

REF
QK1
M833
v.27

**ANALES DEL
IV CONGRESO
LATINOAMERICANO
DE BOTANICA**



Medellín, Colombia
29 de junio-5 de julio de 1986

VOLUMEN V

Simposio

ECOFISIOLOGIA

Asociación Colombiana para el Avance de la Ciencia (A.C.A.C.)
Asociación Latinoamericana de Botánica (A.L.B.)
Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Universidad de Antioquia

**ANALES DEL
IV CONGRESO LATINOAMERICANO
DE BOTANICA
VOLUMEN V**

Simposio
ECOFISIOLOGIA

MISSOURI BOTANICAL

NOV 30 1989

GARDEN LIBRARY

Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden



Missouri Botanical Garden

Presidente del Simposio
Dr. Ernesto Medina
Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas
Caracas, Venezuela

Vicepresidente del Simposio
Dr. J. A. P. V. de Moraes
Depto. de Ciências Biológicas
Universidade Federal de São Carlos
São Carlos, S.P. Brasil

Secretario del Simposio
Prof. Hernán Cardozo
Departamento de Biología, Universidad Nacional
Bogotá, Colombia

Editors
George Rogers
Amy Scheuler

CONTENIDO

	Pág.
PRESENTACION	v
Prefacio	vii
Variabilidad intraespecífica en características de semillas y germinación: evidencias y consecuencias	1
<i>Renata D. Wulff</i>	
Curso diário e sazonal do potencial da água e resistência estomática em plantas de cerrado	13
<i>José Antonio Proença Vieira de Moraes, Sonia Cristina Juliano Gualtieri de Andrade Perez, e Luiz Fogaça de Carvalho, Júnior</i>	
Ecofisiología de algunos pastos en sabanas tropicales	24
<i>Zdravko Baruch G.</i>	
Mantenimiento de turgor en especies leñosas tropicales: un modelo basado en cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad	37
<i>G. Goldstein, F. Rada, A. Orozco, M. Montilla, O. Zabala, J. Cavalier, y A. Azócar</i>	
Aspectos fotosintéticos e isotópicos de epifitas y hemiepifitas	50
<i>Leonel da Silveira L. O'Reilly Sternberg</i>	
Metabolismo ácido de Crassuláceas en bosques húmedos tropicales	56
<i>E. Medina, E. Olivares, M. Díaz, y N. van der Merwe</i>	

MONOGRAPHS IN SYSTEMATIC BOTANY
FROM THE MISSOURI BOTANICAL GARDEN

Volúmen 27

1989



Esta publicación fue financiada por el
Missouri Botanical Garden

Copyright © 1989 by Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, U.S.A.
All rights reserved.

PRESENTACION

El Volumen V de los Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica contiene los trabajos presentados en el Simposio de Ecofisiología Vegetal, coordinado por el Dr. Ernesto Medina.

Para el Comité Organizador es motivo de especial satisfacción poder presentar a la comunidad botánica internacional esta serie de trabajos sobre un área de la botánica que está alcanzando gran desarrollo. La magnífica labor del Coordinador, Dr. Medina, y el interés y dedicación de los conferencistas, los hacen acreedores a nuestro profundo agradecimiento.

Este volumen constituye la última entrega de la serie relacionada con el Congreso. Han aparecido los textos de 5 simposios y de las conferencias magistrales, la Memoria, y el directorio de participantes, además del programa, el libro de resúmenes, y el Boletín Botánico Latinoamericano Nos. 19 y 21. En total 12 publicaciones. El Comité está inmensamente satisfecho de haber podido cumplir en esta forma con el compromiso adquirido ante la comunidad botánica internacional.

El Volumen 5 ha sido financiado en su totalidad por el Missouri Botanical Garden, entidad a la cual expresamos nuestros agradecimientos.

ENRIQUE FORERO
Presidente del Congreso

PREFACIO

Dentro del marco del IV Congreso Latinoamericano de Botánica se convocó a un Simposio sobre Ecofisiología Vegetal cuyos objetivos eran:

- 1) Iniciar un proceso de intercambio de información entre investigadores de Ecofisiología Vegetal en diferentes países de América Latina.
- 2) Hacer una revisión, a través de conferencias invitadas, de las principales líneas de investigación en eco-fisiología vegetal activas en instituciones de América Latina o que tuviesen que ver con ecosistemas y plantas del continente.
- 3) Llamar la atención de investigadores jóvenes y estudiantes hacia el campo de la ecofisiología vegetal, mediante la publicación de los trabajos presentados en el Simposio.

Estos objetivos no pudieron cumplirse en su totalidad debido principalmente a limitaciones de financiamiento, las cuales no permitieron garantizar la asistencia al Congreso de varios conferenciantes invitados, o de los participantes interesados en el contenido del Simposio. Sin embargo, consideramos que el Simposio atrajo una audiencia importante, dentro de la cual se encontraba un numeroso grupo de estudiantes y profesores colombianos. La respuesta y participación de la audiencia en las discusiones de los diferentes trabajos nos permite afirmar que, principalmente dentro del ámbito de los colegas botánicos colombianos, el Simposio tuvo un impacto positivo, cuyos frutos quizás sean observables en el futuro cercano. Es posible que la organización de eventos similares dentro del marco de los próximos congresos de botánica, en otros países de América Latina, permita alcanzar el objetivo de difundir la concepción y metodología ecofisiológica dentro del estudio de ecosistemas del continente.

El exitoso desarrollo del Simposio se debió fundamentalmente al extraordinario trabajo de coordinación realizado por el Comité Organizador del IV Congreso Latinoamericano de Botánica, presidido por el Dr. Enrique Forero. Además, este Comité obtuvo el financiamiento necesario para cubrir los gastos de estadía de los conferenciantes invitados. Por otra parte, debemos reconocer aquí la colaboración prestada por la Oficina de la UNESCO para América Latina, con sede en Montevideo, la cual proveyó fondos para el financiamiento parcial de los gastos de viaje de algunos de los participantes.

Como puede inferirse de la tabla de contenido del presente volumen, los trabajos no cubren todo el campo de la ecofisiología vegetal, ni tampoco constituyen una representación completa de todas las líneas de investigación en ecofisiología vegetal que actualmente se desarrollan en América Latina. Sin embargo, estimamos que estos trabajos dan una buena perspectiva de la metodología ecofisiológica, así como de algunos problemas que son investigados activamente hoy en día.

Renata Wulff analiza problemas ecofisiológicos de poblaciones a través del estudio de las diferencias intra-específicas en peso de semillas y cinética de la germinación. La autora muestra con claridad como la variabilidad en estas propiedades tiene consecuencias importantes para el desarrollo y supervivencia de las plántulas, y también influyen significativamente en el comportamiento de la planta adulta.

José de Moraes hace un análisis comparativo de especies de Cerrado de Brasil mediante las características de potencial hídrico y resistencia estomática. El patrón general encontrado es una reducción de la transpiración debido al cierre estomático durante el período de sequía, con excepción de una especie del género *Oxalis* que muestra elevado potencial hídrico y baja resistencia estomática durante todo el año.

Zdravko Baruch muestra las diferencias en los patrones de uso de agua y fotosíntesis de especies de gramíneas africanas introducidas en América Tropical y de una especie nativa ampliamente distribuida en Venezuela y Colombia. El autor muestra que las características de rápido crecimiento y agresividad en la ocupación de hábitats demostrada por las especies africanas introducidas está asociada a una mayor eficiencia de uso de agua, mayor tasa de fotosíntesis, y también a más elevados contenidos de nitrógeno.

Guillermo Goldstein y sus colaboradores desarrollan un modelo para explicar los patrones cambio estacional de parámetros hídricos observados por el grupo durante sus investigaciones en árboles tropicales. Los autores diferencian varios patrones de comportamiento basados en las variaciones del potencial osmótico y del módulo de elasticidad tisular.

Leonel Sternberg presenta una revisión de los recientes avances en la aplicación de las técnicas de análisis de isótopos no radiactivos de carbono e hidrógeno para la interpretación ecofisiológica del metabolismo fotosintético en condiciones naturales. El autor muestra como se pueden diferenciar plantas con metabolismo fotosintético C3, C4, y CAM a partir de la medición de los cocientes isotópicos de carbono y deuterio simultáneamente. Las plantas C4 y CAM presentan menor discriminación del carbono 13 del aire, en comparación con plantas C3, pero además, las plantas CAM presentan un claro enriquecimiento en deuterio que no se observa en plantas C3 y C4.

Ernesto Medina y colaboradores presentan una revisión de la ocurrencia de plantas CAM, como epífitas o terrestres, en bosques tropicales húmedos, y muestran como el crecimiento en condiciones de iluminación reducida, y de mayor disponibilidad de agua, permite el desarrollo de características de plantas de sombra en plantas CAM obligadas. Sin embargo, el metabolismo CAM se mantiene en muchas especies sin que disminuya esencialmente la capacidad de competencia con otras plantas epífitas o terrestres de metabolismo fotosintético C3.

ERNESTO MEDINA
Coordinador

VARIABILIDAD INTRAESPECIFICA EN CARACTERISTICAS DE SEMILLAS Y GERMINACION: EVIDENCIAS Y CONSECUENCIAS

Renata D. Wulff¹

RESUMEN

En este trabajo se presentan ejemplos de variabilidad intraespecífica en características de semillas y se discuten las consecuencias ecológicas de esta variabilidad. Plantas de una misma población de *Hyptis suaveolens* producen semillas que varían notablemente en peso y que difieren en la respuesta a la luz y a la temperatura en la germinación. En *Desmodium paniculatum* la variabilidad en pesos de semillas está asociada a características de crecimiento y capacidad de supervivencia de las plántulas resultantes, y puede afectar también la capacidad reproductiva de plantas adultas. Diferentes individuos de una misma población de *Amaranthus dubius* producen semillas que difieren en peso y requisitos de germinación y las plantas provenientes de diferentes familias de semillas difieren en características de crecimiento y en habilidad competitiva. En experimentos usando clones de *Plantago lanceolata* se demostró que la temperatura a que se expone la planta madre durante el desarrollo de semillas afecta la respuesta de germinación, y que existe variabilidad genética en la población para la respuesta a condiciones maternas. En plantas no cultivadas la producción de semillas que difieren en peso, morfología y requisitos de germinación puede ser un factor importante para la persistencia en ambientes heterogéneos.

Es frecuente describir las características de germinación usando como base el concepto taxonómico de especie. Esto implica usar muestras de semillas colectadas al azar, y por lo tanto, hacer un promedio de la variabilidad existente dentro de un mismo individuo, o entre individuos de la misma o de diferentes poblaciones. Sin embargo hay amplias evidencias de la producción, por parte de un mismo individuo, de semillas polimórficas (ej., Venable & Levin, 1985) y del hecho que individuos de diferentes poblaciones pueden producir semillas que varían en morfología y requisitos de germinación (ej., Frost & Cavers, 1975; Schimpf, 1977).

Desde el punto de vista del valor de supervivencia del proceso de germinación es interesante analizar esta variabilidad. La contribución de un individuo a las próximas generaciones puede depender no sólo del número total de semillas producidas sino de su "calidad," en términos de tamaños y capacidad de germinación, que pueden afectar las probabilidades de supervivencia de las plántulas resultantes. En este trabajo se presentan

algunos estudios de casos en que se demuestra esta variabilidad y se analizan sus consecuencias en términos del crecimiento y desarrollo de las plántulas.

VARIABILIDAD EN TAMAÑOS DE SEMILLAS: EFECTOS SOBRE LA GERMINACION

EL CASO DE *HYPTIS SUAVEOLENS*

Un aspecto que puede influir sobre las características de germinación es el tamaño de semillas. En muchas especies se ha demostrado una relación inversa entre peso de semillas y velocidad de germinación (ej., Harper & Obeid, 1967; Cideciyan & Malloch, 1982), lo cual puede deberse a la mayor relación de superficie a volumen en semillas más pequeñas. El tamaño de semillas, aunque es considerado un carácter muy constante (Harper et al., 1970), puede variar ampliamente entre individuos de una misma población, e incluso en un mismo individuo. En el mastranto (*Hyptis suaveo-*

¹ Escuela de Biología, Universidad Central de Venezuela, Aptdo. 47114, Caracas, Venezuela.

lens) una maleza anual ampliamente difundida en los Llanos Centrales de Venezuela, el peso de las semillas de plantas de una misma población puede variar en un factor de 10, desde 0.5 a 5 mg (Fig. 1).

