes a la época seca, ya que se observó una clara separación entre las épocas contrastantes, además los valores correspondientes a la época seca no pueden ser evaluados correctamente, debido a que no se disponía de la cámara de presión adecuada.

De acuerdo con los valores de las pendientes, las especies que ofrecieron mayor resistencia al flujo de agua en fase líquida fueron las dos especies de Capparaceae, *Capparis tenuisiliqua* con pendiente  $m = -1.257$ , y *Capparis odoratissima* con pendiente  $m = -0.60399$ .

En *Croton heliaster* se observó una baja resistencia al flujo de agua, lo cual se refleja en las altas tasas transpiratorias. *Bursera tomentosa* no parece ofrecer resistencia, ya que como vemos la pendiente es muy baja ( $m = -0.122$ ).

El ajuste estadístico de los valores a la regresión lineal resultó significativa solamente para las especies perennifolias con valores  $0.01 < p < 0.05$ .

En cuanto al estudio de la dispersión de puntos del

conjunto de pares de valores del potencial hídrico y la conductancia, medidos en el periodo de muestreo, no se observó una tendencia definida para ninguna de las especies estudiadas.

## 5. Curvas presión volumen (CPV)

En la figura 17 se muestran curvas presión - volumen (CPV), representativas de las especies estudiadas en plantas hidratadas. Así mismo, en la tabla 6 se muestra un resumen de los potenciales osmóticos en el punto de máxima saturación y en el de pérdida de turgor, la diferencia entre los potenciales dado por  $\Delta \bar{\psi}_R$ , el contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor y el módulo de elasticidad.

Los potenciales osmóticos en el punto de pérdida de turgor más negativos se presentaron en *Croton heliaster* al inicio de la época de sequía (2.7 MPa), durante el mes de julio, un día lluvioso dentro de la época de sequía presentó 2.07 MPa. En esta especie observamos que el ajuste osmótico pasivo durante la deshidratación  $\bar{\psi}_R = \bar{\psi}_R^{100} - \bar{\psi}_R^\circ$  fue relativamente pequeño 0.603 (promedio). *Prosopis juliflora* presenta  $\bar{\psi}_R^\circ$  que oscilan entre -1.3 y -2.6 con  $\bar{\psi}_R^\Delta$  promedio de 0.389, lo cual indica que no hay ajuste sin embargo en curvas realizadas en épocas de sequía se registraron  $\Delta \bar{\psi}_R = 0.66$ , lo cual sugiere que puede existir cierto grado de ajuste en épocas de sequía extrema.

*Capparis odoratissima* mostró los potenciales osmóticos

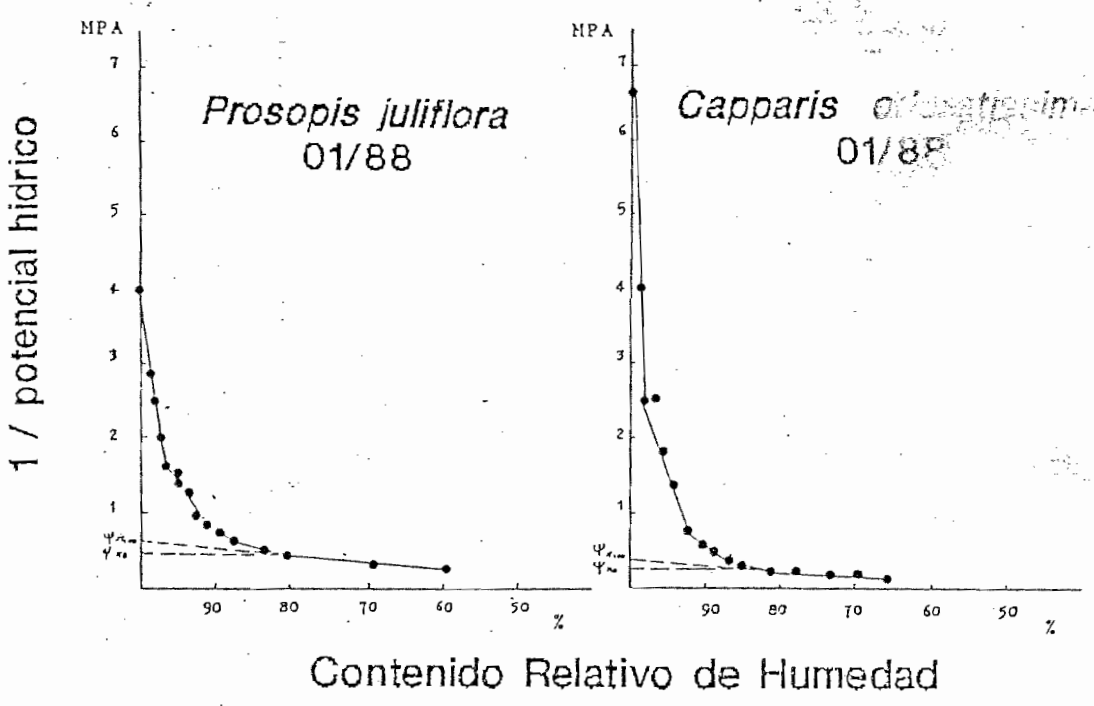
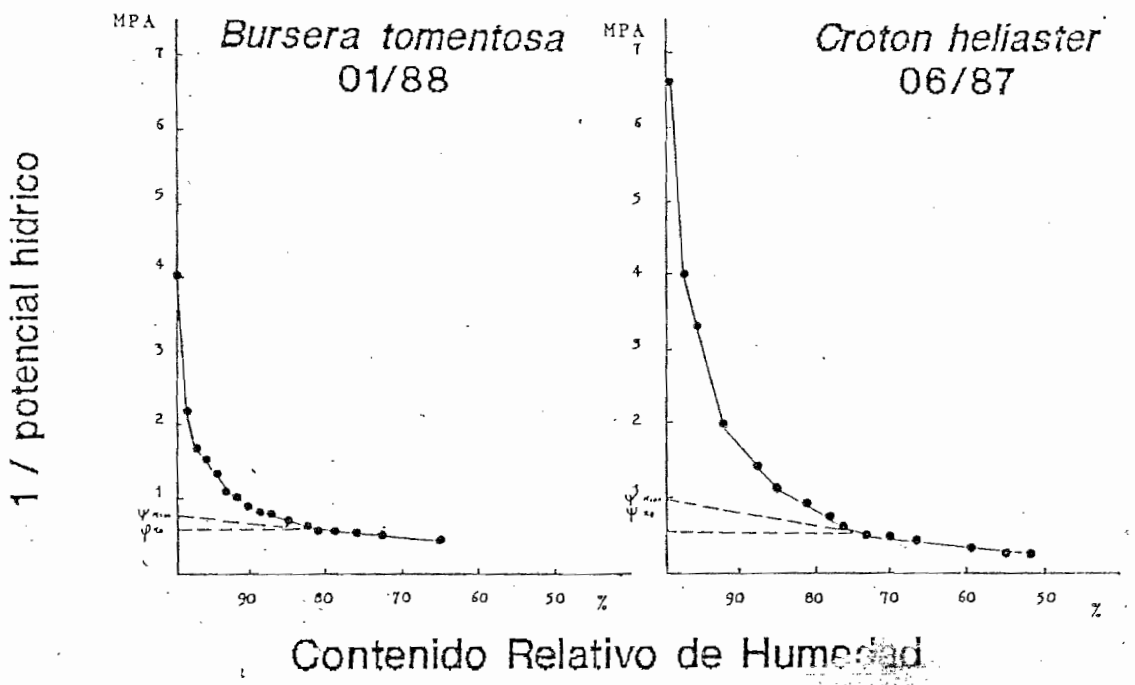


Figura 17: Modelo de Curvas obtenidas mediante la técnica Presión - Volumen en muestras hidratadas durante 24 horas, para las especies *Prosopis juliflora* y *Capparis odoratissima* *Bursera tomentosa* y *Croton heliaster*, donde se señalan:  $\psi_{\pi}^{100}$  : potencial osmótico de saturación  $\psi_{\pi}^0$  : potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor.

Estas curvas se realizaron durante los meses señalados en la tabla 6.

Especies / meses	$\psi_{\pi}^{\circ}$ (-MPa)	$\psi_{\pi 100}$ (-MPa)	$\Delta\psi_{\pi}$	CRH	modulo e
<i>C. odoratissima</i>					
enero 1988	2.00	1.49	0.51	0.58	11.317
marzo 1988	2.50	1.39	1.11	0.70	12.99
agosto 1988	1.55	0.79	0.77	0.77	9.9494
<i>P. juliflora</i>					
abril 1987	2.60	2.17	0.43	0.85	3.998
mayo 1987	2.03	1.38	0.67	0.77	5.512
junio 1987	1.30	1.14	0.16	0.91	7.868
julio 1987	1.40	1.18	0.24	0.81	5.899
enero 1988	1.90	1.67	0.23	0.88	5.952
marzo 1988	2.30	1.65	0.65	0.77	7.592
<i>C. heliaster</i>					
abril 1987	2.35	1.75	0.59	-	-
junio 1987	1.49	1.07	0.42	0.76	3.356
julio 1987	2.02	1.61	0.41	0.81	4.306
enero 1988	2.70	2.25	0.45	0.67	3.752
marzo 1988	2.56	1.82	0.74	0.77	4.044
agosto 1988	2.43	1.42	1.01	0.69	4.543
<i>B. tomentosa</i>					
junio 1987	1.23	0.96	0.27	0.84	2.891
julio 1987	1.17	0.82	0.35	0.87	3.007
enero 1988	1.51	1.27	0.24	0.81	2.599

Tabla 6: Valores de los componentes del potencial hídrico extraídos de las curvas presión - volumen, de muestras hidratadas, en las especies *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*.

más negativos, hasta de -2.5 MPa, el ajuste durante la deshidratación fue el más notable 0.796 MPa. Los contenidos relativos de humedad se encuentran en un rango entre 0.76 y 0.91, a excepción de *Croton heliaster* (caducifolia), la cual presenta valores que descienden hasta 0.67 al inicio de la sequía.

El módulo de elasticidad en *Capparis odoratissima*, resultó ser el más alto de las especies estudiadas, observándose un leve aumento de enero a Marzo, lo cual sugiere que las paredes son más rígidas. La rigidez tiende a aumentar al avanzar el período seco, esto parece indicar que puede haber cierto ajuste osmótico. En el mes de agosto se registraron los valores menores, siempre con valores muy similares para el contenido de humedad.

*Prosopis juliflora*, presentó valores del módulo que oscilan entre 3.99 hasta 7.95 MPa, durante el año se observó que aumenta al avanzar la sequía y sólo se presentó una disminución en el día lluvioso extemporáneo aunque siempre manteniéndose en valores medianamente altos, todo lo cual sugiere la presencia de paredes flexibles, cuya rigidez aumenta con la sequía, ya que al existir disponibilidad de agua, aumenta la elasticidad, nuevamente los contenidos relativos de humedad fueron muy similares durante el año.

*Croton heliaster* presentó valores de módulo de elasticidad menores en promedio que las dos especies anteriores. De enero a marzo, al inicio de la sequía aumenta la rigidez levemente, el resto del año mantuvo valores más o

menos constantes, variando entre 3.35 hasta 4.54 MPa.

*Bursera tomentosa* presentó valores del módulo de elasticidad muy constantes, los cuales sólo variaban entre 2.6 a 3 MPa, paralelamente sus valores de potencial hidrico se mantuvieron constantes, no hay evidencia de ajuste osmótico, manteniendo los contenidos de humedad altos.

En el anexo I se presenta la respuesta funcional de los componentes del potencial hidrico a los cambios del déficit hidrico en la hoja, para algunos de los meses en los cuales se realizaron las curvas presión - volumen (CPV).

Este tipo de diagrama muestra la relación entre el potencial hidrico ( $\bar{\Phi} h$ ), el potencial de turgor ( $\bar{\Phi} p$ ) y el potencial osmótico ( $\bar{\Phi} n$ ) mediante la expresión:

$$\bar{\Phi} h = \bar{\Phi} p + \bar{\Phi} n$$

donde todos los componentes son negativos a excepción del  $\bar{\Phi} p$ .

A partir del análisis de este diagrama se identificaron los siguientes situaciones:

- a. Se parte de un potencial hidrico distinto de cero a hidratación máxima.
- b. No se consigue la igualación del potencial osmótico con el potencial hidrico, cuando el potencial de turgor se hace cero, lo cual parece conducir a una subestimación de los potenciales osmóticos y nunca se alcanzó  $\bar{\Phi} p = 0$ .

c. La hidratación repentina de especies de tan bajos potenciales hidricos causó en algunas especies infiltración foliar. Debido a lo antes expuesto se procedió a realizar curvas con 0 y 6 horas de hidratación. En la tabla 7 aparecen los potenciales osmóticos y el contenido relativo de humedad para los experimentos de hidratación en las dos especies, *Croton heliaster* y *Capparis odoratissima* que mostraron valores de potencial hidrico medianamente negativos.

Para ambas especies, se observaron valores más negativos del potencial osmótico en las muestras no hidratadas. La diferencia parece ser mayor en el potencial osmótico a máxima hidratación, especialmente en *Capparis odoratissima* (3.00 MPa), en tanto que para *Croton heliaster* correspondió a 1.153 MPa. Esto sugiere que la hidratación estaría afectando parcialmente los resultados obtenidos, aunque las tendencias generales se mantengan.

## 6. Potencial osmótico.

Los resultados promedios de los componentes osmóticamente activos se presentan en la figura 18.

La especie *Capparis tenuisiliqua* presentó el potencial osmótico más alto, expresado en MPa, respecto al resto de las especies estudiadas, aparentemente la contribución de cada uno de los solutos fue equitativa, un caso similar es el de *Capparis odoratissima*, pero con valores de potencial osmótico más bajo, después le siguen *Prosopis juliflora* y *Croton heliaster*. En *Prosopis juliflora* la mayor contribu-

Tabla 7: Valores de los componentes del potencial hidrico extraídos de las curvas presión - volumen, de muestras sin hidratadas y 6 horas de hidratación, en las especies *Capparis odoratissima* y *Croton heliaster*.

*Capparis odoratissima*

horas	$\Psi_{\pi 100}$	$\Psi_{\pi 0}$	CRHO (%)
0	$3,606 \pm 0,309$	$4,167 \pm 0,152$	$13,543 \pm 4,342$
6	$0,599 \pm 0,166$	$1,225 \pm 0,427$	$51,863 \pm 7,083$

*Croton heliaster*

horas	$\Psi_{\pi 100}$	$\Psi_{\pi 0}$	CRHO (%)
0	$2,586 \pm 0,229$	$2,733 \pm 0,231$	$4,805 \pm 0,764$
6	$1,433 \pm 0,229$	$2,275 \pm 0,263$	$32,125 \pm 7,234$

## Componentes Solubles

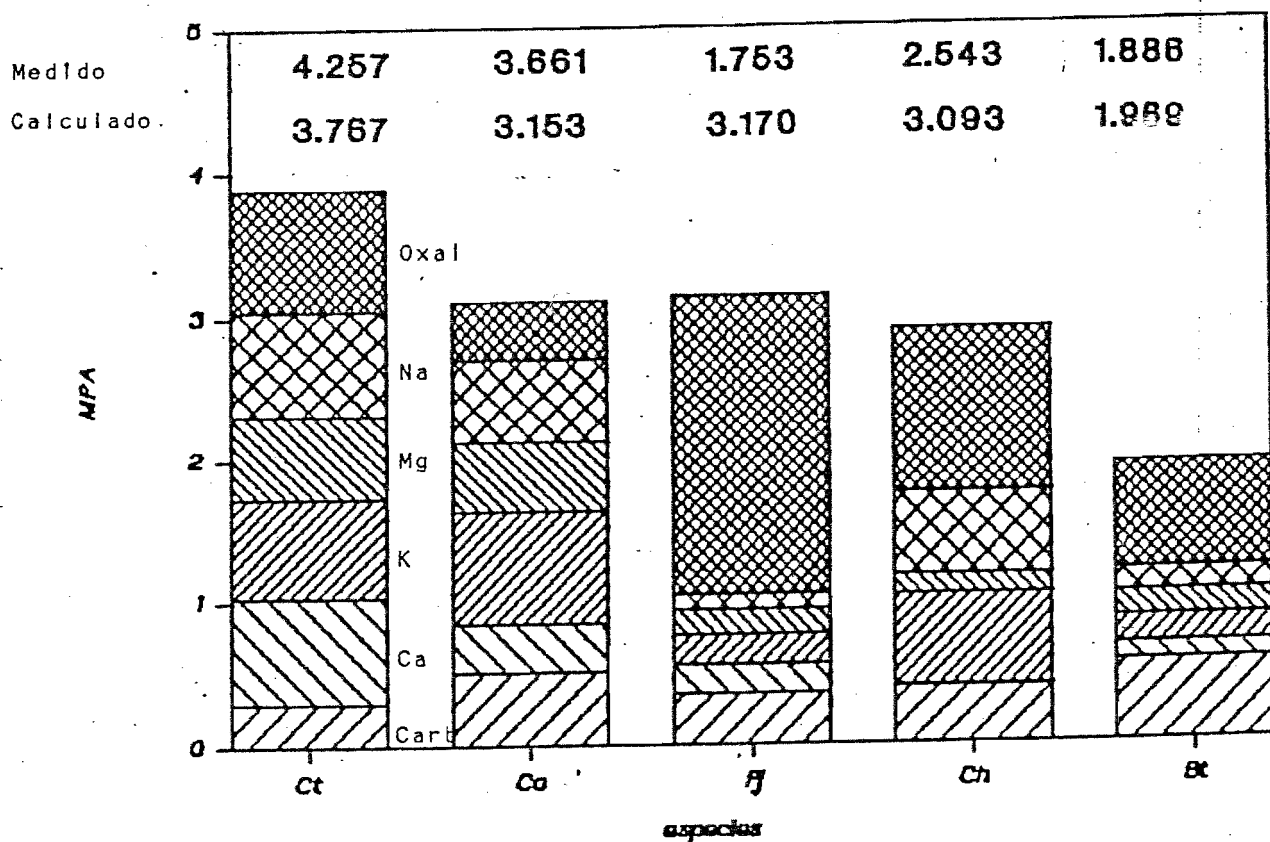


Figura 18: Componentes solubles del potencial osmótico, expresado en MPa para las especies *Capparis tenuisiliqua* (Ct), *Capparis odoratissima* (Co), *Prosopis juliflora* (Pj), *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa* (Bt). Se presentan valores promedios.

ción (cerca del 70%) es debida a la presencia de oxalatos, en *Croton heliaster* el potasio y los oxalatos, contribuyeron cada uno en forma similar mientras que el calcio se encuentra en cantidades despreciables, en *Bürsera tomentosa* las mayores contribuciones al potencial se debieron tanto a los contenidos de oxalatos como a los carbohidratos.

Al comparar los valores totales del potencial osmótico producto de la suma de todos los solutos con el medido directamente del jugo vacuolar con el osmómetro, las especies caducifolias, contrario a lo esperado presentaron un potencial osmótico sobreestimado, lo cual podría estar influenciado por la metodología empleada para la determinación de oxalatos, en el caso de las perennifolias podría ser que la subestimación se encuentre relacionada con el hecho que existen otros contribuyentes osmóticamente activos que no fueron determinados en este trabajo.

### **Análisis Estadísticos**

En este caso se encontró que el Test de Hottelings resultó significativo para el efecto combinado de especie y época. Al evaluar el F-test univariante, para F0.001 (3,20) grados de libertad, la significancia se debía al potencial hídrico, en el caso del efecto de las especies el mismo Test multivariante reveló que todas las variables evaluadas eran significativas a excepción de la conductancia. En el caso de las épocas era el potencial hídrico.