Las semillas de esta población se separaron en tres clases de peso: semillas "pequeñas" (0.5-2.0 mg), "medianas" (2.1-3.0 mg), y "grandes" (3.1-5.0 mg), y se expusieron, en condiciones controladas, a diferentes condiciones de irradiación y temperatura. La Figura 2 muestra la respuesta a diferentes períodos de luz fluorescente blanca a 25°C para semillas incubadas previamente durante 24 h en oscuridad a 20°C. En estas condiciones la respuesta a la luz en las semillas grandes se satura aproximadamente a los 5 min., en las medianas aproximadamente a las 2 h, y las pequeñas requieren 48 h de luz continua para alcanzar porcentajes de germinación comparables (Wulff, 1973).

Las diferentes clases de peso responden también diferencialmente a la energía lumínica. En experimentos en que las semillas se expusieron durante 24 h a diferentes niveles de irradiación con luz

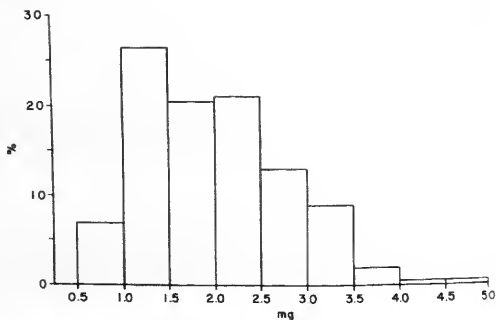


FIGURA 1. Distribución de pesos de semillas en plantas de *Hyptis suaveolens* de una misma población del Estado Guárico, Venezuela. (De Wulff, 1973.)

roja (645 nm) se observó que a 25°C las semillas grandes y medianas germinan apreciablemente en la oscuridad y la respuesta a la luz se satura a alrededor de $5 \mu W cm^{-2}$, en tanto que las semillas pequeñas no germinan en oscuridad, y el porcentaje total es bajo aún con niveles altos de energía (Fig. 3). Si la temperatura de irradiación se eleva a 30°C,

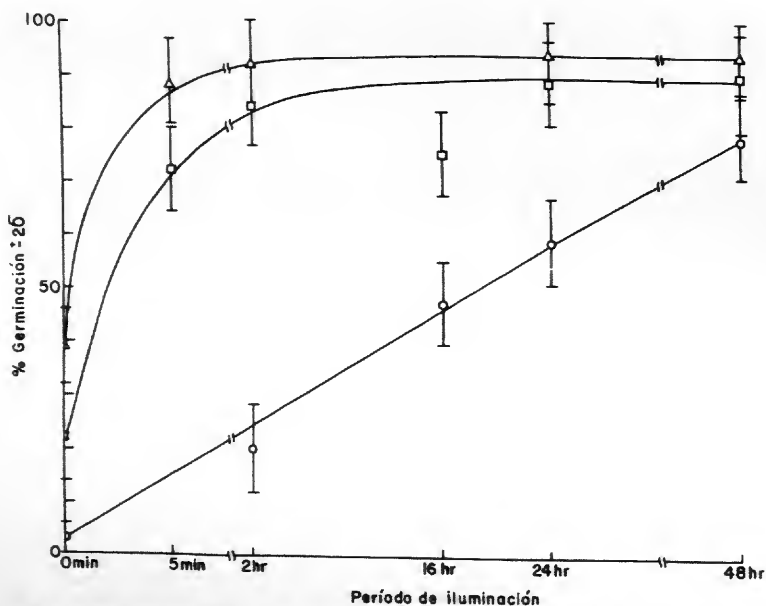


FIGURA 2. Efecto de diferentes períodos de iluminación sobre la germinación de semillas de diferentes pesos en *Hyptis suaveolens*. Temperatura durante la irradiación: 25°C. (Δ) Semillas grandes; (\square) semillas medianas; (\circ) semillas pequeñas. (De Wulff, 1973.)

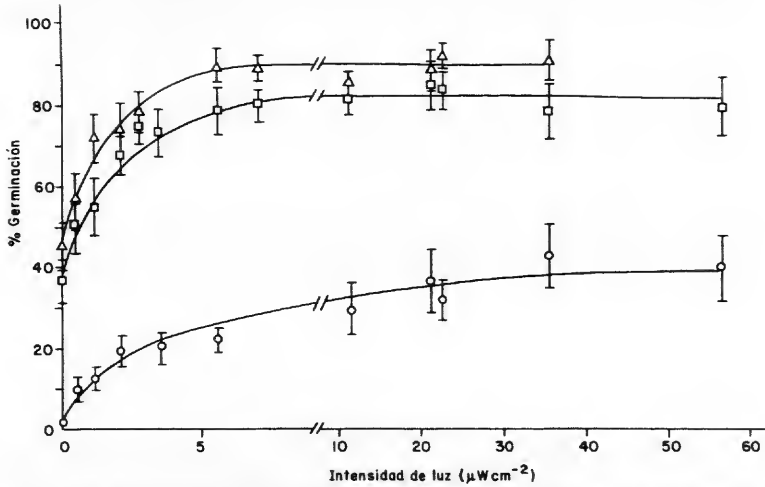


FIGURA 3. El efecto de diferentes niveles de energía de luz roja (645 nm) sobre la germinación de semillas de diferentes pesos en *Hyptis suaveolens*. Temperatura durante la irradiación: 25°C. Símbolos como en la Figura 2. (De Wulff, 1985.)

las semillas grandes y medianas se saturan a aproximadamente $2.5 \mu\text{Wcm}^{-2}$, y las pequeñas requieren una dosis de energía alrededor de 10 veces mayor para alcanzar altos porcentajes de germinación (Fig. 4; Wulff, 1985).

Dado que en esta especie la respuesta a la luz

está mediada por el sistema del fitocromo (Wulff & Medina, 1971), las semillas de las tres clases de peso también se expusieron a diferentes proporciones de rojo y rojo lejano. Los haces de luz de dos proyectores de diapositivas filtrados con filtros de interferencia se hacían incidir sobre una cámara

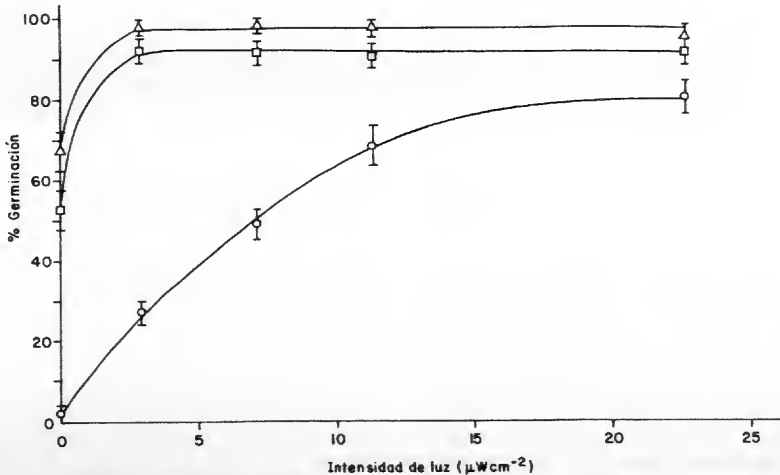


FIGURA 4. El efecto de diferentes niveles de energía de luz roja (645 nm) sobre la germinación de semillas de diferentes pesos en *Hyptis suaveolens*. Temperatura durante la irradiación: 30°C. Símbolos como en la Figura 2. (De Wulff, 1985.)

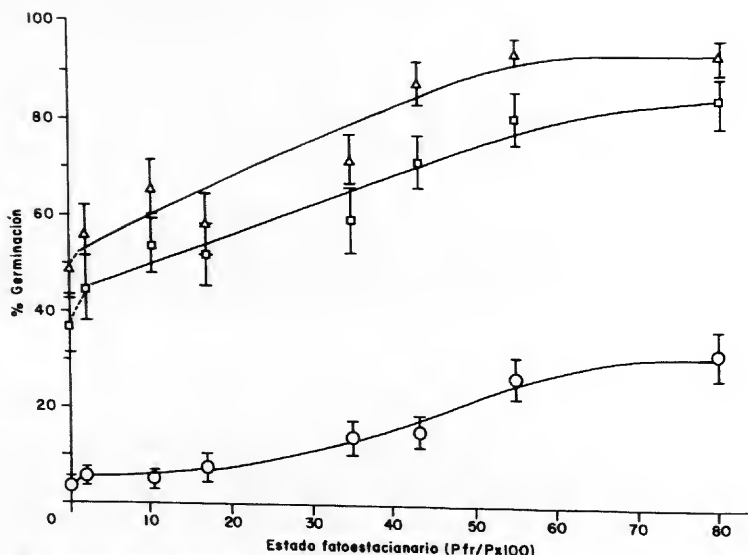


FIGURA 5. Porcentajes de germinación de semillas de diferentes pesos de *Hyptis suaveolens* en función del estado fotoestacionario (Pfr/P) del fitocromo. Temperatura durante la irradiación: 25°C. Símbolos como en la Figura 2. (De Wulff, 1985.)

de germinación mantenida a temperatura constante. La luz roja (645 nm) se mantuvo constante a $22.5 \mu\text{Wcm}^{-2}$, y la rojo-lejana (717 nm) se varió en un amplio rango con un transformador variable. Las semillas se irradiaron durante 24 h a dos temperaturas. El estado fotoestacionario del fitocromo correspondiente a las diferentes proporciones de rojo y rojo-lejano se calculó mediante la fórmula de Hartmann (1966), corrigiendo por la absorción diferencial de las cubiertas (Wulff, 1985).

Cuando la temperatura de irradiación es 25°C, es necesario mantener una proporción de fitocromo activo de aproximadamente el 50 al 60% para alcanzar la máxima germinación en cada una de las clases de peso (Fig. 5). A 30°C, los dos grupos de semillas más grandes requieren solo una proporción del orden del 5% de fitocromo activo para alcanzar altos porcentajes de germinación; las más pequeñas, en cambio, solo alcanzan niveles comparables de germinación con un 80% de fitocromo activo, es decir, con luz roja pura (Fig. 6). Es probable que para las semillas pequeñas esta respuesta tenga valor de supervivencia: dado que bajo el follaje la relación rojo a rojo-lejano disminuye (Smith, 1982); el requerir estados fotoestacionarios altos implica que germinarán solo en condiciones

de ausencia de competencia. Las semillas más grandes, en cambio, que producen plántulas más grandes (Wulff, 1973) y probablemente con mayor habilidad competitiva, germinan en la oscuridad y podrían germinar bajo un follaje denso.

En *Hyptis suaveolens*, entonces, coexisten en una misma población, e incluso en una misma planta, al menos dos fracciones de semillas que poseen requisitos de germinación tan diferentes como pueden tenerlos diferentes especies: presentan diferentes porcentajes de germinación en oscuridad, y presentan respuestas significativamente diferentes a la temperatura, a la irradiación, y a la composición espectral.

VARIABILIDAD EN TAMAÑOS DE SEMILLAS: EFECTOS SOBRE EL CRECIMIENTO Y DESARROLLO

EL CASO DE *DESMODIUM PANICULATUM*

Otro ejemplo de variabilidad en pesos de propágulos se observa en *Desmodium paniculatum*, una especie perenne que se reproduce exclusivamente por semillas, muy difundida en el Este de Estados Unidos. En plantas crecidas en condiciones controladas el peso de semillas puede variar en un

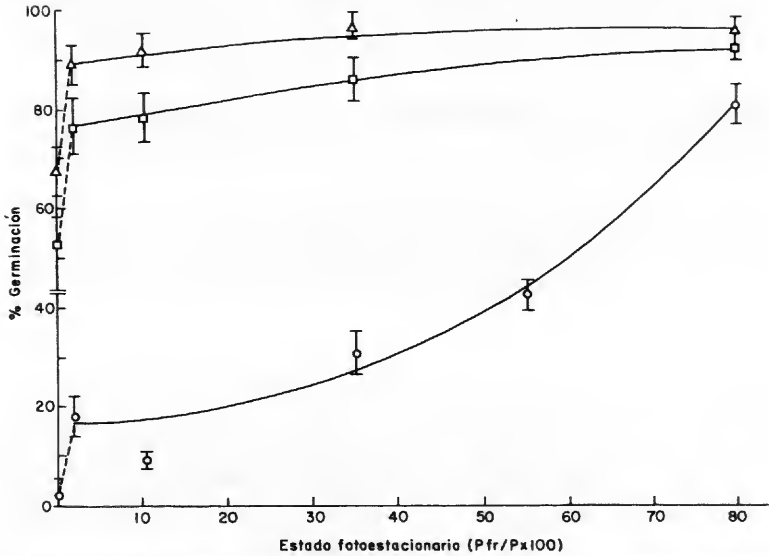


FIGURA 6. Porcentajes de germinación de semillas de diferentes pesos de *Hyptis suaveolens* en función del estado fotoestacionario del fitocromo. Temperatura durante la irradiación: 30°C. Símbolos como en la Figura 2. (De Wulff, 1985.)

factor de aproximadamente 4, desde 2 hasta 8.4 mg (Fig. 7).

El fruto característico de *D. paniculatum* es un lomento, que puede contener desde una hasta cinco semillas. Dentro de una misma planta, el peso de semillas depende tanto del número de semillas producidas por el fruto, como de la posición dentro

del lomento. El peso promedio de semillas en frutos de cinco semillas es significativamente menor que en frutos de tres o de una semilla. Las semillas más alejadas del pedúnculo, que son las primeras en madurar y en dispersarse, son siempre significativamente menores que las más cercanas al pedúnculo (Tabla 1). Este tipo de efecto, que ha sido observado en otras especies (ej., Linck, 1961; Schaal, 1980), se considera como un ejemplo de competencia entre óvulos de un mismo fruto por los mismos recursos. En *Desmodium paniculatum* la variabilidad intraindividual puede ser de hasta un factor de 2, y varios factores ambientales como la temperatura, fotoperíodo, y el suministro de agua y nutrientes pueden afectar el peso promedio de las semillas producidas (Wulff, 1986a).

Las consecuencias de esta variabilidad en tamaños de semillas son varias. El peso de semillas puede influir sobre el tamaño de las plántulas resultantes y sobre sus características fisiológicas. En *D. paniculatum*, en condiciones controladas, el peso seco de las plántulas está estrechamente correlacionado con el peso inicial de semillas (Fig. 8). Un análisis de regresión indica que catorce días después de la siembra, casi el 90% de la variabilidad en tamaños de plántulas se debe a la variabilidad

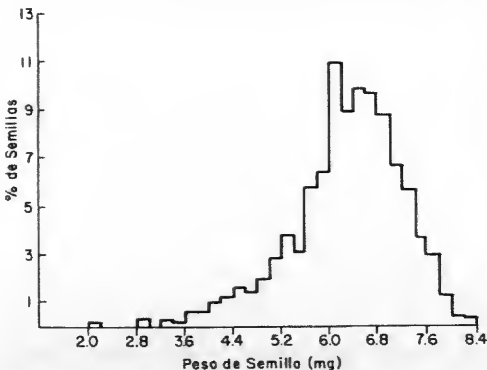


FIGURA 7. Distribución de pesos de semillas en plantas de *Desmodium paniculatum* crecidas en condiciones controladas. (De Wulff, 1986a.)

TABLA 1. Peso promedio de semillas de *Desmodium paniculatum* de acuerdo al número de semillas por fruto y la posición en el lomento. En la lista de posiciones la semilla número 1 es la más cercana al pedúnculo. Letras diferentes indican valores significativamente diferentes al 5% de probabilidad. (De Wulff, 1986a.)

Número de semillas por fruto	Peso promedio (mg \pm E.S.)
1	6.62 \pm 0.35a
2	6.28 \pm 0.18b
3	5.97 \pm 0.21b
4	6.00 \pm 0.11b
5	5.59 \pm 0.12c

Posición en el lomento	Peso promedio (mg \pm E.S.)
1	5.98 \pm 0.08a
2	6.06 \pm 0.08a
3	5.96 \pm 0.08a
4	5.82 \pm 0.10b
5	5.27 \pm 0.17c

en el peso de las semillas de la cual provienen (Wulff, 1986b).

Para determinar si el peso de las semillas afecta la capacidad de supervivencia de las plántulas en condiciones naturales, se sembraron unidades dispersantes de dos tamaños en dos habitats contrastantes: un bosque denso y un sendero a la orilla del bosque. Los experimentos se realizaron en la zona del Area Natural del Bosque de Duke, en North Carolina, U.S.A. Los datos de supervivencia

TABLA 2. El efecto del tamaño de semillas sobre la supervivencia de plántulas de *Desmodium paniculatum* en dos habitats. Letras diferentes indican valores significativamente diferentes al 5% de probabilidad. (De Wulff, 1986b, con modificaciones.)

Tamaño de semillas	Supervivencia %	
	Sendero	Bosque
Grandes (9.06 mg)	43.6a	31.7bc
Pequeñas (7.77 mg)	31.7bc	38.0ac

de plántulas en el mes de junio, para semillas sembradas en noviembre del año precedente, se muestran en la Tabla 2. En el bosque no hubo diferencias significativas en la supervivencia de plántulas provenientes de semillas grandes y pequeñas. En el sendero, en cambio, un habitat más seco y más expuesto, las supervivencia de plántulas de semillas más grandes fué significativamente mayor que la de plántulas de semillas más pequeñas (Wulff, 1986b).

Una de las razones de esta supervivencia diferencial puede ser que las plántulas de semillas más grandes tienen una mayor resistencia a la sequía. En experimentos de laboratorio se observó que si plántulas provenientes de semillas de dos tamaños, creciendo en potes comunes, se sometían a un periodo de sequía, las de semillas más grandes mantenían potenciales hídricos más altos 15 días después del cese del suministro de agua (Wulff,

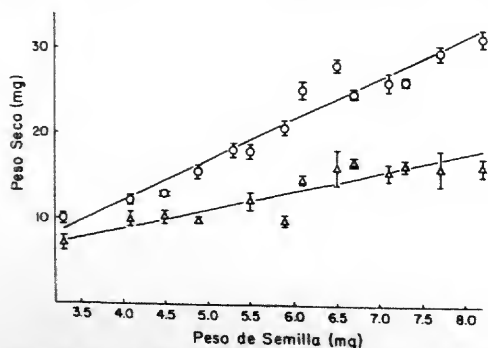


FIGURA 8. Peso seco de plántulas de *Desmodium paniculatum* en función del peso de semillas. Las plántulas se cosecharon a los 5 (Δ) y 14 (\circ) días después de la siembra. (De Wulff, 1986b.)

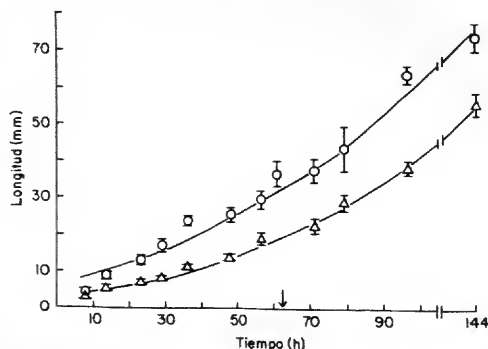


FIGURA 9. Crecimiento de raíces en plántulas de *Desmodium paniculatum* provenientes de semillas de un peso promedio de 7.7 mg (\circ) y 4.5 mg (Δ). La flecha indica el momento de la emergencia del vástago. (De Wulff, 1986b.)

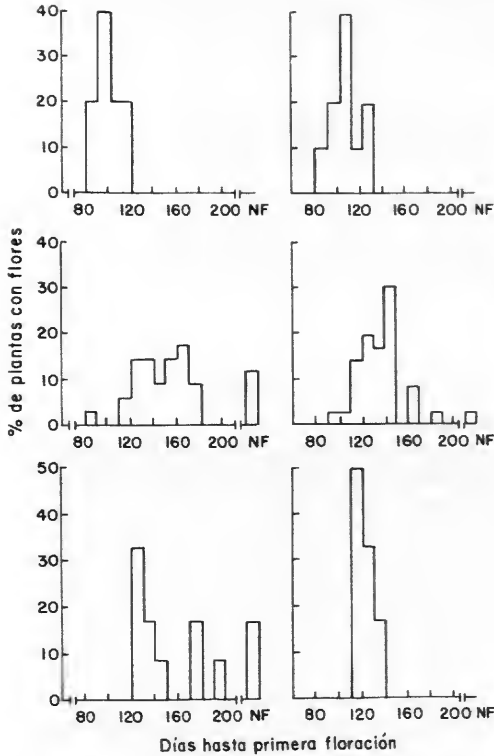


FIGURA 10. El efecto del peso inicial de semillas y de las condiciones de crecimiento sobre el tiempo hasta el inicio de la floración en plantas de *Desmodium paniculatum*. Las plantas provienen de semillas de un peso promedio de 5.0 mg (figuras a la izquierda) o de 7.0 mg (figuras a la derecha) y crecieron ya sea aisladas (panel superior), a alta densidad en siembras puras (panel intermedio), o en alta densidad en mezclas al 50% (panel inferior). NF = plantas no florecidas. (De Wulff, 1986c.)

1986b). Las plántulas de semillas más grandes poseen también raíces más largas, que crecen a mayor tasa, aún antes de la emergencia, cuando el crecimiento de las raíces depende exclusivamente de las sustancias de reserva (Fig. 9). En un sustrato que se seca paulatinamente, una pequeña diferencia en longitud de raíces puede ser crucial para determinar la supervivencia (Hillel, 1972). El tamaño de semillas podría entonces determinar la supervivencia diferencial de plántulas particularmente en períodos de sequía, que es, en muchas especies (ej., Mack, 1976; Cook, 1980), el período de mayor mortandad.

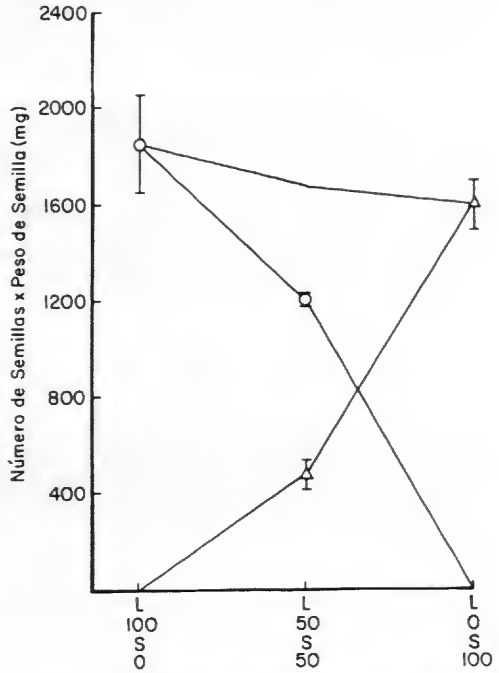


FIGURA 11. Rendimiento reproductivo en plantas de *Desmodium paniculatum* provenientes de semillas de un peso promedio de 6.8 mg (○) o 4.8 mg (△) en siembras puras y mezclas al 50%. (De Wulff, 1986c.)

En *Desmodium paniculatum* el tamaño inicial de semillas puede afectar no solo el crecimiento y la supervivencia de las plántulas sino la capacidad reproductiva de plantas adultas. Plantas provenientes de semillas grandes o pequeñas se hicieron crecer hasta la madurez en ambientes controlados en tres condiciones: (a) aisladas, (b) a alta densidad, en que todas las plantas provenían del mismo tipo

TABLA 3. Pesos promedios de semillas producidas por cinco individuos de *Amaranthus dubius*. Letras diferentes indican valores significativamente diferentes al 5% de probabilidad. (De Wulff, 1988.)

Familia	Peso promedio de semillas (mg)
1	0.194 ± 0.004c
2	0.260 ± 0.002b
3	0.299 ± 0.005a
4	0.194 ± 0.006c
5	0.307 ± 0.005a

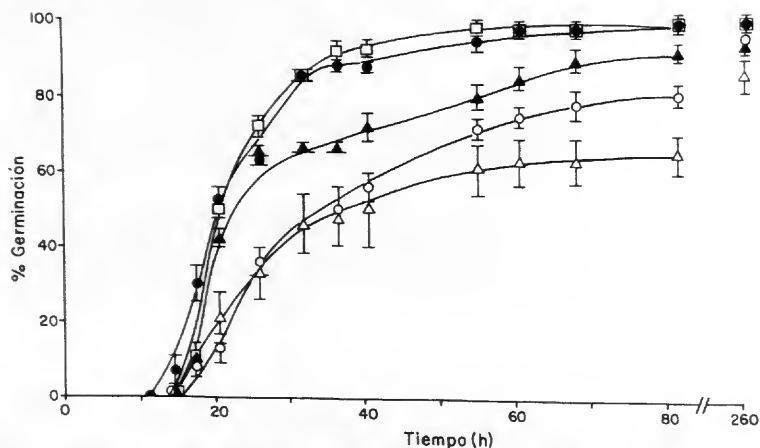


FIGURA 12. Procentajes de germinación en función del tiempo desde la siembra en semillas de *Amaranthus dubius* provenientes de diferentes individuos. Las semillas se expusieron a luz continua a 38°C. Cada símbolo corresponde a una familia de semillas. (De Wulff, 1988, con modificaciones.)

de semillas y (c) a alta densidad, en mezclas al 50% de plantas provenientes de semillas grandes o pequeñas. Se registró el crecimiento, el tiempo hasta la primera floración, y el número y peso de las semillas producidas por cada planta hasta siete meses después de la siembra (Wulff, 1986c).