## DISCUSION

Entre las perennifolias, *Capparis tenuisiliqua* presenta una marcada diferenciación estacional, con valores de potencial hidrico durante la época más seca por debajo de -7 MPa, mientras que durante la época húmeda se produce una recuperación de este parámetro, lo cual estaría asociado probablemente al incremento en la disponibilidad de agua en las capas superficiales. Sin embargo, estos valores corresponden a los más negativos registrados en esta área. En *Capparis odoratissima* los potenciales son más constantes durante el año, lo que varía es el potencial de base (̄ base) el cual se recupera durante la época húmeda mientras que las diferencias con el potencial mínimo son menos notables.

Entre las caducifolias, *Croton heliaster* muestra una tendencia muy similar a *Capparis tenuisiliqua*, aunque la recuperación del potencial base es menos marcada y sugiere la existencia nuevamente de sistemas radicales más superficiales, tal como los que encontraron Sobrado y Cuenca (1979) para *Mansoa verrucifera*. De hecho, Díaz y colaboradores (en preparación) han encontrado que las raíces de *Croton heliaster* se encuentran en los primeros 20 cm de suelo.

*Bursera tomentosa* presenta potenciales muy constantes y poco negativos durante todo el año, con tasas transpiratorias elevadas, tanto esto como las pocas oscilaciones del potencial hidrico probablemente esta asociado a la sucu-

lencia del tronco. Se ha señalado que esta es una característica de muchas especies arbóreas y arbustivas caducifolias que habitan en las zonas áridas tropicales, en este caso los troncos constituyen reservorios de agua que poseen condiciones hídricas más o menos constantes, los géneros más comunes que presentan esta característica son: *Cochlospermum*, *Bursera*, *Jathropha*, *Ipomea*, entre otros. Urich (1978) y Olivares (1987) han encontrado situaciones similares trabajando con *Ipomea carnea* y *Bursera simarouba*, respectivamente. Al respecto, Medina y colaboradores (1985) han señalado que la succulencia del tallo permite una amortiguación de las oscilaciones del potencial hídrico del suelo.

En general, los valores encontrados de conductancia estomática foliar muestran una alta variabilidad, a pesar de que las medidas se realizaron en hojas de orientación y edad similar, lo cual se debe a las condiciones de alta variabilidad ambiental de estas áreas. Según Jones (1985) la respuesta estomática en el campo es difícil de determinar debido a las diferencias en la radiación, variabilidad foliar y alteraciones en la orientación.

Las perennifolias durante la sequía presentan valores de conductancia estomática más altos durante las horas de la mañana. Para la época húmeda en *Capparis tenuisiliqua* se produce un aumento progresivo de la conductancia foliar durante el día, lo cual sugiere que esta especie mantiene sus estomas abiertos durante una buena parte del día permaneciendo así sus hojas fotosintéticamente activas,

aún en la época más desfavorable. Esta especie corresponde a las aridoactivas, sensu Fischer Y Turner (1978).

En general, se puede observar que la conductancia estomática foliar aumenta al incrementar tanto la radiación como la temperatura, pero cuando la demanda evaporativa es máxima puede ocurrir descenso en la conductancia, lo cual sugiere cierto control estomático.

La especie caducifolia, *Croton heliaster* presenta conductancias bajas durante todo el día, con cierres estomáticos parciales, dando lugar a una curva bimodal, lo cual sugiere la existencia de cierre estomático durante el mediodía, esta parece ser una característica muy desarrollada en especies que confrontan déficits hídricos (Schulze y Hall, 1980). La bimodalidad es más notoria durante la época de sequía. Este tipo de curvas han sido encontradas en casi todas las especies leñosas del matorral mediterráneo (Tenhunen et al, 1987) en árboles tropicales (Cerro del Verde, Puerto Rico) no sólo para la conductancia sino también para la transpiración (Medina et al, 1981) en *Curatella americana* (Medina, 1982), en *Capparis flexuosa* (Olivares, 1987).

Los cierres estomáticos al mediodía están asociados a los períodos de más alta intensidad lumínica, la cual contribuye a incrementar la temperatura foliar y en consecuencia aumenta el DPV hoja-aire. Experimentos realizados por Tenhunen et al (1987) han demostrado que no es el estrés hídrico en el suelo el que provoca este cierre estomático, sino el estrés hídrico atmosférico.

Schulze (citado por Tenhunen, 1987) ha señalado que son las características atmosféricas las que juegan el rol más importante en este mecanismo; al respecto, en el campo para una serie de mediciones consecutivas, comunmente se observa, que la presencia de nubes o ráfagas de viento, provocaba cambios tanto en la conductancia como en la transpiración para hojas ubicadas en la misma rama, de orientación y edad similar. Esto es importante recordarlo, ya que las medidas realizadas en el campo corresponden a las condiciones realizadas en un momento dado y en consecuencia se observa una gran variabilidad.

El potencial hídrico no parece estar muy relacionado con el cierre estomático, ya que se puede observar que la conductancia puede aumentar o disminuir sin que se produzca un cambio en el potencial, lo cual sugiere que en nuestras especies el potencial no sería una variable apreciable en la regulación de las pérdidas de agua por transpiración al menos en condiciones de campo, contrastando con lo observado por Goldstein et al (1986). Tenhunen y colaboradores (1987) afirman que los cambios diurnos en el potencial no ejercen mayor influencia en la apertura estomática; cuando no está clara la relación, lo que si ocurre, son cambios en el potencial por factores que inciden sobre la transpiración tales como la humedad, intensidad luminica y temperatura foliar.

Las curvas presión - volumen realizadas en muestras hidratadas revelan que existe cierto grado de ajuste osmó-

tico en las especies *Capparis odoratissima* y *Croton heliaster*, ya que se encontró que estas especies disminuyen sus potenciales durante la estación más desfavorable, acompañado de síntesis de cantidades apreciables de carbohidratos. La existencia de ajuste osmótico promueve el mantenimiento de turgor, que como ya se ha señalado representa una condición importante para asegurar los procesos metabólicos de las plantas (Turner, 1976). En *Prosopis juliflora* se observó que para los meses de sequía más marcada (mayo 1987, marzo 1988), se presenta cierta capacidad de ajuste, lo cual indica cierta plasticidad del mecanismo presente para mantener el balance hídrico favorable, debe recordarse que esta especie considerada tradicionalmente como perennifolia, ha sido clasificada como caducifolia facultativa, dependiendo de la intensidad del período con baja disponibilidad de agua durante la estación seca (Schnetter, 1971 citado por Medina, 1983; Urich, 1978).

En cuanto a los módulos de elasticidad observamos que en general, todas las especies a excepción de *Bursera tomentosa*, muestran un aumento de la rigidez de las paredes celulares a medida que avanza la estación seca y se hace más extrema, paralelamente se mantiene el contenido de humedad. En este caso, la disminución de la elasticidad, aumenta la magnitud del gradiente suelo - planta, lo cual estimula tanto la absorción como el transporte de agua a las hojas. Este tipo de mecanismo lo exhiben *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora* y en menor grado *Croton heliaster*, donde si se presentan variaciones en el

contenido de humedad. Estas hojas con tejidos más elásticos permiten el mantenimiento del turgor con una variabilidad considerable del contenido relativo de humedad (Medina et al, 1985) al igual que plantas con potenciales osmóticos más bajos mantienen potenciales de turgor más bajos.

Goldstein et al (1989) han identificado diversos patrones estacionales tanto en las relaciones osmóticas y elásticas para el mantenimiento del turgor en especies leñosas, precisamente uno de ellos es aquel que presenta disminución del potencial osmótico y aumento de la rigidez de las paredes de los tejidos celulares durante la época seca. Estos autores consideran que este mecanismo es exitoso en ambientes con déficits hídricos prolongados y valores de potencial hídricos muy negativos, características que coinciden con las observadas en las especies señaladas en el área de estudio. Es importante agregar, que esto debe ser regulado adecuadamente, ya que un aumento excesivo de la elasticidad, sin que haya un control de las pérdidas de agua por transpiración durante la época desfavorable podría producir una pérdida de turgor y marchitamiento temporal de las hojas, esto último no fue observado, al menos en los días de medición, Sin embargo, llama la atención la pérdida de follaje sufrida por *Prosopis juliflora*, durante algunos meses de sequía, que podría ser una especie indicativa.

*Bursera tomentosa* posee los menores valores del módulo de elasticidad, con una leve tendencia a aumentar pero sin

ajuste osmótico. Goldstein et al (1989) consideran que este tipo de mecanismo lo exhiben los organismos sujetos a sequias severas con mecanismos alternativos para evadir las consecuencias de los déficits hidricos prolongados. De hecho esta especie presenta pérdida del follaje por un período de casi cinco meses durante la época de sequía.

Para las especies *Capparis odoratissima* y *Croton heliaster*, aparentemente la técnica de las curvas presión - volumen hidratadas alteran significativamente la estimación de los diversos parámetros de relaciones hidricas. Otros autores han señalado que se producen cambios en los tejidos por una hidratación superficial (Bolaños y Longstreth, 1984; citado por Goldstein et al, 1986). Meinzer y colaboradores (1986) han señalado que las principales consecuencias serían una aparente pérdida de solutos de la fracción de agua osmótica, una reducción en esta fracción, un aumento de potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor y un incremento en la elasticidad del tejido.

En nuestros resultados encontramos, todas las consecuencias señaladas, además el aumento del potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor es notorio en los días de sequía, en contraposición en el día de lluvia extemporánea, el valor del potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor presenta más coincidencia con los valores medidos en el campo.

Con respecto a la contribución de los solutos osmótica-

mente activos encontramos que de las especies perennifolias, solamente en *Capparis tenuisiliqua* se observaron contribuciones importantes al potencial por parte del calcio, en las restantes especies grandes cantidades de carbohidratos y de oxalatos son utilizados, en lugar del calcio. Para la especie señalada, usar este catión como agente osmótico resultaría un mecanismo adaptativo de alto valor, ya que utiliza para ello el ión más abundante en el suelo y no necesita sintetizar compuestos relacionados tales como carbohidratos, etc. para mantener los potenciales bajos, necesarios para mantener el turgor en estos ambientes.

Análisis realizados en hojas colectadas en habitats naturales, revelan que la síntesis de oxalatos es común en plantas de las familias de las Caryophyllaceae y es estimulada por la presencia de ciertas cantidades de calcio, como sería el caso de todas las especies caducifolias, quizás la única que se saldría un poco de este patrón señalado por Kinzel (1983) sería *Croton heliaster*, la cual presenta cantidades muy pequeñas de calcio en la fracción soluble. También se ha señalado que las plantas que presentan el fisiotipo de calciofobas sintetizan grandes cantidades de carbohidratos para mantener los potenciales adecuadamente bajos y continuar como calciofobas, *Bursera tomentosa* tiene potenciales hidricos muy poco negativos, presenta cantidades de carbohidratos apreciables y en ella tampoco se evidencia la existencia de ajuste osmótico, por todo esto probablemente estos compuestos sean utilizado para mantener el balance iónico dentro de la células. Por

otra parte, existen otros compuestos que intervienen en el balance osmótico que no fueron evaluados y que probablemente suministren mayor información referente tanto a las adaptaciones fisiológicas a la sequía como al balance iónico, entre estos los ácidos orgánicos distintos a los oxalatos, parecen ser de gran importancia (Popp, com personal).

De acuerdo a lo señalado, la única especie que exhibe mecanismos que sugieren la utilización y acumulación de calcio soluble como componente osmóticamente activo sería *Capparis tenuisiliqua*. Estos resultados, sugieren la necesidad de profundizar en la identificación de fisiotipos respecto al ión calcio.

#### IV. CONTENIDO NUTRICIONAL Y DISTRIBUCION DEL CALCIO.

##### A. INTRODUCCION

En cualquier ambiente terrestre, la distribución de las plantas está condicionada fundamentalmente por la disponibilidad de agua y las variaciones de temperatura (Fisher y Turner, 1978; Medina, 1985), pudiendo agregar que en los ecosistemas áridos tropicales la coexistencia y proporcionalidad de especies perennifolias y caducifolias, parece estar relacionada con las condiciones edáficas y la disponibilidad de nutrientes (Marín y Medina, 1981; Medina et al, 1984).

Fisiológicamente, en respuesta a estas características las especies muestran un espectro fenológico que en algunos casos puede ser un gradiente compartido por ambos grupos de plantas (Marín, 1976) y que son el reflejo de las adaptaciones ecofisiológicas para asegurar la sobrevivencia en estos ambientes extremos, tal como se expresó en el capítulo III.

En cuanto a los aspectos nutricionales, Epstein (1972) ha señalado que un elemento es esencial, cuando en su ausencia, la planta no puede completar su ciclo de vida; particularmente, los macronutrientes son minerales esenciales que intervienen o actúan como constituyentes de metabolitos o complejos, activadores, cofactores, reguladores de enzimas que median procesos fisiológicos en las plantas. Las proporciones en las cuales son requeridos dependen

derá tanto de las condiciones de crecimiento como de la edad de la planta (Medina, 1977).

En las plantas superiores tanto el calcio como el potasio se encuentran en magnitudes que varían entre 1 a 50 mg/gPS (Rorison y Robinson, 1984). En contraposición, en la solución del suelo, la cual es la principal fuente de suministro de cationes, encontramos que el potasio es una diez veces mayor que el calcio (Kirkby y Pilbeam, 1984), lo mismo es válido para cualquiera de los cationes respecto al Calcio (Epstein, 1972), de hecho la entrada de calcio puede verse afectada por la aplicación de fertilizantes que contienen K,  $\text{NH}_4$ , Mg (Mengel y Kirkby, 1982). Aunque, los suelos derivados de rocas calcáreas presentan cantidades relativamente elevadas de  $\text{CaCO}_3$  (10-20 % de Calcio), el cual en el equilibrio junto con  $\text{HCO}_3^-$  y  $\text{CO}_2$  sirven de tampón para la solución del suelo, estabilizándolo en un pH neutro o levemente alcalino (Bache, 1984).

Algunos autores sostienen que tanto el pH como el calcio, se encuentran inversamente relacionados, hecho que resulta fundamental para la disponibilidad de los iones minerales en las plantas (Rorison y Robinson, 1984; Clarkson, 1984; Kirby y Pilbeam, 1984). A pH neutro o alcalino la solubilidad de los cationes metálicos decrece, lo cual sugiere que la toxicidad no es un problema real en los suelos calcáreos, incluso las condiciones favorecen la nitrificación. En los suelos ácidos se utiliza el encalado para corregir el pH, así como para facilitar la disponibilidad de otros iones (Wynn Jones y Lunt, 1967).

Con respecto al calcio y su disponibilidad en el suelo Mengel y Kirkby ( 1982) han señalado que depende de varios factores:

- Grado de meteorización y lixiviación de los minerales que contienen el ión.
- Intercambio entre las raíces y el suelo, esto es, la liberación del  $\text{Ca}^{++}$  de intercambio, adsorbido a los coloides del suelo.
- Producción de hidrogeniones mediante la formación de  $\text{NO}_3^-$ , lo cual coadyuva a la liberación de iones tales como  $\text{Ca}^{++}$  y  $\text{Mg}^{++}$  y el efecto del pH sobre la solubilidad de los elementos, ya señalado.

A estos efectos deben agregarse los procesos microbiológicos y las interrelaciones de la rizosfera, tales como secreción de iones  $\text{H}^+$  o  $\text{HCO}_3^-$  en intercambio con  $\text{NH}_4^+$  o  $\text{NO}_3^-$ , respectivamente, lo cual puede modificar el pH hasta en una unidad (Brewster et al, 1975).

En cuanto a la entrada y transporte de iones, estos atraviezan la raíz desde la solución externa del suelo al xilema, de acuerdo con el modelo de Haynes (1980) mediante dos vías alternativas el simplasto y el apoplasto:

Aparentemente, el calcio se mueve vía apoplasto, aunque la formación de las bandas de Gasparis, a nivel radical bloquean el transporte apoplástico, tanto para agua como para los solutos (Clarkson y Sanderson, 1971). De hecho, experimentos realizados en raíces de cebada (Sanderson,

1983) y de calabaza (Clarkson, 1981) han revelado que el acceso de este ión está determinado por el desarrollo anatómico de la endodermis, en consecuencia la suberización reduce la traslocación tanto de  $\text{Ca}^{++}$  como de  $\text{Mg}^{++}$  hacia las yemas. Una vez que han sido superadas las bandas de Gasparis, pasan al xilema, donde el  $\text{Ca}^{++}$  permanece como ión libre, forma complejos con ácidos orgánicos o se enlaza a sitios de intercambio en la pared celular (Clarkson, 1984).

El movimiento del Calcio es fundamentalmente acrópeto, aparentemente relacionado con la corriente transpiratoria, al respecto existe una antigua discusión referente a como ocurre realmente el ascenso de este catión en las plantas. Biddulph et al (1961) encontraron que la transpiración era insuficiente para explicar la translocación del calcio, de acuerdo con sus experimentos el cilindro xilemático opera como una columna de intercambio catiónico. Otros autores han confirmado sus observaciones al respecto (Marschner, 1981; Kirkby y Pilbeam, 1984). Posteriormente Drew y Biddulph (1971) mostraron que al incrementar la transpiración, aumenta el transporte del  $\text{Ca}^{++}$  hacia las yemas, pero la concentración del ión permanecía inalterable.

Recientemente, Popp (com. personal) propone que aquellas especies que poseen mayores tasas transpiratorias presentan mayor concentración de  $\text{Ca}^{++}$  a nivel foliar. Al respecto, se considera importante aclarar que la mayoría de estas investigaciones no se han llevado a cabo en árboles donde se podría suponer que debido a su arquitectura y

dimensiones el sólo hecho del flujo transpiratorio resultaría inadecuado para explicar el transporte, en este caso el mecanismo activo debe jugar un rol fundamental, o probablemente una combinación de ambos donde se adicionen el componente físico de la transpiración y el intercambio catiónico.

Por otra parte, Rorison y Robinson (1984) señalan que la tolerancia a altas concentraciones de  $Ca^{++}$  es una condición sine quanon para la supervivencia de las plantas o medios calcícolas, por lo cual resulta indispensable que exista una compatibilidad entre la esencialidad metabólica del calcio y los efectos deletéreos que este catión produce, cuando se encuentra en condiciones excesivas en el citoplasma, tales como alteración de ciertas enzimas, disminución de la fotosíntesis, interrupción de los flujos de potasio, todo lo cual puede dar lugar a la disminución del crecimiento (Kirkby y Pilbeam, 1984).

En contraposición, cuando Kinzel (1983) redefine los fisiotipos de Iljin como entidades de peculiaridades y características fisiológicas comunes a los individuos de ciertas especies, géneros, familias, etc., considera como uno de los criterios de clasificación la presencia de calcio soluble intracelular, observando que en el caso de las calciofobas, la existencia de cantidades mínimas de calcio es suficiente para que ocurra la precipitación como oxalato. Dentro del grupo de las calciofobas, ya mencionadas se han distinguido subgrupos, a saber:

a. Aquellas especies que acumulan oxalato libre precipitan

así el exceso de calcio (Plantas de oxalato).

b. Las especies que además de oxalato, acumulan ácido oxálico libre.

c. Una tercera opción es la de aquellas especies que no acumulan ni oxalato, ni ácido oxálico sino que presentan mecanismos de exclusión de calcio, que impiden la entrada de estos iones a nivel de las raíces.

Otros mecanismos para evitar altas concentraciones de calcio en las células han sido detectados entre las Saxifragaceae, las cuales son capaces de excretar a nivel foliar, carbonato de calcio mediante glándulas, otras familias como las Brassicaceae almacenan la mencionada sal en las hojas, específicamente a nivel de la pared celular (Kinzel, 1983).