En plantas aisladas, el tamaño inicial de semillas no afectó el tiempo de floración ni el porcentaje

de plantas florecidas durante el curso del experimento. En condiciones de alta densidad, tanto en siembras puras como en mezclas, las plantas de semillas más pequeñas florecieron significativamente más tarde y en menor proporción que las de semillas más grandes (Fig. 10). En condiciones de alta densidad, si todas las plantas provenían de semillas del mismo peso, no hubo diferencias sig-

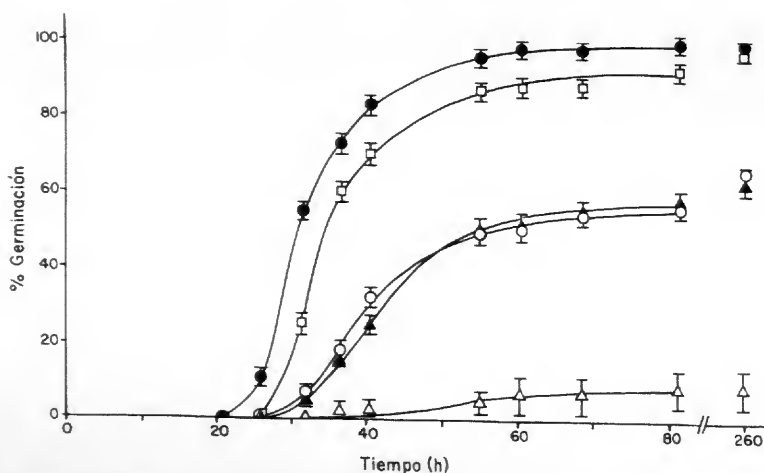


FIGURA 13. Procentajes de germinación en función del tiempo desde la siembra en semillas de *Amaranthus dubius* provenientes de diferentes individuos. Las semillas se expusieron a luz continua a 25°C. Cada símbolo corresponde a una familia de semillas. (De Wulff, 1988, con modificaciones.)

TABLA 4. Valores de *F* para un análisis de varianza de porcentajes de germinación y un índice de velocidad de germinación en cinco familias de semillas de *Amaranthus dubius* medidos en luz (L) y oscuridad (O) a dos temperaturas. Niveles de significación: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ns: no significativo. GL = grados de libertad (De Wulff, 1988).

	GL	Porcentajes de germinación				Tasa de germinación			
		38°C L/O	25°C L/O	Luz 38°/25°C	Oscuridad 38°/25°C	38°C L/O	25°C L/O	Luz 38°/25°C	Oscuridad 38°/25°C
Tratamiento	1	27.8***	18.1**	6.3*	6.3*	19.4**	1.0 ns	19.9**	7.8*
Familias	4	9.9**	52.5***	35.9***	26.5***	8.8**	14.1***	10.6**	10.8**
Interacción	4	0.8 ns	0.8 ns	11.7***	7.4**	0.5 ns	1.2 ns	1.3 ns	3.8*
Error	10								

nificativas en el rendimiento total, en términos del producto del peso por el número de semillas producidas. En mezclas al 50%, las plantas de semillas más pequeñas tuvieron un rendimiento significativamente menor, lo cual se debió fundamentalmente al menor número de semillas producidas (Fig. 11). El efecto del tamaño inicial de semillas sobre el desarrollo de plantas adultas parece entonces ser más acentuado en condiciones de competencia.

Todos estos experimentos se realizaron utilizando un rango de variación en el peso de semillas que corresponde al rango que puede producir una misma planta (Wulff, 1986a). Así, en *Desmodium*

paniculatum, un mismo individuo puede producir plántulas que difieren en tamaño, en características fisiológicas y capacidad de supervivencia, y plantas adultas que difieren en capacidad reproductiva. El tamaño inicial de semillas puede entonces afectar no solo a la generación inmediata sino también a la generación subsiguiente.

VARIABILIDAD ENTRE INDIVIDUOS

EL CASO DE *AMARANTHUS DUBIUS*

No solo una misma planta puede producir diferentes tipos de semillas, sino diferentes individuos de una misma población, creciendo en un ambiente

TABLA 5. Características de crecimiento y tiempo hasta el inicio de la floración en plantas provenientes de cinco familias de semillas de *Amaranthus dubius* y crecidas aisladas o en mezclas. En cada columna, letras diferentes indican valores significativamente diferentes al 5% de probabilidad. (De Wulff, 1988.)

Plantas aisladas						
Familia	Altura (cm)	Area foliar (cm ²)	Peso seco total (g)	Relación raiz/vástago	Peso de la inflorescencia (g)	Inicio de floración (días)
1	57.9 ± 3.8ab	160.4 ± 20.4ab	2.42 ± 0.32b	0.28 ± 0.01c	0.38 ± 0.06ab	49.5 ± 1.00a
2	50.7 ± 3.2b	75.9 ± 12.1c	1.16 ± 0.18c	0.29 ± 0.02bc	0.17 ± 0.03c	46.6 ± 0.98a
3	47.1 ± 4.4bc	144.0 ± 16.5b	2.33 ± 0.34b	0.42 ± 0.02a	0.30 ± 0.06bc	56.6 ± 2.17b
4	35.7 ± 3.6c	148.3 ± 16.6b	1.99 ± 0.30b	0.47 ± 0.02a	0.22 ± 0.04c	60.0 ± 1.33b
5	63.6 ± 3.2a	195.8 ± 14.9a	3.38 ± 0.27a	0.33 ± 0.02b	0.53 ± 0.05a	49.2 ± 0.76a
En mezclas						
Familia	Altura (cm)	Area foliar (cm ²)	Peso seco total (g)	Peso de la inflorescencia (g)	Inicio de floración (días)	
1	29.8 ± 3.1a	31.7 ± 4.7bc	0.52 ± 0.07ab	0.08 ± 0.02ab	57.7 ± 3.6a	
2	28.2 ± 3.5a	27.9 ± 3.7bc	0.39 ± 0.07b	0.06 ± 0.02ab	55.3 ± 3.3a	
3	31.6 ± 5.1a	58.8 ± 11.4a	0.78 ± 0.17a	0.16 ± 0.04a	56.9 ± 4.3a	
4	14.9 ± 2.5b	24.3 ± 3.2c	0.23 ± 0.04c	0.03 ± 0.01b	65.6 ± 4.0a	
5	28.7 ± 3.9a	42.8 ± 7.3ab	0.54 ± 0.10ab	0.08 ± 0.02a	58.8 ± 2.9a	

TABLA 6. Valores de F de un análisis de varianza de varias características de crecimiento en plantas provenientes de cinco familias de semillas de *Amaranthus dubius* y crecidas aisladas o en mezclas. Valores de significación: *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; ns: no significativo. GL = grados de libertad. (De Wulff, 1988.)

	GL	Altura	Area foliar	Peso seco	Peso de la inflorescencia	Tiempo hasta floración
Condición de crecimiento	1	53.8***	33.9***	21.1***	13.6***	14.8***
Familias	4	9.5***	7.9***	8.6***	8.4***	5.3***
Interacción	4	2.0 ns	5.5***	4.8**	6.5***	0.9 ns
Error	90					

aparentemente homogéneo, pueden producir semillas que difieren en peso y requisitos de germinación. En *Amaranthus dubius*, una maleza anual ampliamente distribuida en Venezuela en lugares de disturbio y en cultivos, diferentes individuos de una misma población producen semillas que difieren significativamente entre sí en peso promedio (Tabla 3).

La germinación de las semillas provenientes de estos individuos se estudió, en luz y oscuridad, a dos temperaturas. En luz, a una temperatura de 38°C, que está cerca del óptimo de germinación para la población en conjunto (Wulff, no publicado), no hubo diferencias significativas en porcentajes totales, pero sí diferencias significativas en la velocidad (Fig. 12). A 25°C en luz, las familias de semillas mostraron diferencias significativas tanto en tasa como en porcentajes totales de germinación (Fig. 13). Un análisis de varianza de dos vías para porcentajes totales de germinación y un índice de velocidad de germinación dió valores altamente significativos para los efectos principales considerados. La existencia de interacciones significativas entre familias y temperatura de germinación sugiere que diferentes individuos producen semillas que responden en forma diferente a un aumento de temperatura de 25 a 38°C (Tabla 4).

Con el objeto de determinar si estas diferencias en la capacidad de germinación estaban asociadas con características de crecimiento o de habilidad competitiva, diez plantas provenientes de cada una de estas familias se hicieron crecer hasta la madurez ya sea aisladas, o en recipientes que contenían un representante de cada una de las familias. Las plantas provenientes de las diferentes familias de semillas presentaron diferencias significativas en varias características de crecimiento, tanto si crecían aisladas como en competencia, y en el tiempo hasta que se inicia la floración, si crecían aisladas

(Tabla 5). Un análisis de varianza de dos vías (Tabla 6) indicó que hay variabilidad significativa para todas las características estudiadas, para los dos efectos principales considerados: familias y condición de crecimiento (aislado vs. competencia). Las interacciones significativas entre familias y condición de crecimiento para varias características de crecimiento sugiere que las plantas provenientes de diferentes individuos difieren en su habilidad competitiva (Wulff, 1988).

TABLA 7. El efecto de las temperaturas maternas sobre la germinación de semillas provenientes de diferentes genotipos en *Plantago lanceolata*. Letras diferentes indican valores significativamente diferentes a un nivel de probabilidad del 5%. (De Alexander & Wulff, 1985, con modificaciones.)

Familia	Temperatura materna	Temperatura germinación	Germinación %
1	baja	baja	79.9 ± 4.3a
	alta	baja	92.0 ± 2.0b
	baja	alta	95.2 ± 2.7b
	alta	alta	96.6 ± 1.6bc
2	baja	baja	92.8 ± 2.0a
	alta	baja	96.3 ± 1.4bc
	baja	alta	94.9 ± 1.7ab
	alta	alta	97.6 ± 0.9c
3	baja	baja	79.7 ± 3.3a
	alta	baja	95.2 ± 1.5b
	baja	alta	82.1 ± 1.8a
	alta	alta	98.7 ± 0.8c
4	baja	baja	78.8 ± 1.3a
	alta	baja	93.2 ± 1.9b
	baja	alta	86.3 ± 9.8a
	alta	alta	89.9 ± 3.8ab

TABLA 8. Promedios de pesos y características de germinación de semillas de familias de *Plantago lanceolata* sometidas a diferentes temperaturas maternas. Niveles de significación: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; **** $p < 0.0001$; ns: no significativo. (De Alexander & Wulff, 1985, con modificaciones).

		Peso de semillas (mg)	Germinación %	Tasa del germinación %
Efectos principales				
Temperatura materna (TM)	p	***	****	****
	baja	1.64	85.9	71.1
	alta	1.47	95.0	84.6
Temperatura germinación (TG)	p	—	****	***
	baja	—	88.8	75.4
	alta	—	92.6	81.2
Familias (F)	p	****	****	****
	1	1.84a	90.2b	76.2b
	2	1.31d	95.6a	83.8a
	3	1.46c	89.0b	78.2b
	4	1.60b	88.0c	74.7c
Interacciones				
TM × F		ns	*	ns
TG × F		ns	ns	ns
TM × TG		—	**	ns
TM × TG × F		—	**	ns

EFFECTOS FENOTÍPICOS MATERNOS

EL CASO DE *PLANTAGO LANCEOLATA*

Si diferentes individuos de una misma población producen semillas con diferentes requisitos, como en el caso de *Amaranthus dubius*, es difícil determinar si esto se debe a un efecto genético o ambiental. En muchas especies, la germinación de semillas está fuertemente afectada por condiciones tales como temperatura, irradiación, y fotoperíodo a que se expone la planta madre durante la maduración de las semillas (Gutterman, 1980/81; Roach & Wulff, 1987), y aún dentro de una misma población los microambientes pueden ser suficientemente heterogéneos como para producir efectos maternos.

Con el fin de tratar de separar efectos genéticos de ambientales en las respuestas maternas, se obtuvieron clones de *Plantago lanceolata* a partir de cuatro individuos recolectados en el campo. Cinco réplicas de cada genotipo se hicieron crecer hasta la madurez en cámaras de crecimiento en diferentes condiciones ambientales. Entre otros efectos se estudió la influencia de la temperatura,

exponiendo las plantas durante todo su desarrollo ya sea a temperatura alta (26°C día, 20°C noche) o a temperatura baja (20°C día, 14°C noche). En las semillas producidas por cada genotipo se estudió la germinación y características de crecimiento de las plántulas resultantes, a ambas temperaturas (Alexander & Wulff, 1985).