Las calciofobas mantienen una baja concentración soluble intracelular, lo cual quiere decir que los gradientes de concentración entre el citoplasma y la vacuola son pequeños, en consecuencia el transporte de calcio a través de tonoplasto consume un mínimo de energía metabólica. En contraposición, las calciotrofas poseen calcio combinado con malato, este último actúa como contraión, contribuyendo a mantener el potencial osmótico bajo (Rattenbock, 1973; citado por Kinzel, 1983). Además, las calciotrofas mantienen altas concentraciones de calcio soluble vacuolar contra una baja concentración citoplasmática, lo cual sugiere la existencia de un sistema de transporte activo muy eficiente en el tonoplasto, con alto consumo de

energía (Kinzel, 1983).

Una forma simple de considerar el problema nos llevaría a pensar que en los suelos calcícolas habría mayor proporción de calciotrofas, mientras que en los suelos ácidos y/o de serpentina abundarían las calciofobas. La realidad es que en la naturaleza encontramos un mosaico de ambos grupos coexistiendo. Se ha señalado que esto se debe en parte a que existen microhabitats contrastantes a nivel de las raíces, los cuales son explotados por las raíces que crecen en distintos horizontes. Por otra parte, se ha considerado que puede deberse a los cambios provocados en la rizosfera por la actividad de crecimiento radical y los microorganismos (Chapin, 1980; Etherington, 1981).

En el presente capítulo se analiza el comportamiento de las especies perennifolias (*Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*) y las caducifolias (*Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*) frente al ión calcio, dentro del tipo de vegetación estudiado, con la finalidad de detectar los fisiotipos de calciotrofas y calciofobas; además, dada la importancia que la rizosfera posee frente a la disponibilidad de calcio en las plantas y la existencia de mecanismos de exclusión de calcio a nivel radical en algunas calciofobas, nos interesa conocer si existe coincidencia entre los fisiotipos tanto a nivel foliar como radical. Para lo cual, con el objeto de aportar información sobre este problema, en este estudio se evaluó el efecto que tiene la tasa transpiratoria sobre el transporte de nutrientes a lo largo de la planta, aumen-

tando artificialmente la Humedad Relativa local, a nivel de las hojas.

## B. METODOLOGIA

### 1. Indice de área foliar

Se colectaron de 20 a 30 hojas y se les determinó tanto el área foliar mediante el uso de un planímetro digital LASICO modelo N - 30 como el peso seco constante, secado en estufa MEMMBERT a 60 C. Debido a la alta variabilidad de los peciolos, estos fueron eliminados antes de pesar las hojas (Popp, 1983; Medina et al, 1984). El índice de área foliar específica se calculó mediante la expresión:

$$AFE = \frac{\text{Area foliar}}{\text{Peso foliar}} \quad (\text{Evans, 1972})$$

La densidad foliar (DF), también calculada, resulta de la relación inversa de la expresión anterior (1/AFE), estos cálculos nos permiten inferir sobre el grado de esclerofilia de las especies estudiadas (Marín y Medina, 1981), además el uso de la densidad foliar permite expresar los resultados de los distintos nutrientes por unidad de área.

### 2. Determinación de Clorofila

El contenido de Clorofila se determinó en discos de material vegetal de área y peso conocidas, mediante el mé-

todo de Arnon (1936), los resultados se expresan por unidad de área. Se realizaron tres réplicas de cada especie. Se calculó además la fracción de Nitrógeno utilizado en la síntesis de clorofila mediante la razón Clorofila/Nitrógeno.

### 3. Determinación de Fósforo

El fósforo se determinó mediante el método de Murphy y Riley (1962), modificado para muestras vegetales, las muestras molidas son digeridas con una mezcla binaria de ácidos ( $H_2SO_4$  y  $HClO_3$ ), las lecturas se realizaron en un espectrofotómetro Spectronic 21 Bausch & Lomb, los resultados se expresan en mg/gPS.

### 4. Determinación de Nitrógeno.

El nitrógeno se determinó en material molido mediante digestión microKjeldahl, posterior destilación y titulación con  $HCl$  0.01 N (Jackson, 1982), expresado como mgN/gPS. La estimación de proteínas se realizó multiplicando el valor obtenido de Nitrógeno por el factor 6.25 (Coombs et al, 1985).

### 5. Análisis de las fracciones de $Ca^{++}$ , $K^+$ , y $Mg^{++}$ en hojas.

Para cada una de las especies estudiadas se colectaron dependiendo de la especie, de 20 a 30 hojas, proveniente

de la parte media del follaje, las mismas se guardaron en bolsas de polietileno herméticas. Se conservaron en hielo seco, inmediatamente después de la cosecha, hasta su traslado al laboratorio, donde se tomó peso fresco, a continuación fueron secadas en una estufa MEMMERT durante 48 horas a 60 °C, hasta que se obtuvo el peso seco constante. Posteriormente el material seco fue finalmente pulverizado en un molino M-40 TAURUS, conservándose en envases plásticos para análisis posteriores.

Para la fracción total fueron digeridos 50 mg del material pulverizado de hojas, mediante una mezcla binaria de ácido sulfúrico y ácido perclórico con pentóxido de vanadio como catalizador, a 200 °C por 90 minutos, se diluyeron hasta 75 ml con agua desmineralizada. Se tomaron 5 ml de muestra y se completó a 25 ml, para la determinación de los cationes se empleó un espectrofotómetro de Absorción Atómica VARIAN AA - 175 series, en cada caso se realizaron dos réplicas.

Para la determinación de la fracción soluble se digirieron 50 mg del material pulverizado de hojas en un tubo de ensayo graduado, se completó con agua desmineralizada hasta 40 ml, manteniéndose a 50 °C en la estufa por una hora, al cabo de la cual, se filtró con papel Whatman N° 42 enrasándose a un volumen de 50 ml (Olivares, 1987), la determinación se realizó utilizando el espectrofotómetro de Absorción Atómica VARIAN AA - 175 series. Los resultados presentados corresponden al promedio de dos réplicas, expresados en mg/gPS. Se calcularon las fracciones molares

y se procedió a la identificación de fisiotipos para cada una de las especies evaluadas, mediante el cálculo de la razón K/Ca.

#### 6. Análisis de las distintas fracciones totales, solubles y molares de los compartimientos hojas, ramas y raíces.

Para estos análisis se utilizaron fracciones de los distintos compartimientos tomados de estudios paralelos de compartimentalización de la biomasa y nutrientes, llevado a cabo por Díaz y colaboradores (en preparación). En cada uno de los compartimientos señalados se determinaron las fracciones solubles y total, así como la razón K/Ca soluble para verificar la concordancia entre los fisiotipos foliares y radicales.

#### 7. Determinación de oxalato en el jugo vacuolar.

Los oxalatos fueron extraídos del jugo vacuolar con agua de Barita al 10% de acuerdo con Paech y Tracey (1955), se presenta el promedio de las evaluaciones, realizadas para cada especie expresada en  $\mu\text{mol/l}$ .

#### 8. Determinación del efecto del aumento de la transpiración sobre la concentración de los cationes.

Se realizó un experimento con las especies *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, para manipular la transpiración local-

mente y de esta manera observar mediante mediciones de nutrientes el efecto de las tasas transpiratorias sobre la acumulación de  $\text{Ca}^{++}$ , basándonos en observaciones señaladas por Kinzel (1983) y posteriormente por Schulze (1986).

Para ello se elaboraron pequeñas cámaras con bolsas de polietileno, las cuales eran mantenidas en forma rígida con aros de alambres adosados a las paredes internas de la bolsa, permitiendo de esta manera que cada rama elegida quedara libre en el interior.

Previamente, se numeraron las ramas y con una tabla de números al azar se elegían tres ramas por cada árbol, así mismo se trabajaba con tres árboles de cada especie. Cada rama era encerrada en las "cámaras", la cual era sujeta fuertemente al árbol, con cintas de alambre, cerrando para conservar la humedad y permitir que la transpiración aumentara. Se realizaron mediciones de transpiración con un porómetro de estado estable LI-1600, cada vez que se tomaban las muestras para evaluar los nutrientes tanto solubles como totales. A partir de allí se calculó la razón  $\text{K}/\text{Ca}$ , y detectar así la variación del contenido de  $\text{Ca}$  y  $\text{K}$  con el aumento de la transpiración.

## 9. Tratamiento Estadístico

El análisis de varianza multifactorial, se realizó de acuerdo al paquete estadístico de SPSS/PC+ con un test de Significancia multifactorial de Hotellings y un F-test univariante, para evaluar el efecto de las variables.

Se utilizaron como factores A las épocas y B las especies, el resto de las variables consideradas fueron Nitrógeno foliar (mg/gPS), Calcio total (mg/gPS), Calcio soluble (mg/gPS), Magnesio total (mg/gPS), Magnesio soluble (mg/gPS), Potasio total (mg/gPS), Potasio soluble (mg/gPS), Fósforo foliar (mg/gPS), Calcio soluble (umol/l), Magnesio soluble (umol/l), Potasio soluble (umol/l), Sodio soluble (umol/l), % de Humedad, Área foliar cm<sup>2</sup>/g, clorofila(mg/gPS).

El resto de los análisis de dos vías se efectuaron de acuerdo a lo señalado por Sokal y Rohlf (1969).

## C. RESULTADOS

### 1. Índice de área foliar específica.

En la Tabla 8 se presentan los valores promedios de los índices de área foliar específica (AFE) y la densidad foliar ( $DF=1/AFE$ ) para cada una de las especies estudiadas: *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, en las dos épocas contrastantes, expresados como cm<sup>2</sup>/g y mg/m<sup>2</sup>, respectivamente. En el anexo II se muestran la variación anual del AFE en las distintas especies.

El área foliar específica revela que durante la época seca las especies perennifolias (*Capparis tenuisiliqua* y *Capparis odoratissima*) presentaron índices menores, con

Tabla 8: Caracterización nutricional de las especies *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, sobre la base del Índice de Área foliar (AFE), densidad foliar (DF). Nitrogeno, Fósforo, Clorofila (total y A/B), agua foliar, relación Clorofila/Nitrogeno, en dos épocas contrastantes. Se expresan en mg/gPS y g/m<sup>2</sup>, de acuerdo al caso.

Especies	AFE cm <sup>2</sup> /g	DF g/m <sup>2</sup>	Nitrogeno		Proteína		Fósforo		Clorofila		A/B	Clor/N	Agua foliar	
			mg/gPS	g/m <sup>2</sup>	mg/gPS	g/m <sup>2</sup>	mg/gPS	g/m <sup>2</sup>	total	g/m <sup>2</sup>			mg/gPS	g/m <sup>2</sup>
<i>C. tenuisiliqua</i>	75.30 ± 14.19	133.802	42.56 ± 6.93	5.652	266.00 ± 43.84	35.325	0.852 ± 0.011	0.126	81.57 ± 4.54	10.832	1.212	1.916	1559.48 ± 356.71	207.104
<i>C. odoratissima</i>	56.95 ± 2.30	175.593	27.97 ± 3.83	4.910	174.78 ± 29.13	30.690	0.868 ± 0.037	0.152	46.03 ± 8.34	8.082	0.923	1.646	1006.74 ± 106.82	176.776
<i>P. juliflora</i>	130.67 ± 38.11	76.530	32.87 ± 1.56	2.515	205.41 ± 10.14	15.720	1.579 ± 0.029	0.121	76.09 ± 8.92	5.823	1.106	2.315	1160.57 ± 198.39	88.819
<i>C. heliaster</i>	102.69 ± 41.62	97.380	29.76 ± 5.77	2.898	188.03 ± 33.33	18.115	1.798 ± 0.049	0.175	83.12 ± 0.62	8.094	1.494	2.793	1618.51 ± 315.03	157.611
<i>B. tomentosa</i>	162.28 ± 24.79	61.622	27.37 ± 2.48	1.687	171.06 ± 14.18	10.541	1.694 ± 0.051	0.104	86.02 ± 8.17	5.300	1.185	3.143	2029.73 ± 396.84	125.076
Época húmeda														
<i>C. tenuisiliqua</i>	73.08 ± 14.81	136.846	28.91 ± 0.50	3.956	180.69 ± 3.10	24.726	0.829 ± 0.073	0.113	86.53 ± 3.61	11.841	1.177	2.993	1772.24 ± 350.56	242.523
<i>C. odoratissima</i>	60.01 ± 9.36	166.639	20.44 ± 2.19	3.406	122.75 ± 25.38	21.288	0.924 ± 0.169	0.154	49.62 ± 3.38	8.269	0.962	2.427	1003.03 ± 207.94	167.144
<i>P. juliflora</i>	134.26 ± 20.83	74.485	32.95 ± 0.35	2.454	205.91 ± 20.47	15.337	1.178 ± 0.388	0.088	82.23 ± 5.68	6.125	1.087	2.496	1360.63 ± 231.28	101.346
<i>C. heliaster</i>	120.64 ± 62.52	82.881	28.23 ± 1.37	2.340	176.46 ± 18.56	14.627	2.257 ± 0.522	0.187	92.49 ± 2.63	7.666	1.456	3.226	2792.35 ± 152.06	231.461
<i>B. tomentosa</i>	242.13 ± 101.5	41.300	27.35 ± 3.30	1.129	170.91 ± 8.87	7.059	1.455 ± 0.794	0.060	91.71 ± 6.96	3.787	1.227	3.354	2042.25 ± 165.61	84.345

Época Seca

variaciones entre 56.95 cm<sup>2</sup>/g en *C. odoratissima* a 75.30 cm<sup>2</sup>/g en *Capparis odoratissima*. En las caducifolias, estos valores variaron entre 102.69 cm<sup>2</sup>/g en *C. heliaster* hasta 162.28 cm<sup>2</sup>/g en *B. tomentosa*. En la época de lluvia observamos la misma tendencia con valores levemente mayores en las caducifolias, un análisis de varianza de dos vías tanto para el índice de área foliar específica como para la densidad foliar, entre especies y épocas contrastantes con n=2, reveló que existían diferencias entre las especies pero no así entre las épocas contrastantes. Una prueba a posteriori, el Test de Student Newman Keuls (SNK) permitió la comparación entre las medias para identificar de donde provienen las diferencias; tal prueba separa a las especies perennifolias de las caducifolias. El grado de esclerofilia, basándonos en los valores de la densidad foliar, aumentó desde las caducifolias a las perennifolias, de la siguiente manera:

C.o > C.t > P.j > C.h > B.t

## 2. Contenido de agua foliar

En la Tabla 8 se presentan los valores del contenido de agua foliar; cuando se expresan en mg/gPS, las especies caducifolias presentan valores superiores a las perennifolias, en ambas épocas contrastantes, sin embargo si los contenidos son expresados por unidades de área, los resultados se invierten, lo cual corresponde con lo esperado dado que existe una mayor cantidad de células por unidad de área en las perennifolias y presentan mayor constancia

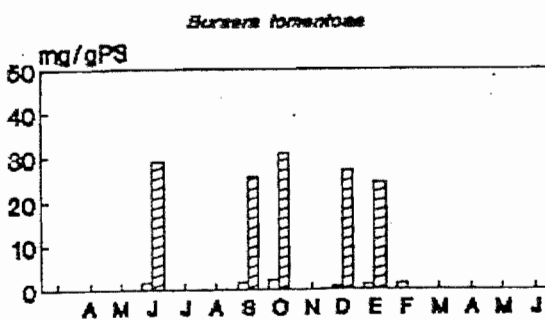
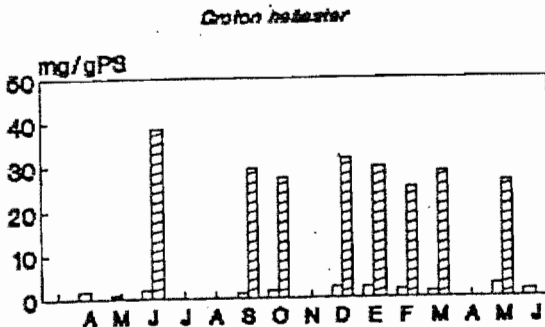
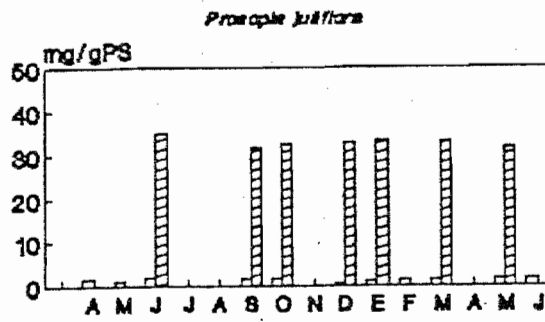
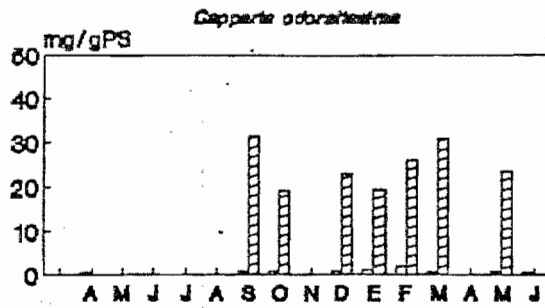
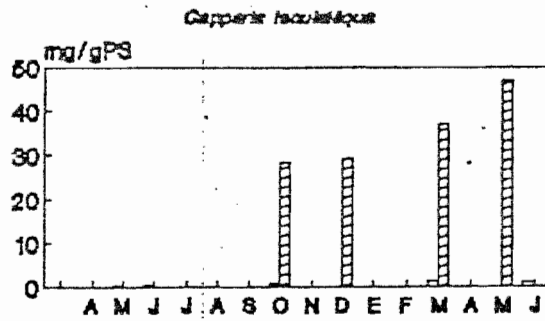


Figura 19: Variación estacional de Nitrógeno y Fósforo en las especies *Capparis tenuisiliqua* (Ct), *Capparis odoratissima* (Co), *Prosopis juliflora* (Pj), *Croton heliaster* (Ch) y *Bursera tomentosa* (Bt). Expresado en mg/gPS.

nitrógeno y el fosforo foliar, para cada una de las especies.

En general el nitrógeno no mostró diferencias entre las especies perennifolias y caducifolias, expresado en mg/gPS, pero se observó una clara separación cuando se expresa en unidades de área. En las caducifolias se puede observar que existe una disminución paulatina de los contenidos hasta la abscisión foliar, tal es el caso de *Bursera tomentosa*, en las perennifolias se presentan los valores más bajo de nitrógeno durante la época de lluvia, contrario a lo esperado, lo cual puede estar asociado a la edad foliar.

En cuanto al fósforo foliar, este presenta al menos un orden de magnitud menor que el Nitrógeno. A lo largo del año no se observó ninguna tendencia definida, sin embargo para todas las especies caducifolias se observó valores superiores a los de las perennifolias, tal y como se ha señalado en la literatura (Medina, 1985) (figura 19).

Cuando los contenidos tanto de nitrógeno como de fósforo se expresan por unidad de área, encontramos que en relación al primero las especies se separaban, teniendo las perennifolias mayores contenidos, atenuándose para la época lluviosa, en el caso del fósforo no se observaron diferencias entre los grupos estudiados.

El análisis de varianza de dos vías, entre especies y épocas contrastantes con  $\alpha = 0.05$ , con  $n=2$ , para el nitrógeno reveló que sólo existían diferencias significativas

para las especies, no así para el fósforo, cuando se expresaban en mg/gPS.

Cuando se expresa el cociente N/P en las especies del bosque xerofítico estudiado, encontramos que los valores se ordenan de acuerdo con una escala que a continuación se presenta:

B. t	C. h	P. j	C. o	C. t
19.507	< 22.539	< 25.443	< 29.764	< 33.088

Las especies perennifolias presentan cocientes mayores que las caducifolias, lo cual se interpreta como una menor disponibilidad de Fósforo, en el primer grupo, o una mayor disponibilidad de nitrógeno en las perennifolias (tabla 3).

##### 5. Análisis de las fracciones de los cationes solubles y totales en hojas

En la figura 20 se presentan los valores de calcio, potasio y magnesio tanto soluble como total, para las dos épocas contrastantes, expresado en mg/gPS. El contenido de los macronutrientes reveló que existen diferencias entre ambos grupos de plantas. En cuanto al calcio total resultó muy similar para todas las especies en la época de sequía, a excepción de *Capparis tenuisiliqua* que presentó 32.037 mg/gPS durante esta época y en la época húmeda 25.279 mg/gPS, las restantes especies presentaron valores comprendidos entre 12.193 mg/gPS para *Croton heliaster* hasta 16.044 mg/gPS para *Prosopis juliflora*, durante la época

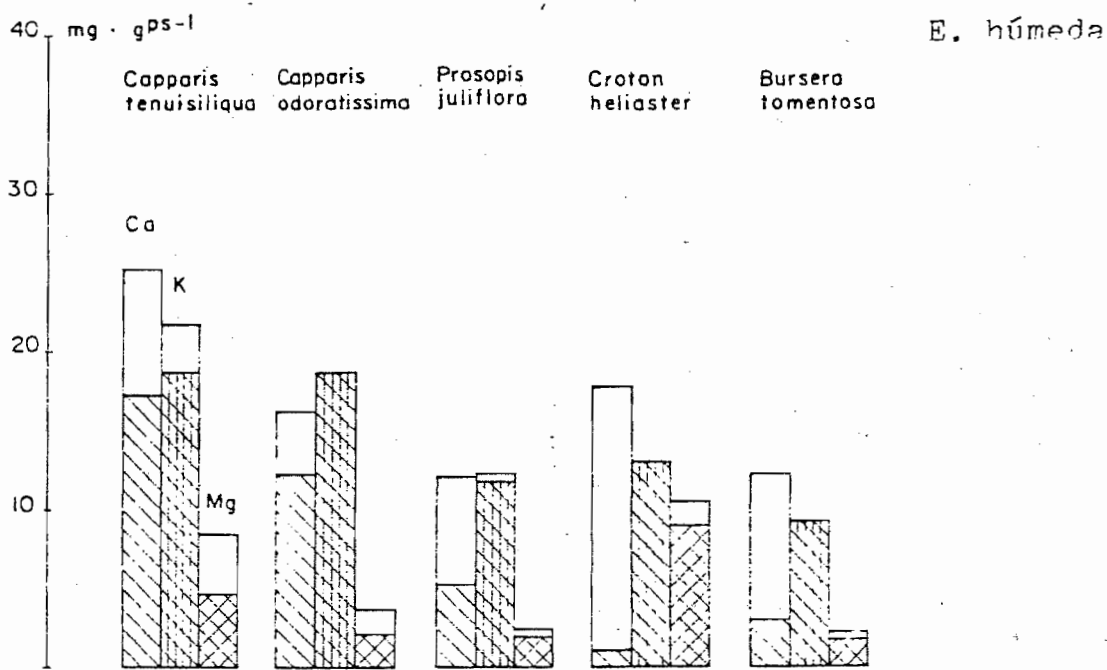
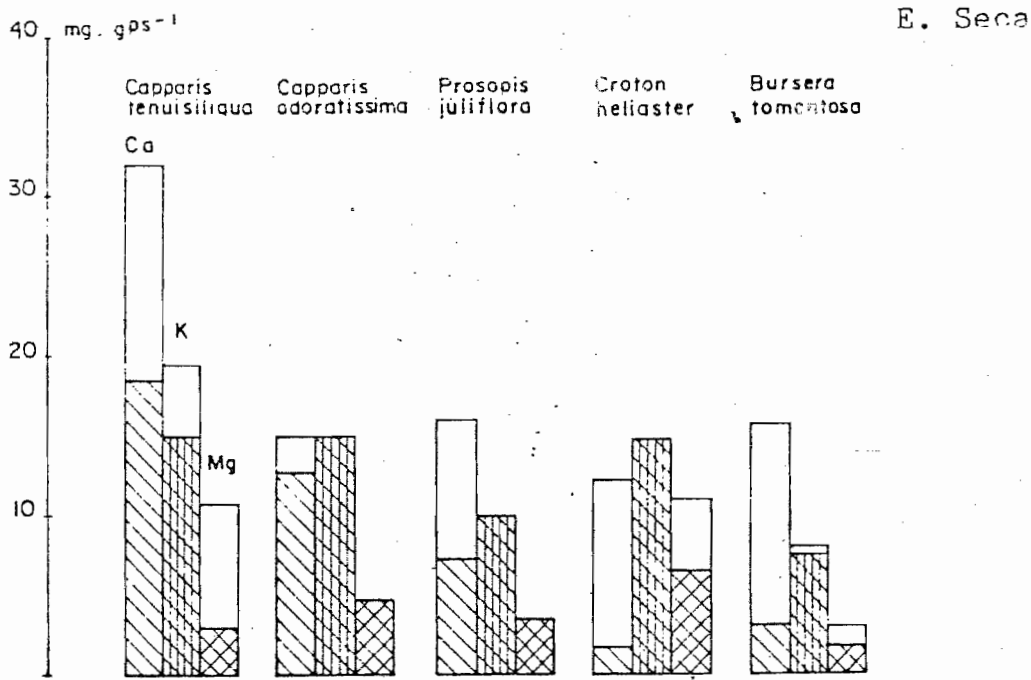


Figura 20: Contenido de los cationes  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{K}^+$  y  $\text{Mg}^{++}$  (mg/gPS) para las especies *C. tenuisiliqua*, *C. odoratissima*, *P. juliflora*, *C. heliaster* y *B. tomentosa*. Para cada catión la barra representa la fracción total y la zona tramada la fracción soluble.

seca y 12.111 mg/gPS de *P. juliflora* hasta 19.646 mg/gPS en *Capparis odoratissima* en la época húmeda.

Sin embargo, para el contenido de calcio soluble, se visualiza que existe una clara separación entre especies perennifolias con valores entre 12 a 18 mg/gpS en ambas épocas y las caducifolias con valores de 1 a 7 mg/gPS durante la época seca y 1 a 5 durante la época lluviosa.

En lo referente al potasio existe un gradiente desde perennifolias con valores de 14.964 a 19.994 mg/gPS hasta caducifolias con valores de 8 a 13 mg/gPS.

El magnesio total se presentó en grandes cantidades en las especies *Capparis tenuisiliqua* y *Croton heliaster*, en relación con las restantes especies, cuando se evaluó en magnesio soluble solamente el *Croton heliaster* presentó cantidades notables de este catión.

Cuando se expresan los valores como fracciones molares (Tabla 9) podemos determinar distintos fisiotipos, tal como Kinzel (1983) propone, los valores de la fracción K/Ca revelaron que solamente, *Capparis tenuisiliqua* presentó valores cercanos o menores que 1, lo cual la colocaría dentro de los calciotrofas, en contraposición con *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, cuya razón K/Ca > 1, colocándolas entre las calciofobas.

Así mismo, cuando se analizaron los datos extraídos del jugo vacuolar, expresados en  $\mu\text{mol/l}$  se observaron relaciones similares, incluso *Prosopis juliflora* presentó una fracción K/Ca cercana a 1, pero con cantidades de  $\text{Ca}^{++}$

Tabla 9. Concentraciones molares de Ca++, K+ y Mg++ (umol/gps) en *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Capparis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, en dos épocas contrastantes. Tomados de las muestras pulverizadas. Se presenta el promedio y la desviación típica.

Especie	Ca++		K+		Mg++		Fracción Hojar	
	mg/gFS	umol/gFS	mg/gFS	umol/gFS	mg/gFS	umol/gFS	mg/g	umol/g
<i>C. tenuisiliqua</i>	17.932 ± 2.727	447.373	15.104 ± 5.523	384.330	2.438 ± 0.181	108.992	0.864	3.549
<i>C. odoratissima</i>	12.961 ± 0.929	323.378	15.209 ± 3.733	385.076	4.564 ± 1.299	304.112	1.203	1.906
<i>C. juliflora</i>	7.465 ± 2.454	186.753	5.949 ± 3.745	754.515	2.472 ± 0.757	101.645	1.179	2.504
<i>C. heliaster</i>	1.812 ± 0.460	45.210	14.334 ± 3.272	392.041	7.864 ± 1.292	314.178	8.459	1.178
<i>B. tomentosa</i>	3.212 ± 0.354	80.150	7.715 ± 2.112	198.173	1.959 ± 1.139	89.551	2.472	3.480
<i>Epoca Húmeda</i>								
<i>C. tenuisiliqua</i>	17.398 ± 4.593	434.082	21.760 ± 1.073	554.664	0.520 ± 0.057	352.796	1.292	1.578
<i>C. odoratissima</i>	12.162 ± 1.89	303.443	18.961 ± 6.643	462.036	2.211 ± 0.173	90.913	1.323	5.982
<i>C. juliflora</i>	5.394 ± 1.765	134.581	11.763 ± 1.075	300.921	2.564 ± 0.054	104.250	2.336	2.832
<i>C. heliaster</i>	1.281 ± 0.342	31.949	15.930 ± 0.445	356.869	10.570 ± 0.458	433.444	11.179	0.820
<i>B. tomentosa</i>	3.704 ± 1.811	82.485	9.336 ± 0.837	233.578	1.846 ± 0.788	75.905	2.872	3.143

menores que en las Capparaceae (tabla 10).

En el caso de *Capparis odoratissima*, a pesar de que los valores promedios no la revelan como calciotrofa, sus valores mensuales sugieren que al menos en algunos meses del año la Fracción K/Ca menor o cercana a la unidad. En el anexo III se presentan los resultados de los diferentes cationes totales y solubles durante los meses de muestreo.

## 6. Fracciones totales y solubles de los compartimientos

En la Tabla 11 se presentan los cationes totales y solubles para los compartimientos hojas, ramas y raíces. En general, los nutrientes totales se encontraban concentrados en las hojas respecto al resto de los compartimientos. *Capparis odoratissima*, presentó cantidades altas de calcio total y soluble tanto a nivel foliar como a nivel radical. En *Croton heliaster* la fracción soluble se encontró en mínimas cantidades, probablemente relacionada con mecanismos de precipitación como oxalato de calcio. *Bursera tomentosa* presentó mayores concentraciones de calcio total a nivel radical que foliar, aunque siempre en cantidades bajas, en cuanto a la fracción soluble se mantuvo en valores cercanos o menores de 2 mg/gPS, en este caso parecería que existe algún mecanismo que está frenando la entrada efectiva de calcio a nivel de las raíces en esta especie, ya que a nivel foliar las cantidades son muy bajas.

En relación con el potasio, observamos que existen

Tabla 10: Fracciones molares de Ca<sup>++</sup>, K<sup>+</sup> y Mg<sup>++</sup> (umol/l) para *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, en dos épocas contrastantes. Tomados de las muestras del jugo vacuolar. Se presenta el promedio y la desviación típica.

Especies

Especie	Ca <sup>++</sup>	K <sup>+</sup>	Mg <sup>++</sup>	Fracción Molar	
	umol/l	umol/l	mg/l	K/Ca	K/Mg
Epoca Seca					
<i>C. tenuisiliqua</i>	291,920 ± 33,284	280,450 ± 75,254	236,987 ± 113,074	0,961	1,183
<i>C. odoratissima</i>	153,283 ± 36,443	323,412 ± 97,078	205,764 ± 28,642	2,143	1,596
<i>P. juliflora</i>	81,710 ± 41,430	84,050 ± 35,180	74,099 ± 41,164	1,025	1,154
<i>C. heliaster</i>	3,864 ± 2,250	255,960 ± 93,170	66,963 ± 34,457	66,242	3,822
<i>B. tomentosa</i>	29,462 ± 16,747	80,114 ± 19,224	78,156 ± 39,815	2,719	1,025
Epoca Húmeda					
<i>C. tenuisiliqua</i>	244,778 ± 10,524	224,645 ± 1,235	191,343 ± 5,697	0,915	1,174
<i>C. odoratissima</i>	190,470 ± 7,53	261,431 ± 75,319	209,052 ± 19,330	1,478	1,346
<i>P. juliflora</i>	74,871 ± 8,597	75,900 ± 27,540	97,156 ± 9,510	1,014	1,078
<i>C. heliaster</i>	4,473 ± 2,25	234,586 ± 93,600	19,922 ± 6,862	53,445	11,775
<i>B. tomentosa</i>	33,230 ± 12,389	83,702 ± 2,102	71,630 ± 6,526	2,519	1,163

Tabla 11: Cationes totales y solubles en hojas, ramas y raíces de las especies *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, expresados en mg/gPS. Se presenta el promedio y la desviación típica.

Especie	Ca <sup>++</sup>		K <sup>+</sup>		Mg <sup>++</sup>		Fracción molar soluble	K <sup>+</sup> /Ca <sup>++</sup>	K <sup>+</sup> /Mg <sup>++</sup>			
	total	soluble	total	soluble	total	soluble						
C. odoratissima	hojas	15.431 ± 1.405	12.039 ± 0.711	15.328 ± 0.993	10.428 ± 2.118	6.180 ± 3.175	6.140 ± 1.333	370.374	255.759	252.457	0.858	1.657
	ramas	6.040 ± 1.448	5.893 ± 2.292	10.260 ± 1.426	9.300 ± 1.534	3.140 ± 1.692	3.550 ± 1.143	147.351	227.913	145.970	1.618	1.630
	raíces	11.810 ± 2.150	7.780 ± 1.268	11.850 ± 2.012	11.240 ± 2.649	1.390 ± 1.155	1.050 ± 0.3	195.102	287.542	43.174	1.444	6.260
F. juliflora	hojas	10.026 ± 0.108	2.919 ± 0.757	10.502 ± 2.157	9.780 ± 0.353	3.395 ± 0.43	1.667 ± 0.353	72.829	250.397	68.614	3.438	3.649
	ramas	9.483 ± 0.151	1.208 ± 0.071	7.08 ± 0.114	6.173 ± 0.454	1.381 ± 0.04	1.08 ± 0.454	36.149	157.918	44.498	5.240	3.553
	raíces	10.700 ± 0.854	2.367 ± 0.247	8.3978 ± 0.632	3.289 ± 0.983	0.5788 ± 0.09	0.431 ± 0.983	59.057	84.137	17.722	1.425	4.748
C. heliaster	hojas	11.330 ± 0.328	0.910 ± 0.2	15.370 ± 0.191	12.540 ± 0.183	10.170 ± 0.047	7.180 ± 0.075	23.705	320.798	295.230	14.129	1.087
	ramas	10.630 ± 0.775	0.860 ± 0.891	3.960 ± 0.197	3.480 ± 0.687	2.730 ± 0.831	2.140 ± 0.53	21.457	89.625	87.993	4.149	1.012
	raíces	12.040 ± 0.538	1.120 ± 0.037	2.830 ± 0.144	2.690 ± 0.332	2.230 ± 0.031	0.810 ± 0.008	27.944	62.815	25.082	2.463	2.744
B. tomentosa	hojas	3.260 ± 1.171	1.900 ± 0.025	8.900 ± 0.032	11.340 ± 0.393	3.890 ± 0.172	3.100 ± 0.037	47.405	290.190	127.457	6.120	2.275
	ramas	4.850 ± 0.800	2.400 ± 0.025	9.140 ± 0.179	8.900 ± 0.131	6.270 ± 0.543	3.820 ± 0.124	59.880	227.680	113.494	3.892	1.954
	raíces	6.890 ± 1.153	0.470 ± 0.175	4.890 ± 0.19	4.680 ± 0.022	2.170 ± 0.219	0.490 ± 0.042	11.737	119.724	19.737	10.210	6.066

altas concentraciones a nivel foliar y disminuye hacia las raíces como era de esperarse dada su movilidad; el magnesio se presentó en cantidades menores respecto a los dos cationes, ya mencionados. *Croton heliaster* presentó las cantidades más altas.

Cuando se evaluó el cociente K/Ca a partir de la fracción molar soluble de cada catión encontramos que la especie *Capparis odoratissima* presentó valores a nivel foliar menores que 1, en cuanto a los dos restantes compartimientos se presentaban levemente superiores a la unidad. Para las especies *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*, ambas plantas presentaban fracciones mayores que uno.

#### 7. Contenido de Oxalato en jugo vacuolar.

Los contenidos de oxalatos se encuentran en la tabla 12, expresados como  $\mu\text{mol/l}$ , se presenta solamente un valor promedio, producto de los meses donde se realizaron evaluaciones de estos ácidos orgánicos, así mismo se obtuvo la razón K/oxalato y K/Ca para determinar aquellas plantas que acumulan oxalatos.

Las dos plantas que no acumulaban oxalatos con índices K/oxalato mayores que 1 son las Capparaceae, el resto de las caducifolias y *Prosopis juliflora* acumularon oxalatos, en consecuencia sus índices son menores que 1.

Tabla 12: Contenido de oxalato soluble de las especies *Capparis tenuisiliqua*, *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*. Se presenta el promedio de dos mediciones y la desviación típica.

especies	oxalato umol/l	Ca <sup>++</sup> umol/gPS	K <sup>+</sup> umol/gPS	K/oxalato	Ca/oxalato
<i>C. tenuisiliqua</i>	336.460 ± 22.138	460.704	386.390	1.148	1.369
<i>C. odoratissima</i>	160.785 ± 51.656	323.378	389.076	2.420	2.011
<i>P. juliflora</i>	847.831 ± 49.146	185.753	254.515	0.300	0.219
<i>C. heliaster</i>	468.651 ± 42.044	45.210	382.041	0.815	0.096
<i>B. tomentosa</i>	299.035 ± 7.380	77.345	198.133	0.663	0.259

## 8. Determinación del efecto del aumento de la transpiración sobre la concentración de los cationes.

Los valores de la transpiración, para los dos experimentos aparecen en la tabla 13, *Capparis odoratissima* muestra en las primeras 48 horas un aumento de la tasa transpiratoria desde 5.522 hasta 11.456  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , posteriormente el mismo tratamiento por espacio de 7 días, se elevó sólo levemente. *Croton heliaster* para ambos tratamientos elevó su tasa transpiratoria desde valores de 3.605 hasta alrededor de 10.000  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , finalmente *Bursera tomentosa* aumentó hasta un máximo de 5.778  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  en el tratamiento de 48 horas y hasta 5.453  $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , de todas las especies esta es la que porcentualmente aumenta menos comparada con los valores mensuales medidos a lo largo del tiempo de muestreo. En general las tres especies tuvieron respuesta diferencial a la transpiración artificial por aumento de la humedad local.

En la Tabla 14 se presentan los valores de la fracciones totales y solubles de los cationes  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{K}^{+}$  y  $\text{Mg}^{++}$  en diferentes periodo de transpiración en alta humedad para las especies *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*.

Para *Capparis odoratissima* la fracción total de los tres cationes permaneció inalterable a lo largo de los experimentos, la fracción soluble de Calcio tuvo una leve tendencia a disminuir, contrario a lo que se esperaría, de acuerdo con los planteamientos de Popp y colaboradores.

Tabla 14: Contenido de Ca<sup>++</sup>, K<sup>+</sup> y Mg<sup>++</sup> (totales y solubles) para diferentes periodos de transpiración a alta humedad en las especies *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*. Se presenta el promedio de seis réplicas con la desviación típica, expresado en mg/gPS. Los experimentos fueron realizados en Febrero de 1988.