La temperatura materna tuvo efectos significativos sobre los porcentajes de germinación en todas las familias de semillas y en casi todas las condiciones estudiadas (Tabla 7). Un análisis de varianza indicó que las temperaturas maternas, temperaturas de germinación, y familias tenían efectos significativos sobre los pesos y características de germinación (Tabla 8). La existencia de interacciones significativas entre temperaturas maternas y familias para porcentajes de germinación, y de interacciones más complejas entre temperatura maternas, temperaturas de germinación, y familias indica que los diferentes genotipos responden en forma diferente a las condiciones de maduración de sus semillas. Esto sugiere fuertemente la existencia de variabilidad genética en la población con respecto a la respuesta a las condiciones

a que se expone la planta madre, y esta variabilidad es probablemente muy alta, ya que puede detectarse incluso en muestras relativamente pequeñas de solo cuatro individuos, como las usadas en estos experimentos. Estos resultados sugieren que existiría potencialidad para la selección de determinados genotipos en determinadas combinaciones ambientales.

El conjunto de estos experimentos indica que tanto dentro de un mismo individuo, como entre individuos de una misma población, puede existir una muy alta variabilidad en características de las semillas y en requisitos de germinación. Esta variabilidad puede deberse, al menos en parte, a las condiciones ambientales a que se expone la planta madre durante la maduración de las semillas, y diferentes genotipos pueden responder en forma diferente a estas condiciones. La variación en pesos y características de germinación de las semillas puede afectar no solo el crecimiento y la supervivencia de las plántulas resultantes, sino la capacidad reproductiva y habilidad competitiva de las plantas adultas, y, por lo tanto, afectar también a los individuos de la generación subsiguiente. Para plantas no cultivadas, que no han sido seleccionadas artificialmente para homogeneidad en las características de germinación y pesos de semillas, esta variabilidad puede ser importante para la persistencia en ambientes heterogéneos.

LITERATURA

- ALEXANDER H. M. & R. D. WULFF. 1985. Experimental ecological genetics in *Plantago*. X. The effects of maternal temperatures on seed and seedling characters in *Plantago lanceolata*. J. Ecol. 73: 219-234.
- CİDECIYAN, M. A. & A. J. C. MALLOCH. 1982. Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability in *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. J. Ecol. 70: 227-232.
- COOK, R. E. 1980. Germination and size dependent mortality in *Viola blanda*. Oecologia 47: 115-117.
- FROST, R. A. & P. B. CAVERS. 1975. The ecology of pigweeds (*Amaranthus*) in Ontario I. Interspecific and intraspecific variation in seed germination among local collections of *A. powellii* and *A. retroflexus*. Canad. J. Bot. 53: 1276-1284.
- GUTTERMAN, Y. 1980/81. Influences on seed germinability: phenotypic maternal effects during seed maturation. Israel J. Bot. 29: 105-117.
- HARPER, J. L. & M. OBEID. 1967. Influence of seed size and depth of sowing on the establishment and growth of varieties of fiber and oilseed flax. Crop Sci. 7: 527-532.
- , P. B. LOVELL & K. G. MOORE. 1970. The shapes and sizes of seeds. Annual Rev. Ecol. Syst. 1: 327-356.
- HARTMANN, K. M. 1966. A general hypothesis to interpret "high energy phenomena" of photomorphogenesis on the basis of phytochrome. Photochem. Photobiol. 5: 349-366.
- HILLEL, D. 1972. Soil moisture and seed germination. Pp. 65-89 in T. T. Kozlowski (editor), Water Deficits and Plant Growth, Volume III. Academic Press, New York & London.
- LINCK, A. J. 1961. The morphological development of the fruit of *Pisum sativum* var. *alaska*. Phytomorphology 2: 79-84.
- MACK, R. N. 1976. Survivorship of *Cerastium atrovirens* at Aberffraw, Anglesey. J. Ecol. 64: 309-312.
- ROACH, D. & R. WULFF. 1987. Maternal effects in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18: 209-235.
- SCHAAL, B. A. 1980. Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*. Amer. J. Bot. 67: 703-709.
- SCHIMPF, D. J. 1977. Seed weight in *Amaranthus retroflexus* in relation to moisture and length of growing season. Ecology 58: 450-453.
- SMITH, H. 1982. Light quality, photoreception and plant strategy. Annual Rev. Pl. Physiol. 33: 481-518.
- VENABLE, D. L. & D. A. LEVIN. 1985. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia* I. Achene structure, germination and dispersal. J. Ecol. 73: 133-146.
- WULFF, R. D. 1973. Intrapopulation variation in the germination of seeds in *Hyptis suaveolens*. Ecology 54: 646-649.
- . 1985. Germination of seeds of different sizes in *Hyptis suaveolens*: the response to irradiance and mixed R/FR sources. Canad. J. Bot. 63: 885-888.
- . 1986a. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. I. Factors affecting seed size variability. J. Ecol. 74: 87-97.
- . 1986b. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. II. Effects on seedling growth and physiological performance. J. Ecol. 74: 99-114.
- . 1986c. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. III. Effects on reproductive yield and competitive ability. J. Ecol. 74: 115-121.
- . 1988. Intraspecific variation in germination requirements and growth in *Amaranthus dubius* Mart. Amer. J. Bot. 75: 1307-1312.
- WULFF, R. & E. MEDINA. 1971. Germination of seeds in *Hyptis suaveolens* Poit. Pl. Cell Physiol. 12: 567-579.

CURSO DIÁRIO E SAZONAL DO POTENCIAL DA ÁGUA E RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA EM PLANTAS DE CERRADÃO

José Antonio Proença Vieira de Moraes,
Sonia Cristina Juliano Gualtieri de
Andrade Perez, e Luiz Fogaça de
Carvalho, Júnior¹

RESUMO

Foram determinados os valores do curso diário e sazonal do potencial da água foliar (através de uma câmara de pressão) e da resistência estomática (através de um porômetro de difusão ventilado) em seis espécies de cerradão da Fazenda Canchim, São Carlos, SP, Brasil, durante o período de outubro de 1980 até abril de 1982. Verificou-se que todas as plantas estudadas restringiram de maneira marcante a transpiração durante a estação seca devido ao fechamento estomático durante longos períodos do dia e uma diminuição dos valores da condutância estomática quando comparados àqueles da estação chuvosa. Dentre as espécies estudadas, notou-se pelo menos dois padrões de comportamento durante a seca: (1) Em *Oxalis hirsutissima*, planta herbácea onde foram encontrados os maiores valores de condutância estomática, os valores mínimos mensais do potencial da água permaneceram praticamente constantes durante o ano todo. (2) Já em *Pterodon pubescens*, *Xylopia aromatica*, *Didymopanax vinosum* (plantas lenhosas), *Serjania lethalis* (trepadeira sub-arbustiva) e *Attalea exigua* (palmeira de aspecto sub-arbustivo onde os menores valores do potencial da água foram encontrados atingindo -47.0 bars) a restrição transpiratória durante a estação seca foi acompanhada pela diminuição marcante dos valores do potencial da água.

ENGLISH SUMMARY

Values of daily and seasonal courses of leaf water potential and stomatal resistance were determined in six "cerradão" species from Fazenda Canchim, São Carlos, SP, Brazil, from October, 1980, to April, 1982, utilizing a pressure chamber and a ventilated diffusion porometer. During the dry season all plants showed transpirational restriction by stomatal closing during large periods of the day and by decreasing the values of stomatal conductance in relation to the rainy season. Among the studied species at least two typical behavior patterns during the dry season were observed. In *Oxalis hirsutissima*, an herbaceous plant in which the maximum values of stomatal conductance were observed, the minimum monthly values of water potential remained constant throughout the year. In *Pterodon pubescens*, *Xylopia aromatica*, *Didymopanax vinosum* (woody species), *Serjania lethalis* (liana), and *Attalea exigua* (shrubby palm)—the lowest values of water potential were observed reaching -47.0 bars, and the restriction of transpiration during the dry season was accompanied by a strong decrease in water potential values.

A vegetação de cerrado ocupa aproximadamente um quarto do território brasileiro, distribuída num núcleo central (área "core") na região centro-oeste e em manchas isoladas em outros estados.

O conceito fisionômico e florístico de cerrado varia de autor para autor, e segundo Coutinho (1978), o cerrado engloba um complexo de formações oreádicas que vão desde o campo limpo (forma de menor biomassa) até o cerradão, representando suas formas savânicas (campo sujo, campo cerrado, e cerrado "sensu stricto") verdadeiros ecótonos de vegetação entre as duas formas extremas: a florestal representada basicamente pelo

cerradão e a campestre constituída pelo campo limpo.

A vegetação de cerrado possui aspecto xeromorfo apesar de não viver em ambiente seco; gramináceas recobrem o solo que é pobre em nutrientes e rico em alumínio. As árvores e arbustos têm raízes profundas, caules tortuosos geralmente revestidos por casca espessa (suber) e as folhas podem ser coriáceas, brilhantes ou com muitos pelos.

O cerrado é caracterizado por duas estações bem distintas: a estação seca (junho a setembro) e a chuvosa (novembro a março). Na época das chuvas ocorrem algumas plantas que desaparecem na es-

¹ Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos, SP 13560, São Carlos, SP, Brasil.

TABELA 1. Análise química do solo de cerradão da Fazenda Canchim, São Carlos, SP, Brasil.

Análise química	Teores	Níveis de fertilidade do solo
pH	4.4	acidez elevada
Al ⁺⁺⁺ trocável em mEq/100 cc solo	0.8	médio
Ca ⁺⁺ trocável em mEq/100 cc solo	0.6	baixo
K ⁺	23.0	baixo
P (ppm)	2.0	baixo
C (%)	0.95	
Matéria orgânica	1.65	

tação seca, mas as plantas lenhosas persistem com a sua folhagem até a primavera e produzem flores e frutos antes das primeiras chuvas (Ferri, 1979).

Estudos sobre balanço hídrico em plantas de cerrado utilizando-se das técnicas das pesagens rápidas têm sido executados por vários pesquisadores, destacando-se os trabalhos de Ferri e colaboradores de acordo com a revisão feita por Ferri (1979).

Ferri (1955) dividiu as plantas de cerrado em três grupos de acordo com o seu comportamento transpiratório. No primeiro grupo, colocou as plantas que não sofrem restrição hídrica durante a seca, sendo este o grupo mais importante, incluindo árvores e arbustos cujos sistemas radiculares são profundos, além de duas gramíneas. No outro grupo, colocou as plantas que sofrem restrição no final da seca, quando os valores de evaporação são mais altos; neste grupo foram incluídas algumas árvores e arbustos. No último grupo colocou algumas espécies que sofrem restrição durante a seca.

Apesar dos estudos realizados e de sua grande contribuição ao conhecimento da vegetação de cerrado, muito ainda falta para que os aspectos ecofisiológicos das relações hídricas dessas plantas sejam perfeitamente conhecidos.

Por outro lado, são praticamente inexistentes dados sobre relações hídricas em cerradão, que segundo Coutinho (1978) difere de outros tipos de vegetação de cerrado por apresentar solos mais profundos e um pouco mais férteis, menor índice de toxidez, ausência de couraças lateríticas superficiais, menor exposição a eluviação, queimadas menos frequentes, e menor ação antropogênica.

TABELA 2. Análise textural do solo de cerradão da Fazenda Canchim, São Carlos, SP, Brasil.

Elementos texturais	(%)
Areias	78.6
Silte	4.6
Argila	16.1

Classificação textural.

Franco arenoso latossol vermelho.

Com o intuito de apresentar uma contribuição aos estudos ecofisiológicos da vegetação de cerrado este trabalho teve por objetivo a determinação do curso diário e sazonal do potencial da água foliar e da resistência estomática em algumas espécies dos estratos herbáceo, arbustivo e arbóreo de uma vegetação de cerradão, procurando correlacioná-los aos fatores ambientais e compará-los com outras formas de vida.

MATERIAL E METODO

LOCAL DE ESTUDOS

Uma área com cerca de 2,500 m² de um cerradão da Fazenda Canchim, município de São Carlos (27°04'S, 52°59'W, altitude média = 854 m), estado de São Paulo, Brasil, foi demarcada para a realização dos experimentos. Tanto a análise química como a análise estrutural do solo do local estudado são apresentadas respectivamente nas Tabelas 1 e 2. Trata-se de um solo latossol vermelho, franco arenoso, com acidez elevada e de baixo teor em nutrientes, sendo portanto um solo característico de cerrado.

ESPECIES UTILIZADAS

Escolheu-se para estes estudos espécies bastante frequentes na reserva de cerradão e pertencentes aos estratos arbóreo, arbustivo, e herbáceo:

Xylopia aromatica (Lam.) Mart. (Annonaceae). Árvores altas (1-4 m), com ramos longos, folhas alternas, às vezes com pêlos ferrugíneos, flores brancas, e tronco revestido por casca acinzentada.