	Periodos de transpiracion					
	control		48 horas		7 dias	
	total	soluble	total	soluble	total	soluble
<b>C. odoratissima</b>						
Calcio	17.895 ± 3.412	11.998 ± 2.507	17.313 ± 7.618	9.910 ± 3.330	16.641 ± 4.340	8.695 ± 3.305
Potasio	15.505 ± 2.372	14.124 ± 0.374	16.460 ± 0.672	16.993 ± 0.640	16.034 ± 1.392	18.265 ± 0.920
Magnesio	4.396 ± 0.303	4.996 ± 0.819	4.524 ± 0.479	5.380 ± 0.085	4.932 ± 0.600	4.540 ± 0.150
<b>P. juliflora</b>						
Calcio	11.488 ± 2.595	9.325 ± 2.319	12.805 ± 6.060	3.357 ± 0.830	18.093 ± 6.267	3.570 ± 0.200
Potasio	9.544 ± 4.867	6.997 ± 2.528	13.867 ± 5.859	9.175 ± 0.075	11.276 ± 2.890	14.487 ± 0.000
Magnesio	2.925 ± 1.396	2.900 ± 0.993	2.373 ± 0.542	3.698 ± 0.140	2.647 ± 0.820	1.254 ± 0.023
<b>C. heliaster</b>						
Calcio	18.412 ± 2.080	1.978 ± 0.175	18.238 ± 2.650	1.514 ± 0.519	14.146 ± 2.541	2.147 ± 0.100
Potasio	14.023 ± 1.507	15.566 ± 2.709	15.389 ± 1.808	16.761 ± 1.222	14.898 ± 0.965	17.236 ± 3.100
Magnesio	10.776 ± 1.525	7.967 ± 0.863	10.439 ± 0.881	6.523 ± 0.625	10.929 ± 1.423	8.463 ± 1.800
<b>B. tomentosa</b>						
Calcio	18.717 ± 2.066	3.396 ± 0.790	15.271 ± 3.019	2.716 ± 0.356	16.493 ± 2.412	3.194 ± 0.000
Potasio	7.095 ± 0.659	5.375 ± 1.923	4.851 ± 0.759	4.653 ± 0.164	5.504 ± 0.791	2.115 ± 0.900
Magnesio	3.088 ± 1.026	3.194 ± 0.684	3.566 ± 1.137	2.115 ± 0.955	3.597 ± 0.675	3.083 ± 1.200

En *Croton heliaster* la fracción de calcio total sólo parece aumentar cuando se extiende el periodo de transpiración a alta humedad, es decir a los 7 días, en tanto que la fracción soluble presentaba muy pocas variaciones, para *Bursera tomentosa* ocurre algo muy similar para esta fracción de calcio. Las fracciones restantes solubles y totales de los demás cationes evaluados no parecen alterarse.

En *Prosopis juliflora* la fracción de calcio total aumentaba a medida que se extendía el periodo de transpiración en alta humedad desde 11.488 mg/gPS hasta 18.093 (7 días), en cuanto a la fracción de calcio soluble, disminuyó drásticamente desde 9.325 mg/gPS hasta valores entre 3.357 hasta 3.570 mg/gPS.

Consideramos, que estos resultados, no son concluyentes, ya que habría que tomar en cuenta, para cada especie, cual es la tasa de traslocación del calcio, para lo cual se requiere de experimentos más detallados.

### **Tratamiento Estadístico**

El análisis de varianza (manova) reveló que para un test multivariante de Hotellings no existen diferencias significativas para el efecto combinado de épocas y especies. En tanto que la prueba univariante F-test, para  $F_{0.001}$  y (4,17) grados de libertad, solamente resultaron significativas las variables Ca total, Mg total y Ca soluble, expresado en  $\mu\text{mol/l}$ . En relación con las especies, el

análisis multifactorial resultó significativo para toda las variables a excepción de Nitrógeno, Fósforo foliar y clorofila. En el caso de la época ninguno resultó significativo

#### D. DISCUSION

Los valores del área foliar específica (AFE) revelan que a pesar de la variabilidad, las especies perennifolias presentan valores más constantes y más bajos respecto a las caducifolias, tal como se ha encontrado con anterioridad. Efectivamente tendencias similares a los patrones exhibidos por las especies perennifolias en nuestra área de estudio fueron observados para *Capparis linearis*, *Jacquinia revoluta* y *Capparis odoratissima* por Marín y Medina (1981), estos autores han señalado que el AFE tiende a permanecer constante durante varios meses debido al equilibrio entre la entrada y la salida de materiales (nutrientes, carbohidratos y aminoácidos) de las hojas.

En las especies caducifolias, incluyendo *Prosopis juliflora* (caducifolia facultativa) aunque en grado menor, se observa una cierta variabilidad, la cual pudiera asociarse a una mayor susceptibilidad al lavado foliar (Tukey, 1970). Además, en las especies donde existe superposición de eventos fenológicos, tal como observamos para *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa*; gran parte del carbono empleado para la formación de flores y frutos provienen de las hojas adyacentes (Mooney, 1972), afectado en consecuencia el AFE. Resultados similares fueron encontrados por Marín y Medina (1981), Medina (1983), Medina et al (1984), Medina(1985). Sin embargo, los rangos de variación de los encontrados en el presente trabajo resultaron superiores a los presentados por Marín y Medina (1981) pero son similares con los encontrados por Olivares (1987).

Con respecto al agua foliar las perennifolias presentaron durante todo el año los valores más constantes y menores, especialmente *Capparis odoratissima*, la cual constituye la especie más esclerófila de la serie, la variabilidad de este parámetro podría estar asociada al hecho que en nuestro caso estamos evaluando probablemente varias generaciones de hojas, ya que el criterio de selección era la condición de hojas adultas activas y sanas.

En cuanto a la composición nutricional (tabla 8), contrario a lo esperado, en nuestras especies los contenidos fueron muy similares cuando se expresan en mg/gPS, además fueron más altos que los resultados señalados para especies en otras zonas áridas y semiáridas. Cuando se expre-

san por unidad de área, debido al AFE las perennifolias presentan mayores contenidos foliares, tal y como lo encontraron Loveless (1962) y Marín y Medina (1981). La especie que presentó menor grado de esclerofilia (*Bursera tomentosa*) es también la que presenta los menores contenidos de nitrógeno y fósforo por unidad de área foliar. Los contenidos de fósforo concuerdan con lo encontrado por Marín y Medina (1981), Medina (1983), las caducifolias presentan valores mayores cuando se expresan en mg/gPS, tal como se ha encontrado en la literatura, sin embargo esta separación se pierde al expresarlo por área.

De acuerdo con lo señalado los contenidos de Nitrógeno y fósforo se utilizan como criterio para diferenciar especies caducifolias y perennifolias, en nuestro caso, esto se cumple tanto para el Nitrógeno expresado en área y la clorofila/Nitrógeno, donde se observa una clara separación entre grupos de especies, sin embargo, no es tan clara la diferenciación basándonos solamente en los parámetros, expresados en mg/gPS. Olivares (1987) enfrentó situaciones similares cuando trató de aplicar este criterio en especies presentes en el Jardín Botánico de Caracas.

Dada las condiciones del suelo del área de estudio, con abundantes contenidos de calcio, cabe resaltar en particular a este ión, el cual juega un papel fundamental tanto a nivel nutricional como fisiológico. De las perennifolias, *Capparis tenuisiliqua* presenta altos contenidos en ambas fracciones total y soluble, el cual durante la época de sequía alcanza valores superiores a los de potasio en la

fracción soluble, mientras que durante la época húmeda mantienen valores similares de potasio y calcio, manteniendo la relación Ca/K menor que 1.

*Capparis odoratissima* presenta contenidos de calcio en la fracción total similares al resto de las especies, pero su fracción soluble es alta y se acerca a la del potasio, pero sólo en determinadas épocas del año llega a superar al potasio. Al convertir estos resultados en fracciones molares la especie *Capparis tenuisiliqua* resulta claramente calciotrofa, mientras que *Capparis odoratissima* parecería pertenecer a este fisiotipo solamente algunos meses del año, especialmente durante la época de sequía. Los resultados obtenidos confirman lo encontrado por Olivares (1987) para esta misma especie, esta autora, además trabajó con otras especies de la Familia Capparaceae (*Capparis flexuosa*, *C. linearis*) donde encontró evidencias de calciotrofas, nosotros agregamos ahora *Capparis tenuisiliqua*, lo cual sugiere que probablemente la condición de calciotrofa, sea una peculiaridad del género *Capparis*, tal como ha señalado Kinzel (1983) al considerar características que son comunes a géneros, familias y que ha sido sugerido para las Brassicaceae y Fabaceae.

Las restantes especies, al evaluar tanto el calcio como el potasio en la fracción molar resultaron calciofobas, además en estas especies se encontró que la razón Potasio/oxalato fue mayor que uno, lo cual indica que todas las calciofobas resultaron acumuladoras de oxalato, en particular destaca *Prosopis juliflora*, la cual presentó

una fracción molar alta en este ácido orgánico, pudiendo ser definida como una acumuladora de oxalato, sensu Kinzel (1983).

Para las especies perennifolias que se mantienen activas durante el año, con todo o parte de su tejido fotosintético activo, exhibir un fisiotipo de calciotrofa, como en nuestro caso, en un ambiente calcícola, le permite emplear el ión más común como agente osmóticamente activo y mantenerlo en forma soluble en el citoplasma, tal vez esto contribuya a explicar como una especie como *Capparis tenuisiliqua*, mantenga potenciales muy negativos (-7.0 MPa). Un mecanismo de este tipo resultaría, entonces muy ventajoso, donde no están presentes compuestos adicionales para mantener los potenciales adecuados. Los resultados obtenidos por nosotros coinciden con lo sugerido por Medina et al (1984) y Díaz (1984).

Las caducifolias *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa* se comportan como calciofobas, ya que por una parte sus contenidos de Calcio soluble resultaron extremadamente bajos con una razón  $K/Ca > 1$  y paralelamente hemos señalado que sus contenidos de oxalatos son altos.

Sin embargo, cada una de estas plantas parecen tener mecanismos distintos, al respecto cabe recordar que también mantienen potenciales hídricos muy negativos durante todo el año, lo cual podría sugerir la existencia de algún mecanismo de ajuste osmótico, relacionada con la síntesis de carbohidratos, como efectivamente se encontró en la evaluación de las relaciones hídricas en *Croton heliaster*;

además en esta especie se observó un proceso de desfoliación paulatina durante la sequía, lo cual explicaría un mecanismo adicional para mantener el balance favorable y continuar como calciofoba en este ambiente calcícola.

El comportamiento de *Prosopis juliflora* no se evidencia claramente, aunque pudiera colocarse también entre las calciofobas, presentó igualmente una alta concentración de carbohidratos, los cuales pudieran ser utilizados para mantener los potenciales medianamente negativos que esta especie presenta durante el año.

Finalmente, *Bursera tomentosa*, exhibe potenciales altos durante todo el año, lo cual indica que el mecanismo regulador es diferente, de hecho cuando se estudiaron las distintas fracciones solubles a lo largo de la planta en sus diferentes compartimientos, se encontró que esta especie presenta bajas cantidades de calcio total tanto a nivel radical como foliar, todo lo cual nos hace pensar en un mecanismo que podría estar frenando la entrada de calcio a nivel de las raíces.

Para el resto de las especies el estudio de las fracciones solubles por compartimiento reveló que en el caso de *Capparis odoratissima*, el fisiotipo es a nivel foliar ya que aunque presenta altos contenidos a nivel radical estos son superados por el potasio en la fracción soluble. De acuerdo con esto, se confirma lo señalado primariamente por Popp (1983) respecto a que los fisiotipos sólo se mantienen a nivel foliar y por Kobner, posteriormente

trabajando en *Kalanchoe daigremontiana*.

En cuanto a los experimentos del efecto de la variación de transpiración sobre la concentración de los cationes, es importante tener en cuenta que a pesar de que las "cámaras" empleadas para producir el efecto eran iguales para todas las plantas, la respuesta es diferencial tanto en tiempo como entre especies.

De esta manera encontramos que *Capparis odoratissima* exhibe una respuesta a corto plazo donde existe un aumento notable de la tasa de transpiración, pero a largo plazo este aumento desaparece. En el resto de las especies, encontramos que *Croton heliaster* aumenta casi al doble su tasa transpiratoria mientras que *Bursera tomentosa*, especie con tasas de transpiración de por sí altas, al ser manipulada, aumenta sólo levemente.

Al respecto, Schulze et al encontraron en estudios realizados con *Prunus armeniaca* que la transpiración no incrementaba linealmente con el aumento del DPVh-a, incluso ésta disminuía (Schulze et al, 1972); posteriormente se ha encontrado para muchas especies que los estomas se abren en aire húmedo y se cierran en aire seco (Schulze and Hall, 1982), no sólo en condiciones de campo sino también en cámaras controladas. Esta respuesta estomática a la humedad parece ser una propiedad de la epidermis dependiente del turgor de las células guardianas.

Medina et al (1981) encontraron que el aumento de la transpiración estaba acompañado de una disminución del

potencial y de un cierre estomático. Ellos afirman que después de un cierto límite, que depende de la especie existe un control estomático de la pérdida de agua.

Por otra parte, originalmente, se realizó un tiempo de experimentación máximo de 21 días, pero al realizar la toma de muestra se encontró que gran parte de las hojas se estaban totalmente marchitas, contrario a lo encontrado en los restantes tiempos de experimentación menores. Experimentos de transpiración realizados por Medina et al (1981) en la Sierra de Luquillo, Puerto Rico, encontraron que ocurría también marchitamiento de las hojas. Se ha señalado que esta marchitez probablemente se debe al colapso de los vasos del xilema debido a tasas de transpiración excesivamente altas en forma sostenida (Weaver et al, 1973). Por esta razón, se eliminaron estos experimentos.

En cuanto a los resultados que se relacionan directamente con los nutrientes, se encontró que un aumento en la tasa de transpiración no necesariamente implica una mayor acumulación de nutrientes en las hojas, particularmente de  $Ca^{++}$  o cualquier otro de los cationes evaluados. En *Capparis odoratissima* encontramos que a pesar de las diferencias detectadas en la tasa de transpiración, artificialmente manipulada, los contenidos de calcio soluble son muy similares entre ambos tratamientos y menores a los contenidos en la fracción soluble del control, en tanto que los contenidos de la fracción total solamente aumentó la correspondiente al potasio. En *Prosopis juliflora* suce-

de algo similar, sólo que también aumenta la fracción total de Calcio para el experimento de mayor duración. En las especies caducifolias se produce una leve disminución del contenido de Calcio total especialmente en el experimento de mayor tiempo de duración. Lo que se produce es una disminución o simplemente no se afecta, lo cual podría indicar que la transpiración por sí sólo no explicaría el transporte de  $Ca^{++}$  hacia las hojas. Sin embargo estos experimentos no son concluyentes, ya que se desconoce la tasa de transporte del  $Ca^{++}$  desde las raíces hasta las hojas, lo cual debería variar de acuerdo a las características del tejido conductivo de cada especie, en consecuencia es necesario realizar observaciones donde se considere esta variable.

Al respecto, solamente en los estudios realizados en plantas herbáceas se ha podido demostrar que existe una relación lineal entre el transporte e incorporación de nutrientes y la transpiración, cuando el sistema radical se encuentra en un medio con alta disponibilidad de minerales (Medina et al, 1981). Estos autores señalan que los estudios en árboles no han sido considerados y que existiendo distancias considerables entre los sitios de absorción en las raíces y los sitios de consumo en las hojas es necesario pensar en el transporte activo como una alternativa, la cual explicaría el ascenso de elementos como el calcio, que como se sabe es inmóvil en el floema y que existen plantas que como hemos visto en nuestra área de estudio acumulan grandes cantidades de este catión. Es necesario emprender estudios a largo plazo que permitan

evaluar las tasas de entrada y salida de estos cationes en individuos arbóreos adultos dentro de esta comunidad caliccola.

## V. DISCUSION GENERAL

En las zonas áridas calcícolas tropicales al norte de Venezuela, resaltan dos factores ambientales, la disponibilidad de agua con una alta demanda evaporativa y el alto contenido de sales de calcio en el suelo, los cuales solos o combinados, como es nuestro caso, pueden dar lugar a un permanente déficit tanto en el suelo como en la atmósfera (Medina, 1982; Medina, 1983; Rorison y Robinson, 1984).

Entre las plantas existe un amplio rango de mecanismos de adaptación para enfrentar el déficit hídrico, entre ellos resalta el mantenimiento del turgor, lo cual durante cambios en el estatus hídrico de la planta permiten la continuidad de los procesos metabólicos que aseguren el crecimiento y en última instancia la sobrevivencia (Hsiao et al, 1976; Turner y Jones, 1980).

Entre los mecanismos adaptativos que ayudan al mantenimiento del turgor están:

- El ajuste osmótico (Turner y Jones, 1980; Morgan, 1984) el cual se refiere al descenso del potencial osmótico, hacia valores más negativos, aumentando la acumulación neta de los solutos en respuesta al déficit hídrico.

- El control estomático dado por el grado de apertura de los estomas, a través de los cuales se realiza el intercambio gaseoso, el turgor es controlado a través de las células guardianas, lo que a su vez depende tanto de las condiciones ambientales como de las características in-

trinsecas de la especie en particular.

- El módulo de elasticidad indicador de la elasticidad de las paredes celulares (Roberts et al, 1981; Tyree y Hammel, 1972; Turner, 1987). En general, una planta con paredes elásticas permite mayores potenciales osmóticos y de presión para un determinado contenido Relativo de Humedad, que una planta de paredes rígidas (mayor valor de  $e$ ), ya que estas pierden turgor rápidamente al eliminar agua del tejido foliar (Goldstein et al, 1989)

- Pérdidas del follaje, cuando son hojas sensibles al déficit hídrico.

Por otra parte, el déficit hídrico induce a bajar el potencial osmótico en algunas especies, en consecuencia para mantener el turgor hay que disminuir el potencial hídrico.

Como una forma de integrar los resultados obtenidos en el presente proyecto de investigación se consideró lo expuesto por Parker (1968) y Levitt (1972) en relación con la Resistencia a la sequía y sus definiciones de plantas que toleran y plantas que evaden la sequía.

En relación con lo expuesto, Medina (1983) señala que las plantas que toleran el déficit hídrico poseen potenciales hídricos muy negativos y frecuentemente el potencial osmótico también es muy bajo en el jugo vacuolar, mientras que las que evitan presentan características morfológicas que le permiten sobrellevar el estrés hídrico

sin afectar el potencial hídrico, tal es el caso de las freatofitas con raíces profundas que permiten garantizar un buen suplemento de agua, una adecuada regulación estomática y una pérdida de la superficie foliar transpirante, cuando aumenta el déficit hídrico.

Turner (1976) amplía un poco más estos conceptos, e incluso introduce subdivisiones entre las especies que toleran el déficit hídrico diferenciando entre tolerantes a la sequía con bajos potenciales hídricos o tolerantes a la deshidratación y los tolerantes a altos potenciales hídricos o los que posponen la deshidratación.

Paralelamente, por extensión en cuanto al contenido de sales en el suelo, las especies calciotrofas entrarían entre aquellas tolerantes a las altas concentraciones de calcio en forma soluble en el citoplasma, mientras que las calciofobas podrían ser consideradas como evasoras de las altas concentraciones en forma soluble, debiendo precipitarlo como oxalato de calcio; un tercer grupo señalado dentro de este último, serían aquellas que impiden la entrada masiva de este  $Ca^{++}$  a nivel de las raíces. Estas pudiesen señalarse como las que escapan a las altas concentraciones de calcio soluble.

A continuación se señalan las características por especie que nos permite identificar los tipos señalados:

#### *Capparis tenuisiliqua*

Esta especie escasa dentro del área de estudio, presen-

ta hojas esclerófilas y pubescentes. Los potenciales hídricos y osmóticos resultaron los más negativos registrados para todo el grupo de especies. Las Conductancias son bajas especialmente en sequía y la Transpiración se mantiene a niveles intermedios, con alta resistencia al flujo de agua (época húmeda), presenta además altos contenidos de calcio soluble intracelular. Todas estas características permiten clasificarla como tolerante tanto al déficit hídrico como al contenido de calcio soluble intracelular.