Pterodon pubescens Benth. (Leguminosae). Árvores altas (1-4 m), com copa densa, tronco revestido por casca acinzentada, ramos com folhas alternas, paripenadas, e flores pequenas de cor rosa.

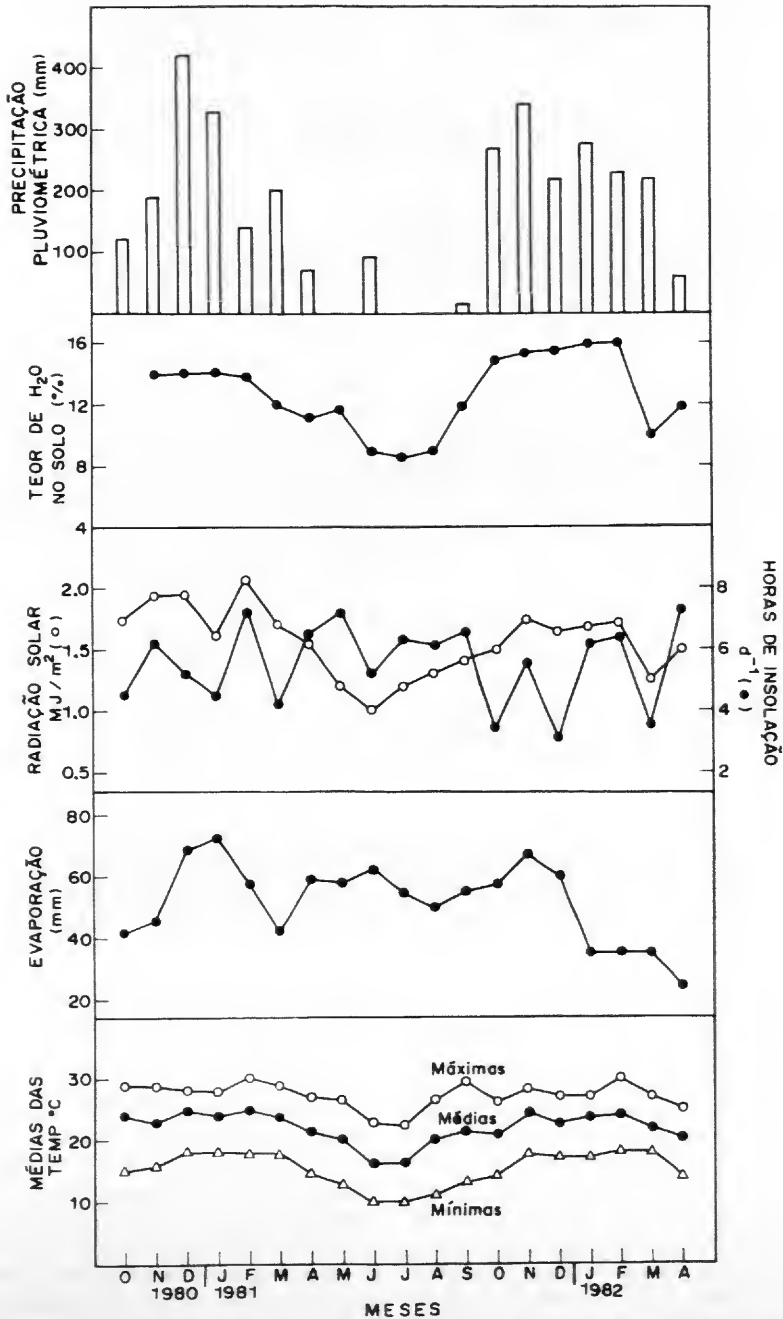


FIGURA 1. Curso anual de fatores climáticos e teor de água no solo do Cerradão da Fazenda Canchim, São Carlos, SP, Brasil.

TABELA 3. Valores de densidade estomática e do índice de esclerofilia \pm Erro Padrão da Média em espécies de Cerradão.

Plantas	No. de estomatos (mm ²)	Índice de esclerofilia (g/dm ²)
<i>Didymopanax vinosum</i>	205 \pm 3.1	1.05 \pm 0.080
<i>Xylopia aromatica</i>	218 \pm 4.4	0.94 \pm 0.080
<i>Pterodon pubescens</i>	164 \pm 5.9	0.33 \pm 0.060
<i>Oxalis hirsutissima</i>	288 \pm 2.6	0.30 \pm 0.001
<i>Serjania lethalis</i>	198 \pm 2.3	0.74 \pm 0.002
<i>Attalea exigua</i>	229 \pm 2.0	1.77 \pm 0.022

Didymopanax vinosum E. March (Araliaceae). Arbustos (1–2 m) com caule recoberto por muitos pêlos, ramos freqüentemente terminando em inflorescência, e folhas alternas e digitadas.

Attalea exigua Drude (Palmae). Palmeiras de aspecto sub-arbustivo, atingindo cerca de 1 m de altura.

Serjania lethalis St. Hil. (Sapindaceae). Trepadeiras de caráter sub-arbustivo, atingindo cerca de 1–2 m de altura, com folhas compostas e imparipenadas.

Oxalis hirsutissima Zucc. (Oxalidaceae). Plantas herbáceas com folhas compostas, trifolioladas atingindo cerca de 20–30 cm de altura.

CARACTERÍSTICAS CLIMÁTICAS DE REGIÃO

Alguns dados climáticos da região de estudos, referentes as médias mensais da temperatura (mínima, máxima, e média), evaporação, horas de insolação, radiação global e precipitação pluviométrica foram obtidos de um posto meteorológico da Escola de Engenharia de São Carlos, localizado cerca de 30 km do local de estudos, e são apresentados na Figura 1. Verifica-se nitidamente, que, durante o período de estudos (outubro de 1980 até abril de 1982) a precipitação pluviométrica foi muito baixa durante o período de abril a setembro, caracterizando uma estação seca. A estação seca coincide também com o período mais frio do ano quando a média mensal das temperaturas mínimas chegou a 10°C e a média mensal das máximas a 23°C. Durante o período seco a radiação solar total incidente é também menor, diminuindo conseqüentemente o poder evaporativo do ar. Por outro lado, como na estação seca ocorre baixa precipi-

tação pluviométrica, o número médio de horas de insolação diário é maior nessa época do ano devido a ausência de nuvens. Na Figura 1 também apresentamos o teor de água no solo (valores médios mensais) determinado pelo método gravimétrico descrito em Brady (1979) com amostras entre 0.2 e 0.5 m de profundidade. Verifica-se que na estação seca o teor de água no solo diminui sensivelmente.

CONDUÇÃO DOS EXPERIMENTOS

As medidas do potencial da água foliar (ψ) foram realizadas com uma câmara de pressão (P.M.S. Instrument Co., modelo 1000) de acordo com Scholander et al. (1964, 1965). As medidas iniciavam-se pela manhã prosseguindo até o final da tarde, de hora em hora, semanalmente. Os valores da resistência estomática foram obtidos através de um porômetro de difusão ventilado (Heinz Waltz D 8521) de acordo com Körner & Cernusca (1976) sempre sincronizadas o máximo possível com as medidas de ψ . Os dados de resistência estomática obtidos (média aritmética de duas leituras efetuadas em cada horário de medidas) foram transformados em valores de condutância estomática (gl) em função da área foliar total, de acordo com a seguinte fórmula (Körner, Scheel & Bauer, 1979):

$$gl = 0.5 \left(\frac{1}{rlad} + \frac{1}{rlab} \right), \text{ onde:}$$

rlab = resistência foliar no lado abaxial
rlad = resistência foliar no lado adaxial

Das espécies utilizadas, somente *Oxalis hirsutissima* é anfiestomática; todas as outras são hi-poestomáticas. Na Tabela 3 estão apresentados os valores da densidade estomática das espécies estudadas, como também os valores do índice de esclerofilia determinado pela seguinte fórmula:

$$\text{Índice de esclerofilia} = \frac{\text{peso seco (g)}}{\text{área foliar total (dm}^2\text{)}}$$

Durante os dias de experimentos, foram também determinados os valores de: a) conteúdo relativo de água das folhas (RWC) pelo método de Catsky (1960) e modificado por Perez et al. (1981); b) teor de água no solo pelo método gravimétrico de Brady (1979) com amostras de 0.2–0.5 m de profundidade; c) temperatura do solo a 0.5 m utilizando-se geotermômetro; d) temperatura e umidade do ar com um sensor externo acoplado ao

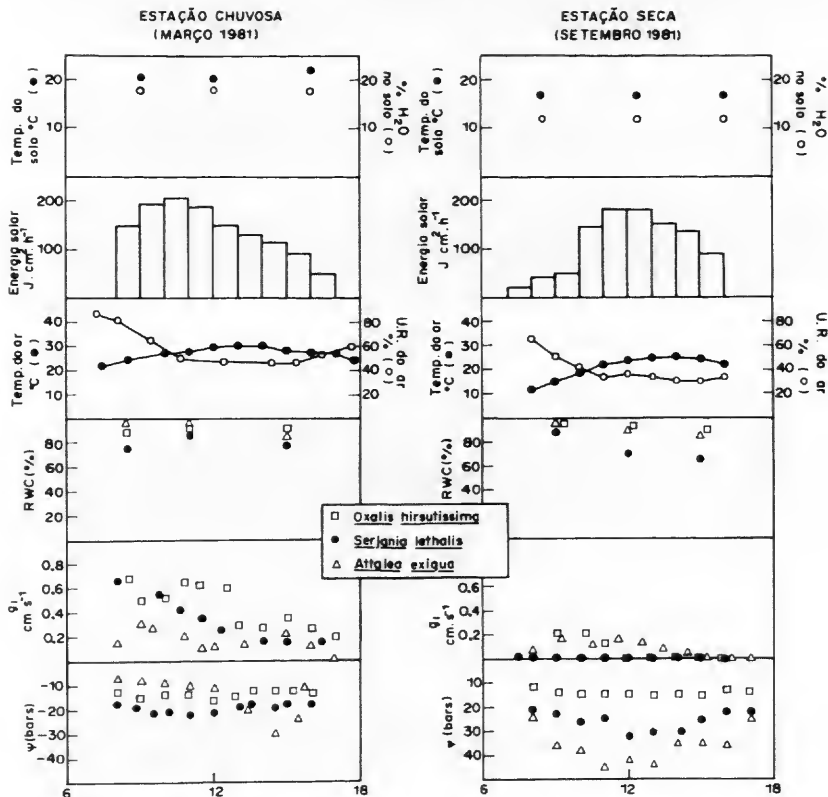


FIGURA 2. Variação diurna de fatores ambientais, conteúdo relativo de água (RWC), condutância estomática (g_l) e potencial hídrico (ψ) em espécies dos estratos subbustivo e herbáceo do Cerradão durante as estações seca e chuvosa.

porômetro de difusão; e) energia solar global incidente com um pirânometro acoplado a um medidor-integrador (ACTRON).

RESULTADOS

Para efeitos comparativos, selecionou-se inicialmente os resultados obtidos do curso diário de ψ , g_l e RWC nas seis espécies estudadas tanto num dia típico da estação chuvosa (mês de dezembro de 1981) quanto da estação seca (setembro de 1981), e esses valores juntamente com dados do curso diário da temperatura e umidade relativa do ar, energia solar global, temperatura e umidade do solo são apresentados nas Figuras 2 e 3. Em relação a Figura 2, verifica-se que na estação chuvosa os valores de g_l são mais altos enquanto que na estação

seca os valores de ψ são mais baixos. Os maiores valores de g_l foram encontrados em *Oxalis hirsutissima*. Na estação chuvosa esses valores permaneceram altos até por volta do meio dia, quando começam a cair até o final da tarde. O mesmo ocorre com os valores de g_l para *Serjania lethalis*. Já em *Attalea exigua* os valores de g_l são mais baixos e mais constantes durante o dia todo, com um nível levemente mais elevado na parte da manhã.

Na estação seca, os valores de g_l em *Serjania* foram nulos durante todo o período do dia, enquanto que em *Oxalis* foram positivos somente até por volta do meio dia quando tornaram-se nulos. Em *Attalea* os valores foram baixos e permaneceram positivos na maior parte do dia.

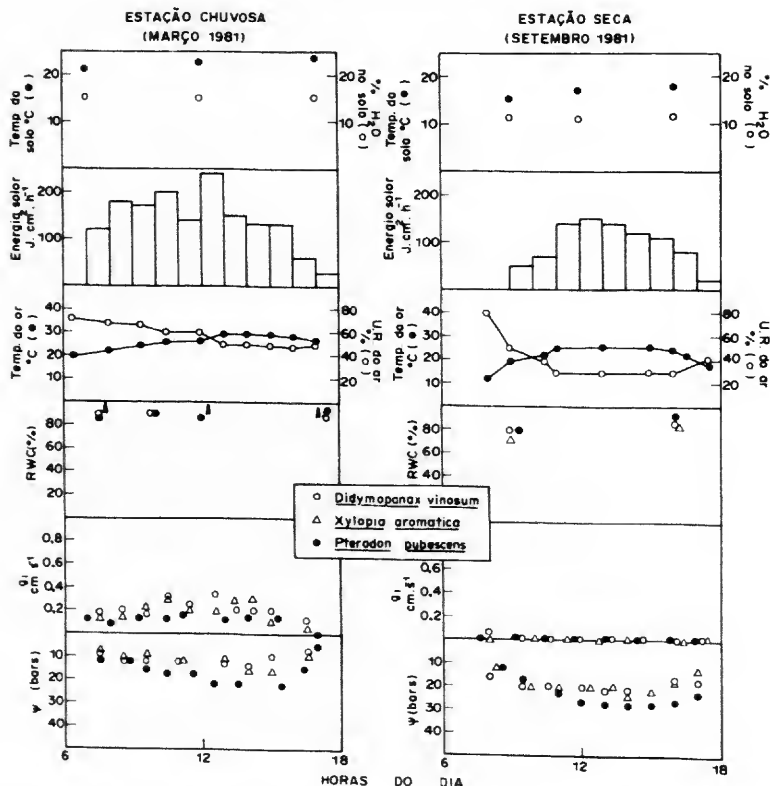


FIGURA 3. Variação diurna de fatores ambientais, conteúdo relativo de água (RWC), condutância estomática (g_s) e potencial hídrico (ψ) em espécies dos estratos arbóreo e arbustivo do Cerradão durante as estações seca e chuvosa.

Com relação aos valores do curso diário de ψ eles foram mais ou menos fixos em *Oxalis* atingindo cerca de -15.0 bars tanto na estação seca como chuvosa. Em *Serjania*, esses valores sofrem uma leve depressão por volta do meio dia na estação chuvosa, enquanto que na estação seca essa depressão é bem mais acentuada. Em *Attalea*, foram encontrados os valores mais baixos de ψ e as depressões nas horas mais quentes do dia são bastante acentuadas, tanto na estação seca como na chuvosa.

Quanto aos valores de RWC, verifica-se que em *Oxalis* e em *Attalea*, não há muita diferença nas estações seca e chuvosa, enquanto que em *Serjania*, os valores da estação seca, são bem menores.

Pela Figura 3 verifica-se que os valores de g_s são bem maiores na estação chuvosa nas plantas

lenhosas estudadas. De uma maneira geral, os valores de g_s em *Didymopanax vinosum*, *Xylopia aromatica*, e *Pterodon pubescens* são mais altos por volta do meio dia, decrescendo novamente no entardecer. Os maiores valores de g_s foram encontrados em *Didymopanax* e os menores em *Pterodon*. Na estação seca os valores de g_s são praticamente nulos durante todo o período do dia, excetuando-se alguns momentos da parte matinal em *Didymopanax*.

Com relação aos valores do curso diário de ψ , verifica-se que eles são menores nas horas mais quentes do dia e que na estação seca atingem os valores mais baixos. Os valores de RWC são levemente menores na estação seca.

Nas Figuras 4 e 5 são apresentados os dados dos valores máximos mensais de g_s e os mínimos

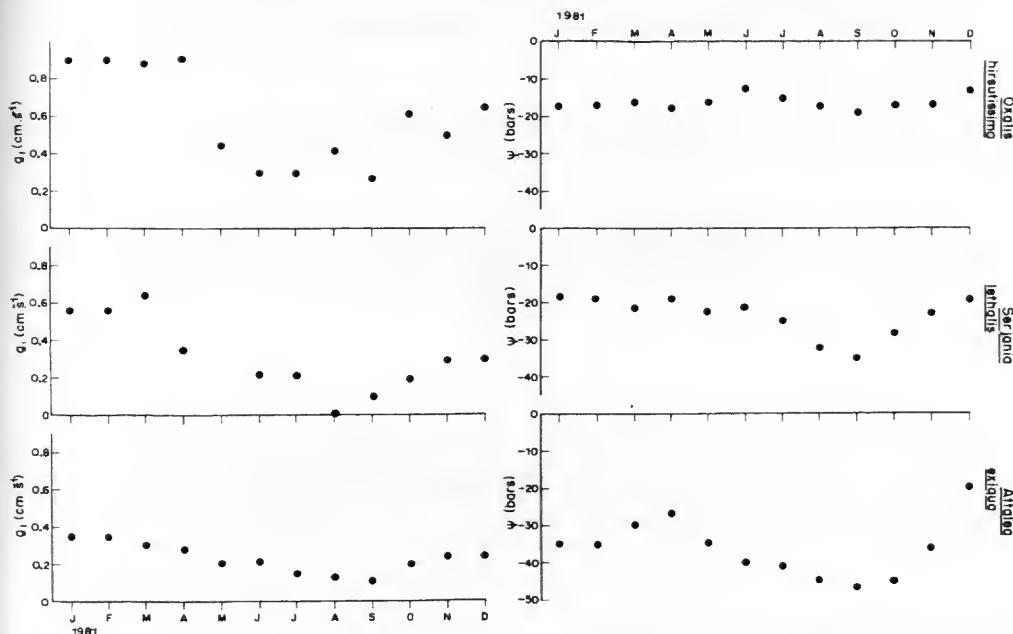


FIGURA 4. Valores mensais máximos da condutância estomática (g_l) e mínimos do potencial hídrico (ψ) em espécies dos estratos sub-arbustivo e herbáceo do Cerradão.

de ψ nas espécies estudadas. Pela Figura 4 verifica-se que tanto em *Oxalis* como em *Serjania* há uma queda bastante acentuada dos valores máximos mensais de g_l na estação seca. Em *Attalea* essa que da é bem mais suave. Com relação aos valores mensais mínimos de ψ , verifica-se que em *Oxalis*, praticamente a planta manteve os valores de ψ constantes durante o ano todo; em *Serjania* há uma nítida diminuição dos valores no auge da seca, o mesmo ocorrendo em *Attalea*, onde foram encontrados os valores mais baixos de ψ .

Pela Figura 5, verifica-se que nas plantas lenhosas estudadas, os valores máximos mensais de g_l foram diminuindo à medida que a estação seca prosseguia atingindo valores nulos no mês de agosto em *Pterodon* e no mês de setembro em *Didymopanax*. Quanto aos valores de ψ , verificou-se também uma sazonalidade bem marcante, com uma diminuição acentuada dos valores mínimos mensais nos meses da estação seca.

Nas Tabelas 4 e 5 são apresentados os valores médios de g_l e ψ durante o período das 8-16 horas, nas estações seca e chuvosa, além de se

considerar uma estação intermediária correspondente aos meses de abril e maio. De um modo geral, as diferenças entre g_l e ψ entre as estações seca e chuvosa são bastante grandes, verificando-se os maiores valores de g_l na estação chuvosa e os menores valores de ψ na estação seca. Os maiores valores médios de g_l foram encontrados em *Oxalis* (estação chuvosa) e os menores em *Pterodon* (estação seca). Os valores médios mais baixos de ψ foram encontrados em *Attalea* (estação seca) e os maiores valores médios de ψ foram encontrados em *Didymopanax* (estação chuvosa). Apenas em *Oxalis* não notamos diferenças entre os valores médios de ψ .

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos demonstraram que as plantas de cerradão estudadas sofreram uma restrição da transpiração no período da seca devido ao fechamento estomático durante longos períodos do dia. Verificamos também uma diminuição dos valores da condutância estomática na época seca,

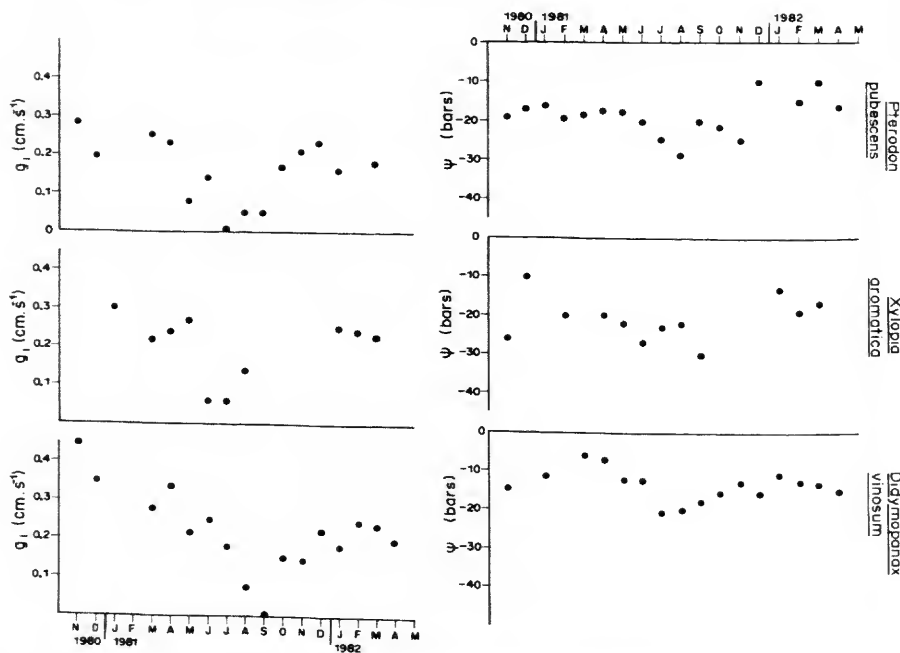


FIGURA 5. Valores mensais máximos da condutância estomática (g_1) e mínimos do potencial hídrico (ψ) em espécies dos estratos arbóreo e arbustivo do Cerradão.

quando comparados àqueles da época chuvosa. Esses resultados diferem daquelas já obtidos em plantas de cerrado (Rawistcher et al., 1943; Ferri, 1944, 1955; Coutinho & Ferri, 1956, entre outros) que se utilizaram do método das pesagens rápidas para verificar a transpiração, e do método da infiltração para a determinação do grau de abertura estomática. Nesses trabalhos ficou demonstrado que a maioria dos vegetais arbóreos e ar-

bustivos da vegetação de cerrado transpira livremente conservando os estômatos abertos, mesmo na estação seca. Também na década de 70, Grisi (1971) estudando *Ouratea spectabilis* e Reyes-Zumeta (1972) estudando três leguminosas do cerrado, concordaram com os resultados obtidos por Ferri e colaboradores, não encontrando restrição marcante da transpiração em nenhuma época. No entanto, Franco (1983) trabalhando com

TABELA 4. Médias dos valores de $\psi \pm$ Erro Padrão da Média (bars) em espécies de Cerradão durante o período de outubro de 1980 até abril de 1982.

Plantas	Estações		
	Chuvosa (outubro-março)	Intermediária (abril-maio)	Seca (junho-setembro)
<i>Didymopanax vinosum</i>	-7.60 ± 0.38	-8.50 ± 0.46	-13.10 ± 0.57
<i>Xylopia aromatica</i>	-17.73 ± 0.52	-20.10 ± 0.94	-21.06 ± 0.80
<i>Pterodon pubescens</i>	-14.66 ± 0.49	-15.31 ± 0.34	-19.52 ± 0.72
<i>Oxalis hirsutissima</i>	-12.98 ± 0.45	-13.81 ± 0.57	-12.64 ± 0.96
<i>Serjania lethalis</i>	-17.90 ± 0.89	-23.31 ± 0.38	-23.95 ± 0.97
<i>Attalea exigua</i>	-26.92 ± 0.24	-30.60 ± 0.41	-33.73 ± 1.53

TABELA 5. Médias dos valores de $g_l \pm$ Erro Padrão da Média ($\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$) em espécies de Cerradão durante o período de outubro de 1980 até abril de 1982.

Plantas	Estações		
	Chuvosa (outubro-março)	Intermediária (abril-maio)	Seca (junho-setembro)
<i>Didymopanax vinosum</i>	0.17 \pm 0.009	0.12 \pm 0.010	0.04 \pm 0.007
<i>Xylopia aromatica</i>	0.13 \pm 0.010	0.12 \pm 0.009	0.03 \pm 0.001
<i>Pterodon pubescens</i>	0.09 \pm 0.006	0.08 \pm 0.007	0.02 \pm 0.005
<i>Oxalis hirsutissima</i>	0.41 \pm 0.016	0.39 \pm 0.006	0.18 \pm 0.004
<i>Serjania lethalis</i>	0.22 \pm 0.002	0.15 \pm 0.009	0.04 \pm 0.001
<i>Attalea exigua</i>	0.16 \pm 0.001	0.11 \pm 0.040	0.12 \pm 0.001

porômetro de difusão, verificou que os valores de resistência estomática em *Didymopanax macrocarpum* foram maiores durante a época seca quando comparados à época chuvosa.