### *Capparis odoratissima*

Frecuente en la comunidad estudiada, con hojas esclerófilas. Presenta conductancias intermedias y tasas transpiratorias bajas, los cierres estomáticos se presentan después de las 14:00 horas. Los potenciales hídricos están ubicados entre los muy negativos, al igual que los osmóticos, estos últimos presentan cierto grado de variación durante el año. El módulo de elasticidad alto, aumenta hacia la estación más seca. Al aumentar la transpiración artificialmente, responde positivamente pero a corto plazo; cuando se continúa en el tiempo se disminuye la respuesta. Presenta una resistencia al flujo de agua alta durante todo el año, altas concentraciones de carbohidratos, con evidencia de ajuste osmótico para algunos meses. Las concentraciones molares de Ca en la fracción soluble resultaron mayores que el calcio sólo en algunos casos. Esta especie presenta características que permiten ubicarla dentro de las especies que son tolerantes al déficit hídrico, sin embargo, en cuanto al calcio parece ser tole-

rante sólo unos meses del año, lo cual podría estar asociado a la edad de la hoja, variable que no fue considerada en el presente estudio.

### *Prosopis juliflora*

Poco frecuente en el área, con hojas micrófilas glabras, se observó durante el periodo de experimentación defoliación y superposición de fenofases. Sus potenciales hídricos y osmóticos resultaron ser medianamente negativos, los módulos de elasticidad altos, aumentaron durante el curso de la sequía, con evidencia de ajuste osmótico y elaboración de carbohidratos. Presentaron alta concentración de oxalatos y su fracción molar de calcio soluble resultó menor que la de potasio. Esta especie presenta una combinación de mecanismo de resistencia a la sequía de diferentes grados, incluso cuando el déficit hídrico se hace más pronunciado puede perder las hojas, evadiendo así la sequía. En cuanto al calcio presenta mecanismo de evasión con precipitación de oxalato y la coloca dentro de las calciofobas.

### *Croton heliaster*

Dominante en el área de estudio con hojas mesófilas pubescentes. Las conductancias son altas con cierres en la tarde (a partir de las 13:00 horas), la transpiración alta presenta curvas bimodales a mediodía, lo cual evidencia también control estomático. Cuando la Transpiración se aumenta artificialmente tiene capacidad de respuesta alta y sostenida en el tiempo, lo cual sugiere cierta plastici-

dad de esta especie para adaptarse. Presenta pérdida paulatina del follaje, pero en sitios con buenas condiciones de drenaje o efecto de sombra retardaron la pérdida, siendo así que la defoliación no llega a ser completa. Presenta potenciales bien negativos que se recuperan notablemente durante la época más húmeda. Sus potenciales osmóticos intermedios, con módulos de elasticidad de valores intermedios y poca resistencia al flujo de agua. Presenta ajuste osmótico con alta concentración de carbohidratos y oxalatos. El calcio soluble está prácticamente ausente en la planta no así el total. Las características presentes en esta planta y su plasticidad de respuesta en algunos parámetros nos permiten sugerir que también se trata de una planta caducifolia facultativa, ya que están presentes una combinación de mecanismos de tolerancia y evasión, estos últimos parecen atenuarse si las condiciones son hídricamente más favorables. En cuanto al calcio es evasora, evidentemente calciotrofa.

#### *Bursera tomentosa*

Especie frecuente en el área, de hojas mesófilas compuestas, presenta succulencia en los tallos y pérdida del follaje durante 4 o 5 meses. Se caracteriza por presentar potenciales hídricos poco negativos, y altas tasas transpiratorias con conductancias elevadas y cierres estomáticos en horas de la tarde. Presenta concentraciones alta de carbohidratos y baja concentraciones de los cationes e importantes concentraciones de oxalato. No hay evidencia de ajuste osmótico. La fracción K/Ca siempre es mayor que

1. Presenta mecanismos claramente de evasión tanto a las pérdidas de agua como a las concentraciones de Calcio siendo también calciofoba.

De lo anteriormente expuesto, podríamos afirmar que los mecanismos adaptativos constituyen un gradiente continuo de respuesta que van desde especies que claramente evitan una determinada condición extrema hasta aquellas que tienen una amplia gama de grados de tolerancia y lo que finalmente se tiene son especies con mecanismos combinados de los tipos básicos definidos por Parker (1968) y Levitt (1972).

Podría agregarse, que en áreas Tropicales en general y en particular en los ambientes extremos, la diferenciación en especies perennifolias y caducifolias parece no ser una línea tajante, con esto se quiere decir que especies que se han denominado caducifolias, pueden comportarse como perennifolias, si la sequía no es tan marcada y viceversa, para el caso de las perennifolias. En nuestro caso tendría importancia para algunas especies clasificarla como caducifolias facultativas.

Un aspecto que debe ser tomado en cuenta para futuras investigaciones, de gran importancia en relación con lo antes expuesto sería, tanto la determinación de la duración foliar como la arquitectura de los sistemas radicales.

## VI. CONCLUSIONES

1. Las especies *Capparis tenuisiliqua* y *Capparis odoratissima* pueden ser caracterizadas como calciotrofas, pues presentan una fracción molar soluble  $K/Ca < 1$ ; mientras que las especies *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa* presentan una fracción molar soluble  $K/Ca > 1$ , por lo cual se incluyen como calciofobas.

2. *Capparis odoratissima* resultó ser calciotrofa a nivel foliar, pero no así a nivel radical, *Prosopis juliflora*, *Croton heliaster* y *Bursera tomentosa* resultaron calciofobas tanto a nivel de las hojas como a nivel de las raíces. Esta última especie presenta muy poca concentración en la fracción soluble y total en ambos niveles lo cual sugiere que esta planta podría tener algún mecanismo que impida el acceso de calcio a nivel de las raíces.

3. *Capparis odoratissima*, *Prosopis juliflora* y *Croton heliaster* presentan en general módulos de elasticidad altos, lo cual sugiere la existencia de paredes rígidas que permiten aumentar esta condición a medida que aumenta la sequía. Además presentan potenciales hidricos más negativos, los cuales se hacen críticos durante la época seca. *Bursera tomentosa* con módulo de elasticidad menor también aumenta al avanzar la estación más seca la rigidez de los tejidos celulares pero sin ajuste osmótico, lo que puede ir acompañado con mecanismos alternativos de evasión de la sequía como podría ser la pérdida del follaje.

4. Las dos especies perennifolias presentan conductancias y transpiración relativamente bajas, mientras que las caducifolias la presentan más altas.

5. Los experimentos de Transpiración por aumento de la humedad, revelaron que en general, en las especies arbóreas de esta comunidad calcícola estudiada, las tasas de transpiración más elevadas no implica mayor concentración de iones de Calcio a nivel foliar. Además se pudo determinar que la transpiración no es ilimitada y depende de las características de cada especie.

6. La comunidad calcícola estudiada de acuerdo con las características de las especies dominantes con troncos de poco diametro y árboles de poca altura, podría ser considerada como un bosque en formación.

7. La coexistencia en estos ambientes extremos de especies de comportamiento ecológico y fisiológico contrastantes es posible debido a la amplia gama de grados de tolerancia que resultan de la combinación de distintos mecanismos tanto de regulación como nutricional.

## VII. BIBLIOGRAFIA

- Arnon, D. I. (1949) Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidases in *Beta vulgaris* Plant Physiol. 24:1-15.
- Bache, B. W. (1984) The role of calcium in buffering soils. Plant, Cell and Environment. 7: 391-395.
- Boyer, J. S. (1974) Water transport in plants: Mecanism of apparent changes in resistance during absorption Planta 117:245-253.
- Brewster, J. L., K. K. S. Bhat y P. H. Nye (1976) The possibility of predicting solute uptake and plant characteristic independently measured soil and plant characteristics. II The growth and uptake of ions in solutions of constant phosphate concentration. Plant and Soil 42: 171-195.
- Calkin, H.W. y R.W. Percy (1984) Seasonal progressions of tissue and cell water relations parameters in evergreen and deciduous perennials. Plant, Cell & Environ 7: 347-352.
- Camacho, S. E., A. E. Hall y M. R. Kaufmann (1974) Efficiency and regulation of water transport in some woody and herbaceous species. Plant Physiol 54: 169-172.
- Chapin, F. S. (1980) The mineral nutrient of wild plant. Ann. Rev. Ecol and Syst . 11:233-260.
- Clarkson, D. T (1981) Nutrient interception and transport by root systems. En: Johnson, C. B. Physiological Process limiting Plant Productivity pp 308-330. Butterworths, London.
- Clarkson, D. T. (1984) Calcium transport between tissues, its distribution in the plant. Plant, Cell and Environment 7: 397-405
- Clarkson, D. T. y J. Sanderson (1971) Inhibition of the uptake and long-distance transport of calcium by aluminium and other polyvalent cations. J. of Exp. Botany 23: 837-851.
- Coombs, J., G. Hind, R. C. Leegood, L. L. Tieszen y A. Vonshak (1985) Analytical techniques. En: Coombs, J., D. O. Hall, S. P. Long y J. M. O. Scurlock (eds) Techniques in bioproductivity and Photosynthesis pp. 219-228. Pergamon Press, Oxford 298 pp.
- Curtis, J. T. y R. P. Mc.Intosh (1951) An upland forest continuum in the prairie forest border region of Wisconsin. Ecology 32: 476-496.

- Cuatrecasas, J. (1957) *Prima Flora Colombiana* 1. Burseraceae *Webbia* 12(2): 120-158.
- Díaz, M. (1984) *Fisioecología de cuatro especies de cactáceas en condiciones naturales*. Tesis M. Sc. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas.
- Díaz, M. (1988) *Las zonas áridas al norte de Venezuela: hacia el aprovechamiento racional de los recursos naturales renovables*. Zonas Áridas. Fundacite Zulía CONICIT Maracaibo. 143pp.
- Drew M. C. y D. Biddulpp (1971) Effect of metabolic inhibitor and temperature on uptake and translocation of  $45 \text{ Ca}^{++}$  and  $42 \text{ K}^+$  by intact bean plant *physiol* 48: 426 -432.
- Elfving, D. C., M. R. Kaufmann y A. E. Hall (1972) Interpreting leaf water potencial measurements with model of the soil-plant-atmosphere continuum. *Physiol. Pl* 27: 161-168.
- Epstein, E. (1972) Mineral nutrition of plants: Principles and perspectives. John Wiley Sons. New York. 412 pp.
- Etherington, J. R. (1981) Limestone heaths in south-west Britain: their soils and the maintenance of their calcicole-calcifuge mixtures. *J. Ecol.* 69: 277 - 294.
- Evans, G. C. (1972) The Quantitative analysis of plants growth. University of California Press, Berkeley. 334 pp.
- Felker, P. (1984) Economic, Environmental and Social Advantages of intensively managed short rotation mesquite (*Prosopis spp*) biomass energy farms. *Biomass* 5: 65-77.
- Felker, P., G. H. Cannell, P. R. Clark, J. F. Osborn, P. Nash (1983) Biomass production of *Prosopis* species (mesquite), *Leucaena* and other leguminous trees grown under heat drought stress. *Forest Science* 29 (3): 592-606.
- Fischer, R. A. y N. C. Turner (1978) Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol* 29: 277-317
- Goldstein, G., G. Sarmiento y F. Meinzer (1986) Patrones diarios y estacionales en las relaciones hídricas de árboles siempreverdes de la sabana tropical. *Acta Oecologica. Decol Plantarum* 7(21): 107-119.
- Goldstein, G., F. Rada, A. Orozco, M. Montilla, O. Zabala, J. Cavelier y A. Azócar (1989) Mantenimiento del turgor en especies leñosas tropicales: modelo basado en cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad.

Monograph. Syst. Bot. 27: 37-49.

Hartshorn, G.S. (1983) Plants: Introduction. En: Janzen D. H. (ed) Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press. Chicago 300pp.

Hassid, W. Z. y E. F. Neufeld (1964) Whole starches and modified starches. Methods in Carbohydrates. 33(4): 33-36.

Haynes, R. J. (1980) Ion exchange properties of roots and ionic interactions within the root apoplasm: their role in ion accumulation by plants. Botanical Rev. 46(1): 75-99.

Hsiao, T. C., E. Acevedo, E. Fereres y D. W. Henderson (1976) Stress metabolism. Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser B: 273: 479-500

Huber, O. y C. Alarcón (1988) Mapa de Vegetación de Venezuela. Escala 1:2.000.000. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables y The Nature Conservancy. Oscar Todtmann Editores. Caracas.

Ilijir W. S. (1938) Calcium content in different plant and its influence on production of organic acids. Bull Assoc. Russe pour les Rech Sci Prague 7(12): 43-76

Jackson, M. L. (1982) Análisis químico de suelos. 4ta edición OMEGA. Barcelona. 662 pp.

Jacquin, N. J. (1971) Selectarum Stiroium americanararum. Historia (Facsimile original) Halsted press. New York. 900 pp.

Jones, H. (1985) Plant and microclimate: Quatitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University press. Cambridge. 323 pp.

Kinzel, H. (1983) Influence of limestone, silicates and soils pH on vegetation. En Lange, O.L., P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler (eds) Physiological Plant Ecology. III. Responses to the chemical and biological environment. Encyclopedia and Plant Physiology. New Series vol 12(C) pp. 201-244. Springer-Verlag. Berlin.

Kirkby E. A. y D. J. Pilbeam (1984) Calcium as a plant nutrient. Plant, Cell and Environment 7: 397-405

Kobner, H. (1986) Kationen- und anionenmuster in Crassulaceen unter besonderer berucksichtigung des calciumstoff wechselfs. Dissertation zur erlangung des doktorgrades. Universitat Wein. Wein.

Lahey, J. F. (1973) On the origin of the dry climate in northern South America and the southern Caribbean. En: Amiran D. H. k. y A. W. Wilson (eds) Coastal deserts: their natural and human environments pp 75-90.

University Arizona Press, Tucson.

- Levitt, J. (1972) Responses of plants to environmental stresses. Academia Press. New York. 697 pp.
- LICOR (1984) LI-1600 Steady State Porometer. Instruction Manual. Publication N 8107-01R3. Nebraska, USA.
- Loveless, A. R. (1962) Further evidences to support a nutritional interpretation of sclerophylly. *Ann. Bot. N. S.* 26(104): 549-561.
- Marín, D. (1976) Comparación del balance nutricional de especies leñosas deciduas y siempreverdes en un bosque muy seco tropical. Trabajo Especial de Grado. Escuela de Biología. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Marín, D. y E. Medina (1981) Duración foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en árboles de un bosque muy seco tropical *Acta Cient. Venezolana* 32: 508-514.
- Matteucci, S. (1987) The vegetation of Falcon State, Venezuela. *Vegetatio* 70: 67-91.
- MARNR (1975) Inventario Nacional de Tierras. Regiones: Costa Noroccidental, Centro Occidental y Central. Vol II Caracas. 300 pp.
- Medina, E. (1977) Introducción a la Ecofisiología Vegetal. Departamento de Asuntos Científicos de la Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D. C. 102 pp.
- Medina, E. (1982) Physiological Ecology of Neotropical Savanna Plants. En: B. J. Huntley y B. H. Walter (eds) Ecological Studies vol 42 Ecology of tropical savannas. pp 308 - 335. Springer-Verlag. Berlin
- Medina, E. (1983) Adaptations of the tropical trees to moisture stress. En: Golley F. G. (ed) Tropical Rain Forest Ecosystems. A. Structure and Function. pp 225-237. Elsevier Scientific Pub.
- Medina, E. (1985) Nutrient balance and physiological processes at leaf level. En: Medina, E., H. A. Mooney y C. Vazquez-Yanes (eds) Physiological ecology of plants of the wet tropics. pp 139-154. Dr. Junk Publ. The Hague
- Medina, E. E. Cuevas y P. Weaver (1981) Composición foliar y transpiración de especies leñosas de Pico del Este, Sierra de Luquillo, Puerto Rico, *Acta Científica Venezolana* 32: 159-165
- Medina, E. , D. Marín y E. Olivares (1984) Adaptaciones Ecofisiológicas en el uso de agua y nutrientes en zonas Áridas y semiáridas tropicales. V. Reunión de la Sociedad Botánica de Chile. La Serena, Chile.

- Medina, E., E. Olivares y D. Marín (1985) Eco-physiological adaptations in the use of water and nutrients by woody plants of arid and semi-arid tropical regions. *Medio Ambiente* 7 (2): 91-102
- Meinzer F. C., V. Seymour y G. Goldstein (1983) Water balance in developing leaves of four tropical savanna woody species. *Oecologia* 60: 273-243.
- Meinzer, F. C., P. W. Rundel, M. R. Sharifi y E. T. Nilsen (1986) Turgor and osmotic relations of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Plant, Cell and Environ* 9: 467-475.
- Mengel, K. Y y E. A. Kirby (1982) Principles of plants nutrition. 3ra ed. Ins. Patosh. Inst. Swetzerland 437-459.
- Monson R. K. y S. D. Smith (1982) Seasonal water potential components of sonoran desert plants. *Ecology* 63(1): 113-123.
- Mooney, H. A. (1972) The carbon balance of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 3: 315 -346.
- Mooney, H. A., J. Ehleringer y O. Bjorkman (1977) The energy balance of leaves of the evergreen desert shrub *Atriplex hymenelytra* *Oecologia* 29: 301-310.
- Morgan, J. M. (1984) Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol* 35: 299-319.
- Mori, S. A., B. M. Boom, A. Carvalino y T. S. dos Santos (1983) Ecological importance of Myrtaceae in an Eastern Brazilian Wet Forest. *Biotropica* 15(1): 68 -70.
- Murphy, J. y J. Riley (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chemica Acta* 31-36.
- Olivares, E. (1987) Relaciones Hídricas y nutricionales de especies leñosas del bosque decíduo tropical, con características fenológicas contrastantes. Tesis Doctoral. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas.
- Raech, K. y M. V. Tracey (1955) Modern Methods of Plants analysis Vol II. Spring-Verlag, Berlin. 625 pp.
- Parker, J. (1968) Drought-resistance mechanisms En: Wozlowski, V. V. (ed) Water Deficits and Plant growth pp 195-234. Academia Press. New York.
- Popp, M. (1983) Genotypic differences in the mineral metabolism of plants adapted to extrem habitats. *Plant and Soil* 72: 261-273.

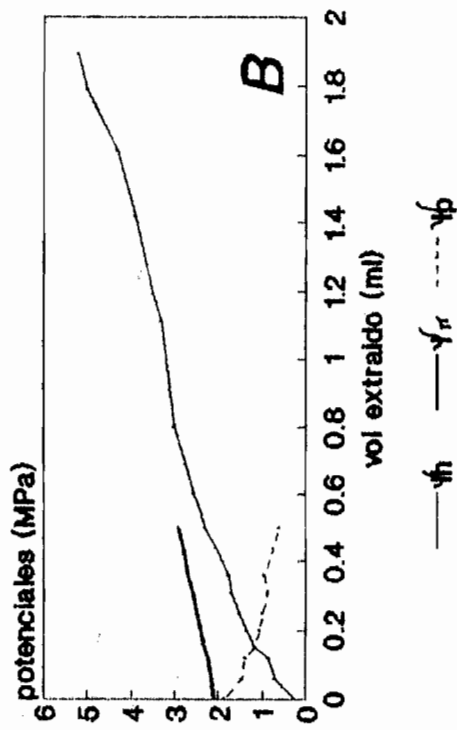
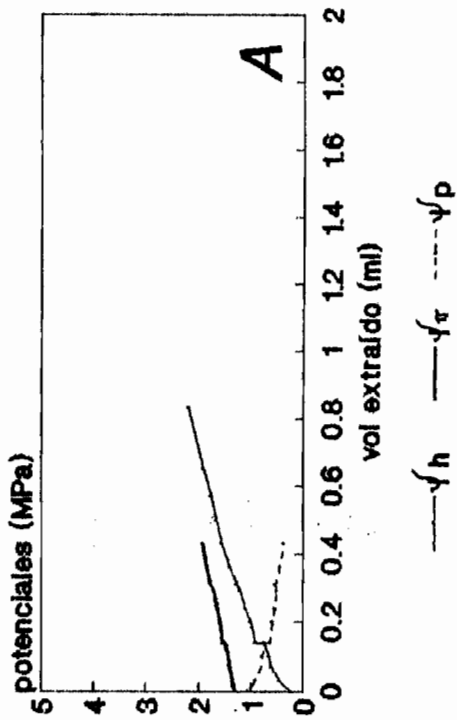
- Roberts, S. W., B. R. Strain y K. R. Knoerr (1980) Seasonal Patterns of leaf water relations in four co-occurring forest tree species: parameters from pressure-volume curves. *Oecologia* 46: 330-337.
- Roberts, S., B. Strain y K. Knoerr (1981) Seasonal variations of leaf tissue elasticity in four forest tree species. *Physiol. Pl.* 52: 245-250.
- Robichaux R. E., F. W. Rundel, L. Stemmermann, J. E. Canfield, S. R. Morse y E. Friedman (1984) Tissue Water deficits and Plant growth in wet tropical environments. En: Medina, E., H.A. Mooney y C. Vasquez-Yanes (eds) Physiological ecology of plants of the wet tropics pp 99-111. Dr. W. Junk Publ. The Hague.
- Romero, C. R. (1965) Flora del Centro de Bolivar. Universidad Nacional de Colombia. Ediciones Banco de la República, Bogotá 437 pp.
- Rorison I. H. and D. Robinson (1984) Calcium as an environmental variable. *Plant, Cell and Environment* 7: 391-395
- Rosenberg, N. J. (1971) Microclimate: The biological environment. John Wiley Sons, New York. 315 pp.
- Sanderson, J. (1983) Effect of transpiration on translocation of calcium and phosphate from different regions of the barley root. Agricultural Research Council Letcombe Laboratory Report 1982. 72-73.
- Sarmiento, G. (1976) Evolution of arid vegetation in tropical America. En: Goodall D.W. (ed) Evolution of desert biota. Univ. of Texas Press, Austin.
- Sarmiento, G., G. Goldstein y F. Meinzer (1985) Adaptive Strategies of Woody species in Neotropical Savannas. *Biol. Rev.* 60: 315-355.
- Scholander P. F., H. T. Hammel, E. A. Hemmingsen y E. D. Bradstreet (1965) Sap pressure in vascular plants, *Science* 148: 339-346.
- Schulze, E.D. (1986) Whole - plant Responses to Drought. *Aust. J. Plant Physiol.* 13: 127-141.
- Schulze, E. D. y E. Hall (1982) Stomatal responses, water loss and CO<sub>2</sub> assimilation rates of plants in contrasting environments. En: Lange, O. L., F. S. Nobel, C. B. Osmond y H. Ziegler (eds) Physiological Plant Ecology 2. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series 12 B: 181-230. Springer-Verlag. Berlin.
- Schulze, E.D., M. Koppers (1979) Short term and long-term effects of plants water deficits on stomatal responses to humidity in *Corylus avellana* L. *Planta* 146: 319-326.

- Schulze, E.D., O. L. Lange, U. Buschbom, L. Kappen y M. Evenari (1972) Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta* 108: 258-70.
- Simpson, H. (1938) Clark flora of the lower Greensand, its use in interpreting the calcicole habitat. *J. Ecol* 26: 218-225.
- Slavic, B. (1974) Methods of studying plant water relations. Ecological Studies # 9. Springer - Verlag Berlin. 449 pp.
- Sobrado, M y B. Cuenca (1979) Aspectos del uso de agua de especies deciduas y siempreverdes en un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta. Cient. ven.* 30: 302 - 308.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf (1969) Biometry. Principles and practice of statistics in biological research. Freeman and Company, San Francisco. 779 pp.
- Sorensen, T. (1948) A method of establishing groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content. *K. Danske. Vidensk. Selsk.* 5: 1 - 34.
- Steyermark, J. (1952) Contributions of the Flora of Venezuela. *Fieldiana: Botany* Vol 28 No. 2 Chicago Natural History Museum 447 pp.
- Tenhunen, J. D., R. W. Pearcy y O. L. Lange (1987) Diurnal variations in leaf conductance and gas exchange in natural environments. En: Zeiger, E., G.D. Farquhar, I.R. Cowan (eds) Stomatal Function. pp 324- 351. Stanford University press. Stanford.
- Tukey, H. B. (1970) The leaching of substances from plants *Ann. Rev. Plant. Physiol* 21:305-324.
- Turner, N. C. (1986) Adaptations to water deficits: a changing perspective. *Aust. J. Plant. Physiol.* 13: 175-190.
- Turner, N. C. (1987) The use of the pressure chamber in studies of plant water status. *International Conference of measurement of soil and plant water status*. Utah State University 2 (6-10): 13-14.
- Turner, N. C. and M. M. Jones (1980) Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. En: Turner N. C. y P. J. Kramer (eds) Adaptation of plants to water and high temperature stress. pp 87-103. John Wiley Sons. New York.
- Tyree, M. T. y H. T. Hammel (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-volumen bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282.

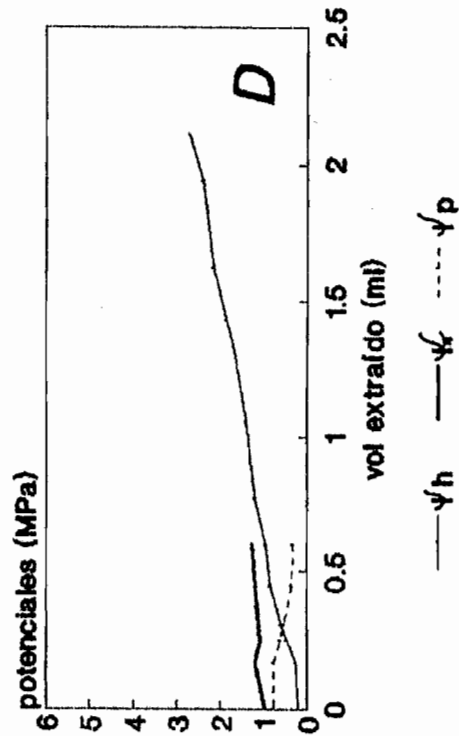
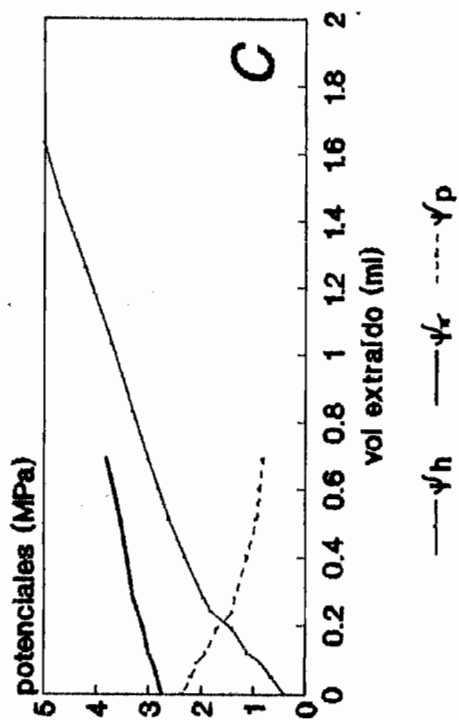
- Tyree, M. T. y P. G. Jarvis (1982) Water in tissues and cells. En: Lange O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond and H. Ziegler (eds) Encyclopedia of plant physiology. New Series 12(B). Physiological Plant Ecology II. pp 35-77 Springer-Verlag. Berlin
- Tyree, M. T. y H. Ritchter (1981) Alternate methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications I. The impact of nonideality and of the some experimental errors. *J. Exp. Bot* 32: 643-653.
- Urich, R. (1978) Aspectos ecofisiológicos de las relaciones hídricas de especies de la vegetación árida del estado Falcón. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela.
- Walter, H. (1973) Vegetation of the earth in relation to climate and ecophysiological conditions. Springer-Verlag. Berlin 237 pp.
- Walter, H. y E. Medina (1971) Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Bol Soc. Ven. Cienc. Nat.*
- Warren-Wilson, J. (1976) The components of leaf water potential. II. Pressure potential and water potential. *Aust. J. Biol. Sci.* 20: 349-357.
- Weaver, P. L., M. D. Byer y D. L. Bruck (1973) Transpiration rates in the Luquillo mountains of Puerto Rico. *Biotropica* 5: 123-133.
- Wiggins, J. y D. Porter (1971) Flora of the Galapago Islands. Stanford Univ. Press Stanford. 998 pp
- Wingfield, R. (1975) Lista preliminar de las plantas vasculares del estado Falcón (en preparación)
- Wynn Jones R. G. y O. L. Lunt (1967) The function of calcium in plant. *Biological Rev.* 33: 407-426.

VIII. ANEXOS

# Bursera tomentosa

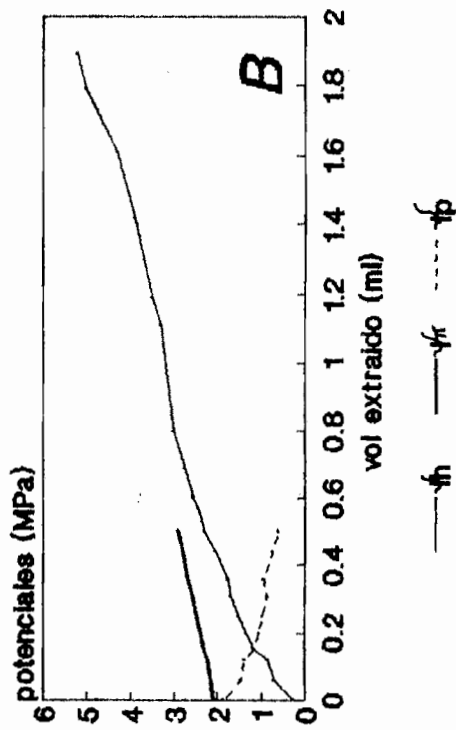
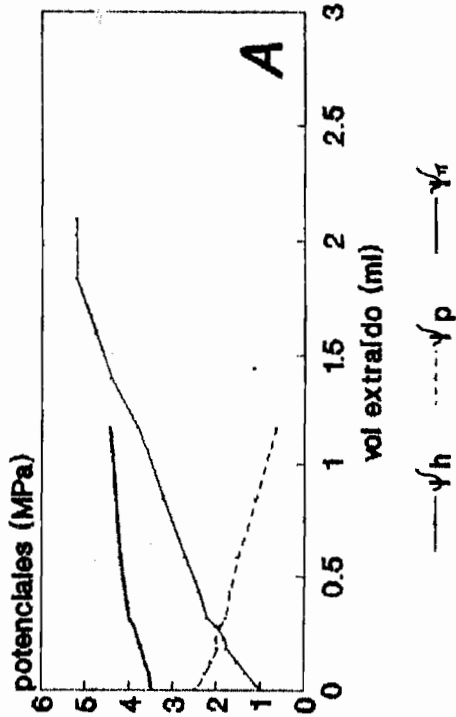


# Croton heliaster

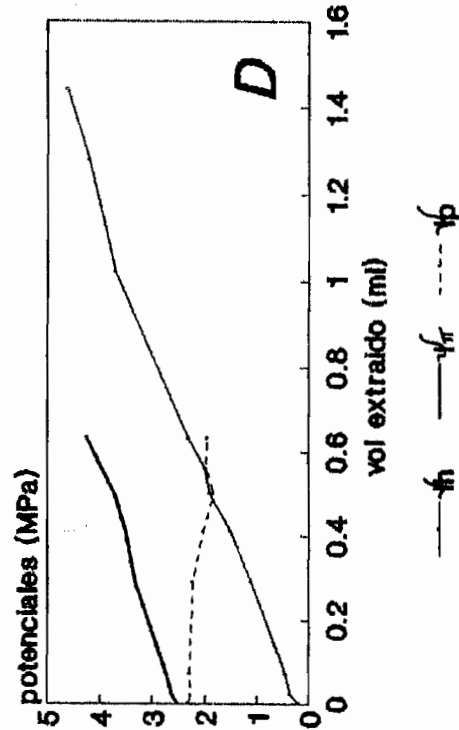
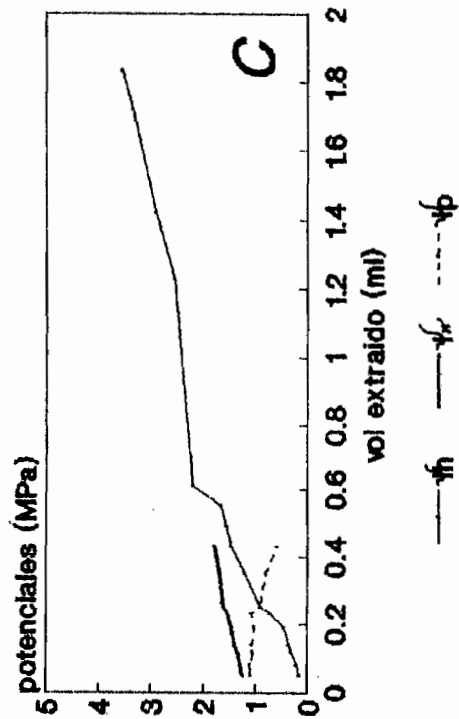


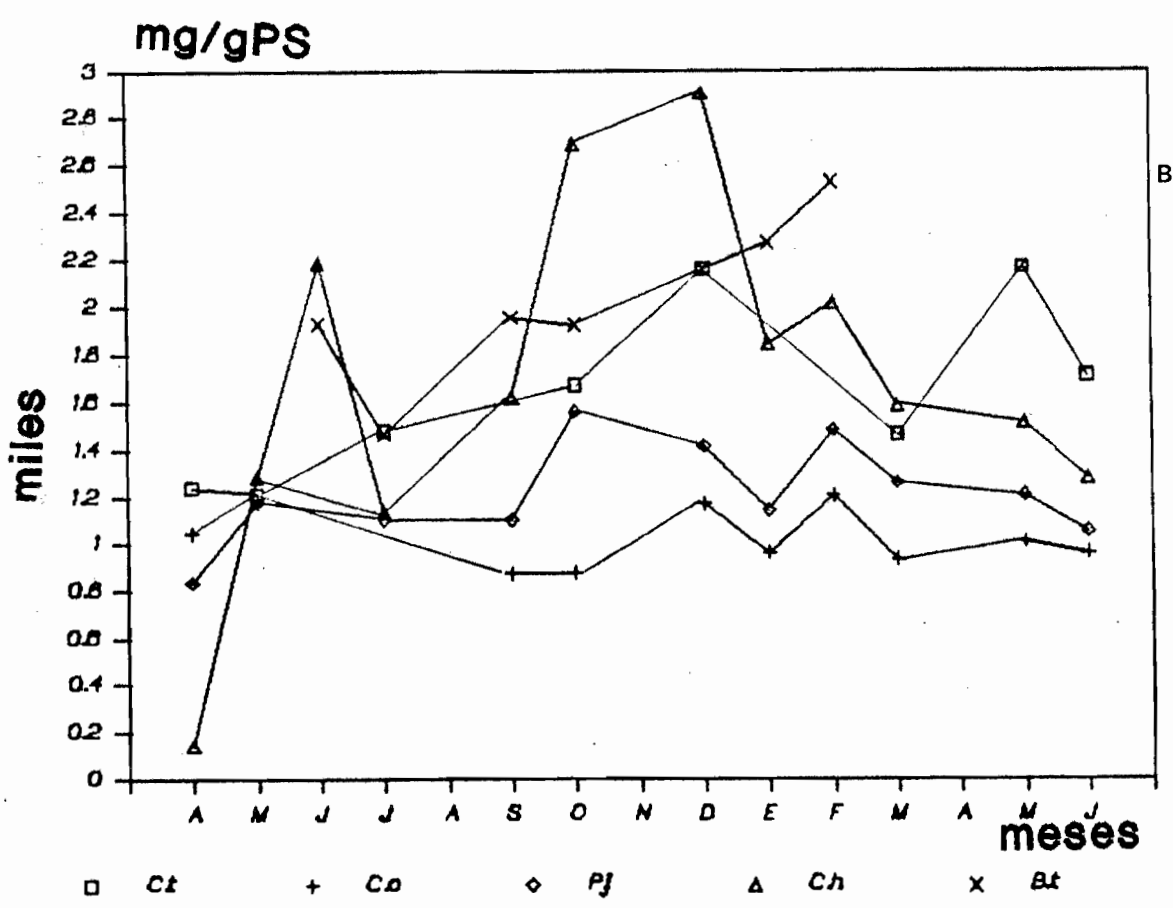
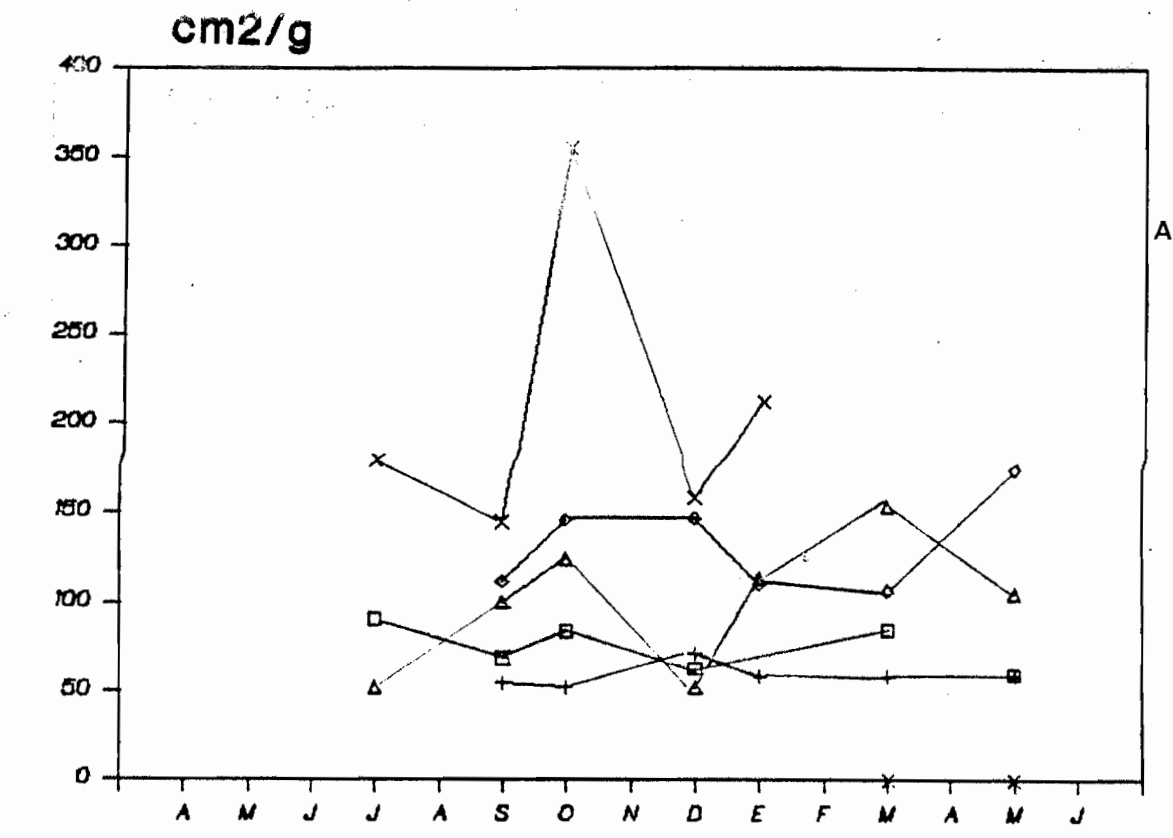
Anexo I: Diagramas de Hoffer realizados para las especies estudiadas.

# Croton heliaster



# Prosopis juliflora

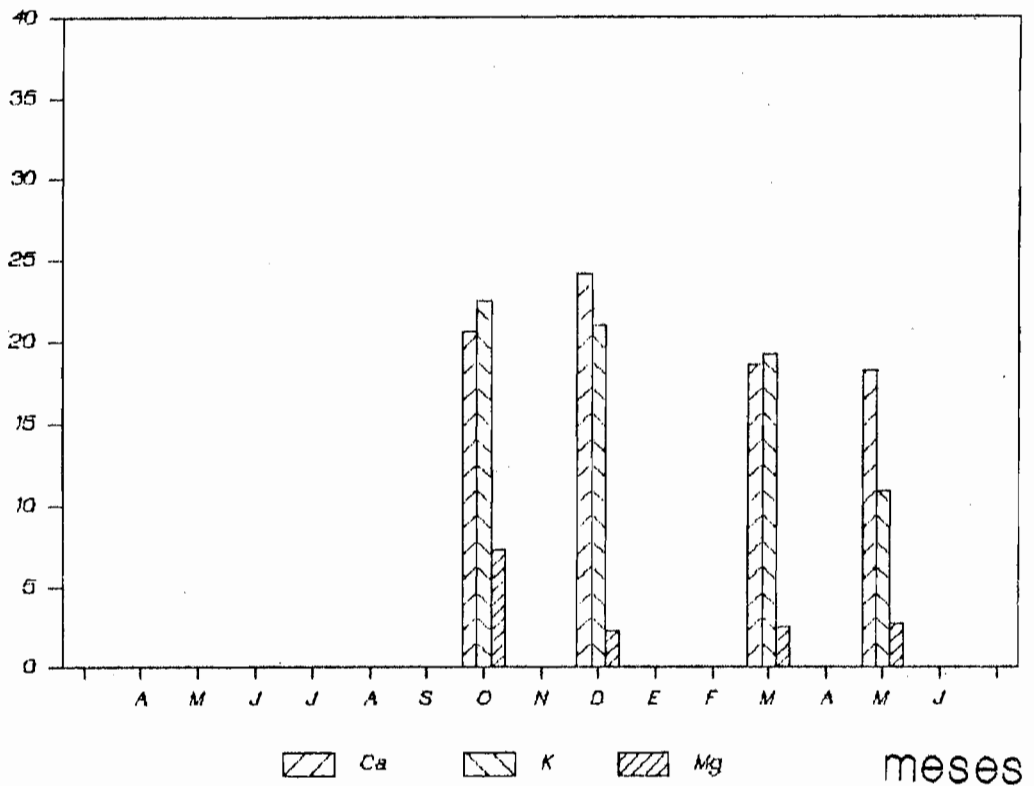
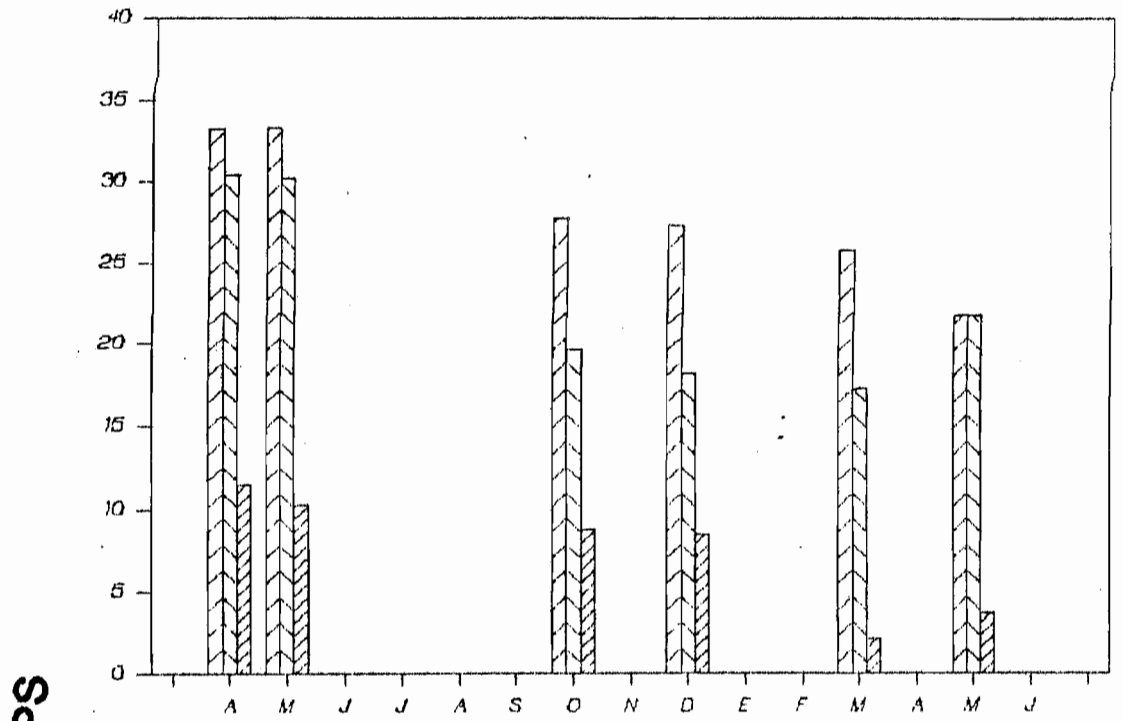




Anexo II: Variación estacional del área foliar específica (A) y Contenido de agua foliar (B) para *Capparis tenuisiliqua* (Ct), *Capparis odoratissima* (Co), *Prosopis juliflora* (Pj), *Croton heliaster* (Ch) y *Bursera tomentosa* (Bt).

Anexo III: Variación estacional de las fracciones totales y solubles de  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{K}^+$  y  $\text{Mg}^{++}$  de *Capparis tenuisiliqua* (A), *Capparis odoratissima* (B), *Prosopis juliflora* (C), *Croton heliaster* (D) y *Bursera tomentosa* (E).

A

*Capparis tenuisiliqua*

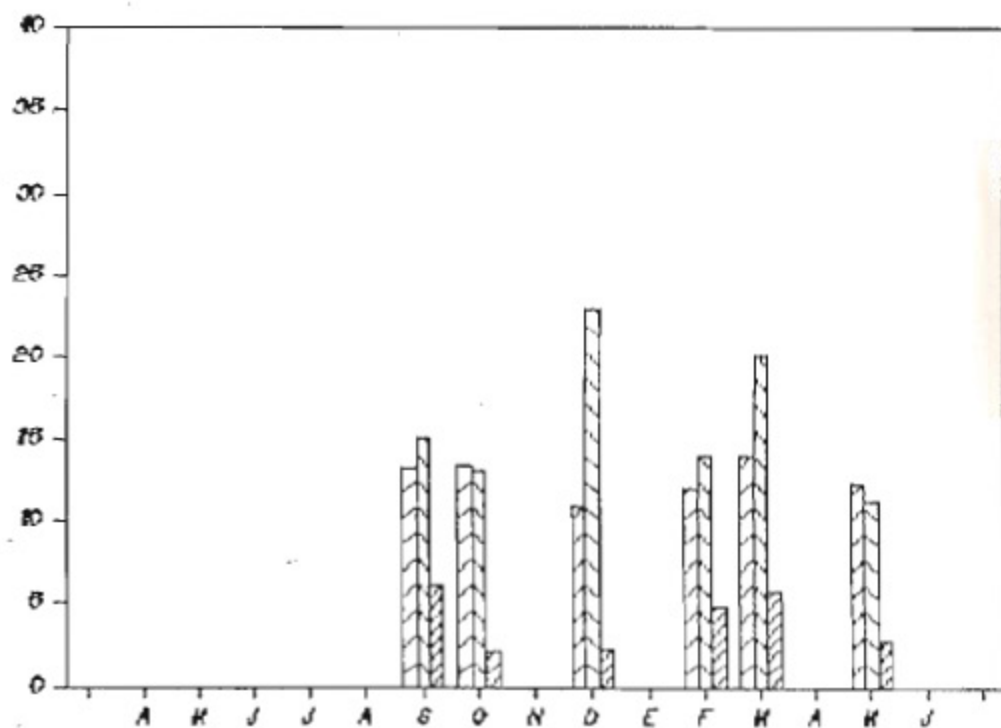
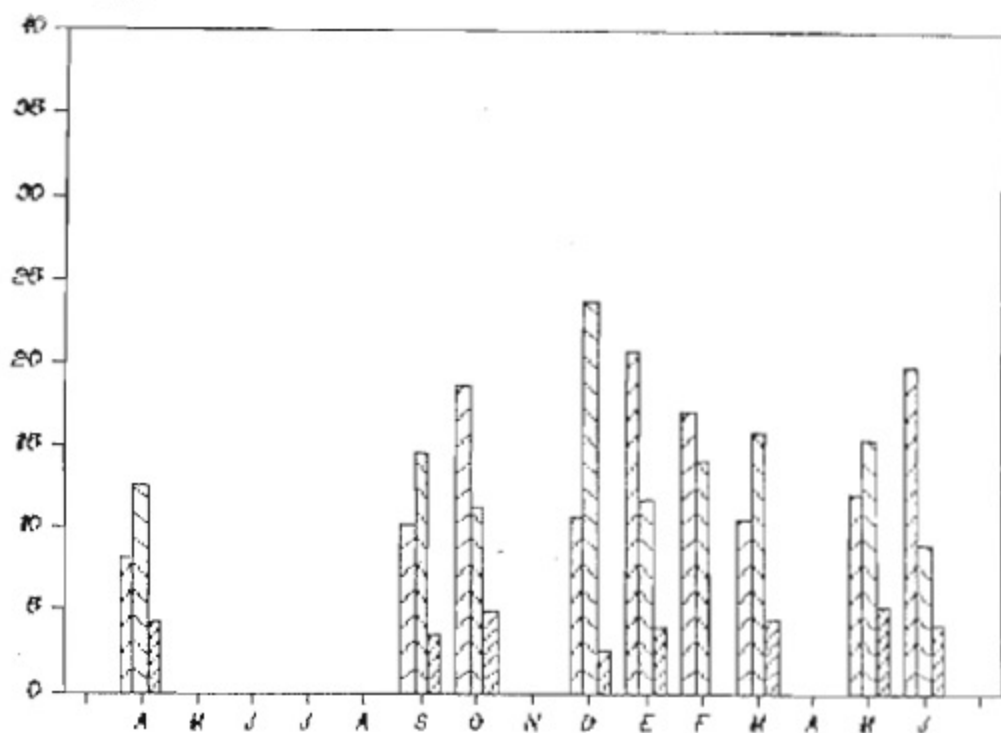
Ca

K

Mg

**B***Capparis odoratissima*

mg/gPS



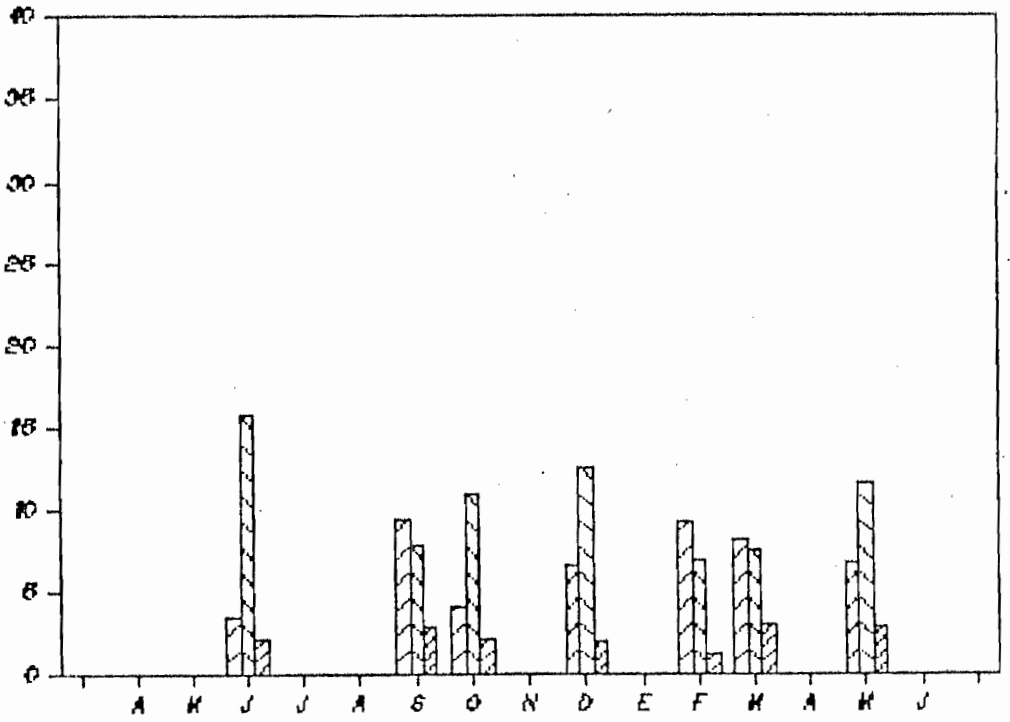
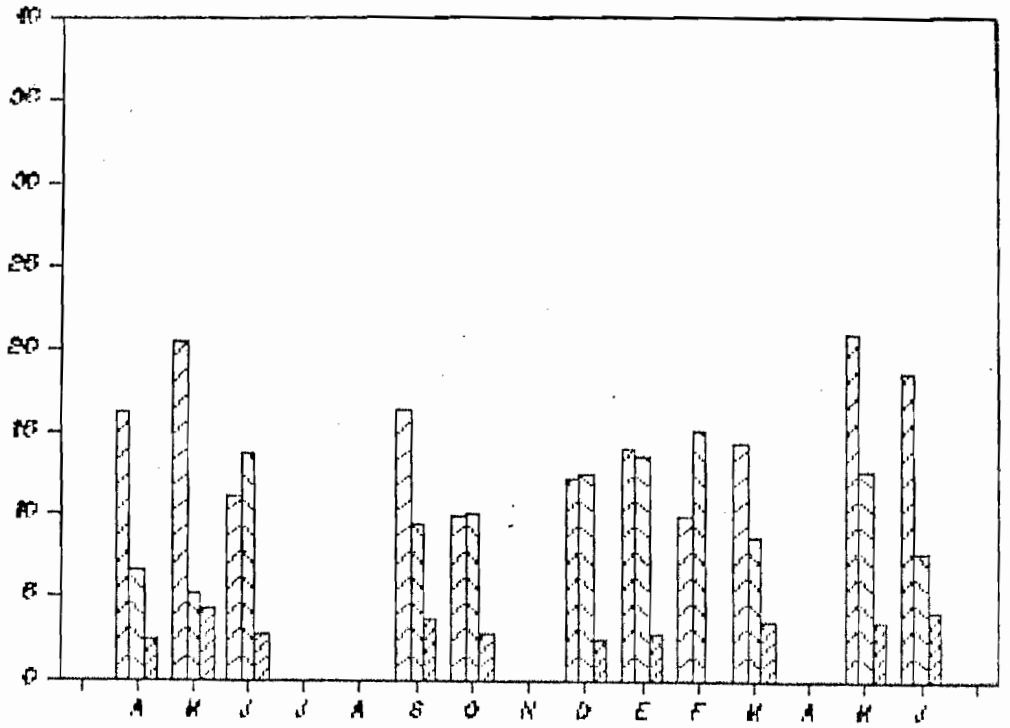
 Ca
  K
  Mg

meses

C

*Prosopis juliflora*

mg/gPS

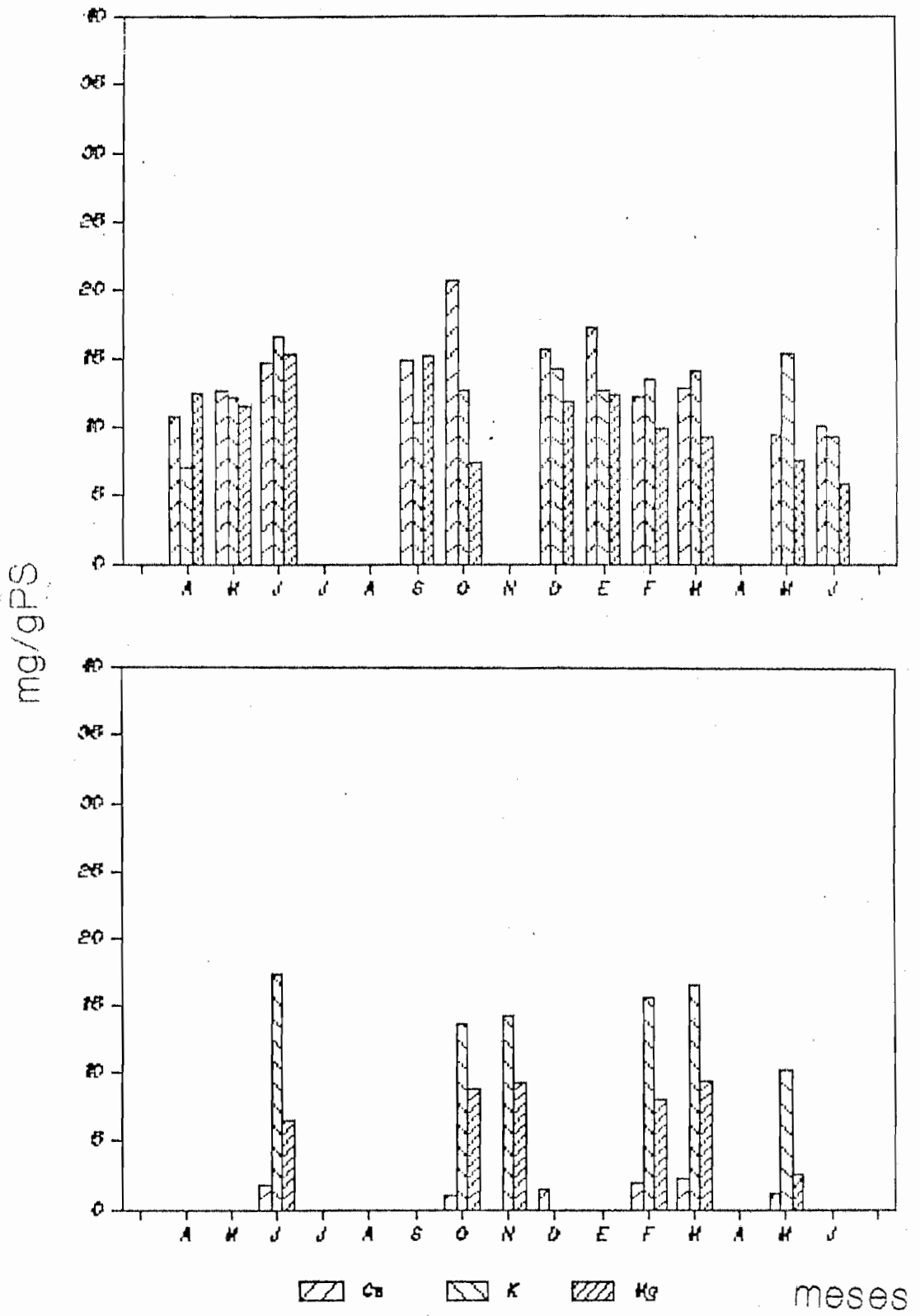


Ca K Mg

meses

D

*Croton heliaster*



E

*Bursera tomentosa*