Dessa maneira, as diferenças entre os dados obtidos com plantas de cerradão com aqueles resultados obtidos com plantas de cerrado utilizando balanças de torsão podem ser devidas em parte a problemas de metodologia (críticas ao método das pesagens rápidas podem ser encontradas em Franco & Magalhães, 1963), como também pelo fato de que no cerradão, a competição para a exploração da mesma rizosfera é maior, pois como já discutiu Coutinho (1978), o cerrado representa um complexo de formações oreádicas indo desde o campo limpo até o cerradão, sendo essa última florestal e a primeira campestre.

Segundo Levit (1980), a resistência a seca é a capacidade da planta sobreviver a determinados períodos de seca, sendo esta habilidade uma característica complexa. A resistência a seca é a somatória dos processos: evitar e tolerar a seca. Assim, todas as características morfológicas e fisiológicas da planta que lhe permitem manter um conteúdo relativo de água favorável em face a seca do solo e da atmosfera, dão-lhe um certo grau de resistência. Isso inclui um aumento da absorção de água do solo através de um decréscimo do potencial da água e extensão do sistema radicular; redução da perda de água pelo fechamento estomático; prevenção da evaporação pela cutícula; redução da superfície transpirante; armazenamento de água e aumento da capacidade de condução de água pelo xilema.

Dentre as seis espécies estudadas, notou-se pelo

menos dois padrões de comportamento durante a seca.

Na planta herbácea, *Oxalis hirsutissima*, verificamos os maiores valores de g_l máximo mensal (Fig. 4) o que corresponde ao maior número de estômatos encontrados (Tabela 3), além de ser essa a única planta anfiestomática, das estudadas.

As restrições transpiratórias durante a estação seca foram bem marcantes (Figs. 2, 4e; Tabela 5). No entanto, somente nesta espécie os valores mínimos mensais de ψ permaneceram praticamente constantes durante o ano todo (Fig. 4), além ainda de não termos observado uma variação nítida de ψ no curso diário (Fig. 2) e dos valores globais de ψ serem semelhantes em todas as estações consideradas (Tabela 4). Essa planta, portanto, aumenta a resistência estomática na estação seca, sem no entanto alterar os valores de ψ . Segundo a classificação proposta por Turner (1979), trata-se de uma planta tolerante a seca que mantém os valores de ψ altos. Nesse caso, os principais mecanismos de tolerância a seca seriam o aumento da resistência estomática e a redução da radiação absorvida pela diminuição da área exposta através do movimento dos folíolos, comum na família Oxalidaceae.

Em todas as outras plantas estudadas, os valores de ψ foram bem menores durante a época seca, e segundo a nomenclatura de Turner (1979) podem ser consideradas plantas tolerantes a seca que mantêm os valores de ψ baixos. Em *Serjania lethalis*, planta trepadeira de caráter sub-arbustivo, a diminuição dos valores máximos mensais de g_l foi também bastante grande, embora menos acentuada que em *Oxalis*; porém nessa planta os valores

mínimos mensais de ψ foram bem menores na estação seca (Fig. 4). O mesmo ocorreu na palmeira sub-arbustiva *Attalea exigua* (Fig. 4) onde os valores mínimos mensais de ψ foram os mais baixos encontrados neste estudo (-47.0 bars). Nas espécies lenhosas (*Pterodon pubescens*, *Xylopia aromatica*, e *Didymopanax vinosum*) verificou-se um modelo similar, ou seja, uma drástica redução da transpiração (devido ao fechamento estomático) durante a estação seca acompanhado por um abaixamento marcante dos valores de ψ (Fig. 5). No entanto os valores mínimos mensais de ψ foram bem menores que aqueles encontrados em *Attalea*, enquanto que os valores máximos mensais de g_l são bem inferiores aqueles encontrados em *Serjania*. É possível que todas essas plantas que seguem esse padrão tenham a capacidade de se ajustarem osmoticamente durante a estação seca.

Pela Tabela 3 verifica-se que *Didymopanax vinosum*, *Xylopia aromatica*, *Serjania lethalis*, e *Attalea exigua* são plantas consideradas esclerófilas, pois o índice de esclerofilia é maior que 0.60 g/dm² (Rizzini, 1976). No entanto, a presença de caracteres xeromórficos em plantas de cerrado tem sido explicada de diversas maneiras.

A princípio julgou-se que a presença de caracteres xeromórficos nas folhas das espécies do cerrado estivesse relacionada com a escassez de água no solo. No entanto, Rawistcher et al. (1943) verificaram que os solos dos cerrados apresentam reservas de água disponíveis às espécies arbóreas e arbustivas nas camadas mais profundas, enquanto que Ferri e colaboradores verificaram que essas plantas não restringiam a transpiração. Arens (1958) relacionou esses caracteres xeromórficos a escassez de nutrientes no solo, passando a considerá-los como caracteres escleromórficos. Goodland (1971) ampliou essa teoria, sugerindo que uma parte do escleromorfismo devido ao oligotrofismo mineral é causado pela toxidez do alumínio. Rizzini (1976) sugeriu que as estruturas escleromórficas são funções, principalmente, das altas intensidades da radiação solar, sendo a temperatura, umidade relativa e o suprimento de água no solo, fatores secundários.

Sem descartar todas essas possibilidades, que sem dúvida fazem do xeromorfismo do cerrado uma manifestação complexa, parece-nos que nas plantas de cerrado estudadas, o escleromorfismo se constitui numa adaptação que auxilia a tolerar a seca,

quando ela se manifesta. Ainda mais, os valores mínimos de ψ encontrados nas plantas estudadas podem ser colocados entre aqueles exibidos por plantas de regiões com seca periódica, como os esclerófilos (-35.0 a -70.0 bars) e arbustos de regiões áridas (-35.0 a -80.0 bars) conforme citado por Larcher (1980).

BIBLIOGRAFIA

- ARENS, K. 1958. Considerações sobre as causas do xeromorfismo foliar. Bol. Fac. Filos. Univ. São Paulo, Bot. 15: 25-56.
- BRADY, N. C. 1979. Natureza e Propriedades dos Solos, 5ª ed. Ed. Freitas Bastos, Rio de Janeiro.
- CATSKY, J. 1960. Determination of water deficits in disks cut out from leaf blades. Biol. Pl. 2: 929-938.
- COUTINHO, L. M. 1978. O conceito de cerrado. Revista Brasil Bot. 1: 17-24.
- & M. G. FERRI. 1956. Transpiração e comportamento estomático de plantas permanentes do cerrado em Campo Mourão, Paraná. Bol. Fac. Filos. Univ. São Paulo, Bot. 17: 119-130.
- FERRI, M. G. 1944. Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. Bol. Fac. Filos. Univ. São Paulo, Bot. 4: 161-224.
- . 1955. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. Estudo comparativo do balanço hídrico de sua vegetação. Botânica 12: 1-70.
- . 1979. Uma década (1968-1977) de trabalho no cerrado. In: R. Goodland & M. G. Ferri (editors), Ecologia do Cerrado, 1ª ed. EDUSP, São Paulo.
- FRANCO, A. C. 1983. Fotossíntese e resistência foliar em *Didymopanax macrocarpum*. Dissertação de Mestrado. Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Ciências Biológicas, UNB, Brasília, DF.
- FRANCO, C. M. & A. C. MAGALHÃES. 1963. Inconveniência do método das pesagens rápidas para a medida de transpiração. Phytton 20: 87-96.
- GOODLAND, R. 1971. Oligotrofismo e alumínio no cerrado. In: M. G. Ferri (editor), III Simpósio sobre o Cerrado. Editora Edgard Blücher Ltda., EDUSP, São Paulo.
- GRIST, B. M. 1971. Contribuição ao conhecimento da ecologia vegetal do cerrado. Balanço Hídrico em Dois espécimes de *Ouratea spectabilis* (Mart.) Engl. Pp. 86-89 in M. G. Ferri (editor), III Simpósio sobre o Cerrado. Editora Edgard Blücher Ltda., EDUSP, São Paulo.
- KÖRNER, CH. & A. CERNUSCA. 1976. A semi-automatic recording diffusion porometer and its performance under alpine field conditions. Photosynthetica 10: 172-181.
- , J. A. SCHEEL & H. BAUER. 1979. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. Photosynthetica 13: 45-82.
- LARCHER, W. 1980. Physiological Plant Ecology, 2ª edition. Springer Verlag, Berlin.

- LEVIT, J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses, 1^a edition. Volume II. Academic Press, New York.
- PEREZ, S. C. J. G., L. F. CARVALHO, JR. & J. A. P. V. DE MORAES. 1981. Comparação de vários métodos para a determinação do conteúdo relativo de água em plantas de cerrado. Pp. 71-85 in II Seminário Regional de Ecologia, UFSCar.
- RAWISTCHER, F. K., M. G. FERRI & M. RACHID. 1943. Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil Meridional. Anais Acad. Brasil. Ci. 15: 267-294.
- REYES-ZUMETA, M. 1972. Economia D'Água de Leguminosas do Cerrado. Tese de Doutorado. Departamento de Botânica—Instituto de Biociências, USP.
- RIZZINI, C. T. 1976. Tratado de Fitogeografia do Brasil: Aspectos Ecológicos, 1^a ed. Volume I. EDUSP, São Paulo.
- SCHOLANDER, P. F., H. T. HAMMEL, E. A. HEMMINGSEN & E. D. BRADSTREET. 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential of mangrove and some other plants. Proc. Natl. Acad. Sci. 52: 112-119.
- _____, _____, _____ & _____. 1965. Sap pressure in vascular plants. Science 148: 339-346.
- TURNER, N. C. 1979. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. Pp. 343-372 in H. Mussel & R. C. Staples (editors), Stress Physiology in Crop Plants. J. Wiley, New York.

ECOFISIOLOGIA DE ALGUNOS PASTOS EN SABANAS TROPICALES¹

Zdravko Baruch G.²

RESUMEN

La mayoría de las sabanas neotropicales presentan un componente de gramíneas introducidas de origen africano que tienden a desplazar a las especies nativas. En este trabajo se investigan algunas de las posibles causas de este desplazamiento mediante estudios de crecimiento, repartición de biomasa, relaciones hídricas, e intercambio gaseoso de algunas gramíneas C4 importantes en las sabanas de Venezuela. En todas las especies la producción está relacionada con los ciclos de precipitación, pero bajo condiciones marginalmente superiores de agua y nutrientes en el suelo, las especies introducidas *Melinis minutiflora* e *Hyparrhenia rufa* crecen más rápido y tienden a desplazar a la especie nativa *Trachypogon plumosus* tanto en las sabanas de la Cordillera de la Costa como en los Llanos.

Las especies introducidas distribuyen más asimilados hacia las hojas, tienen tasas fotosintéticas mayores, mayor conductancia estomática y elasticidad foliar, y más nutrientes en las hojas que *T. plumosus*. Sin embargo, ellas se deshidratan más rápidamente y la asimilación de carbono cesa a valores más elevados de potencial hídrico. También el cociente raíz/vástago es menor. Estas diferencias permiten explicar, parcialmente, el éxito de las especies invasoras en los habitats más favorables y fértiles de las sabanas y también la permanencia de *T. plumosus* en aquellos habitats donde la sequía es prolongada y los nutrientes en el suelo son escasos.

ENGLISH SUMMARY

Most neotropical savannas are home to a set of introduced grasses of African origins that tend to displace the native species. In the present work possible causes for this displacement are investigated through study of growth, distribution of biomass, water relations, and interchange of gasses in certain C4 grasses important in Venezuelan savannas. In all of the species, production is related to precipitation cycles; in marginally favorable conditions of soil moisture and nutrients, the introduced species *Melinis minutiflora* and *Hyparrhenia rufa* grow more rapidly and tend to displace the native species *Trachypogon plumosus* in the savannas of the Coastal Cordillera as well as in the Llanos. The introduced species distribute more assimilates to the leaves and have faster photosynthetic rates, greater stomatal conductance and foliar elasticity, and more nutrients in the foliage than *T. plumosus*. Nonetheless, they dehydrate more rapidly, and carbon assimilation stops at more elevated water potential values. Additionally, the root/shoot quotient is lower. These differences permit explanation, in part, of the success of the invader species in the more favorable and fertile habitats of the savannas and the persistence of *T. plumosus* in those habitats where drought is prolonged and soil nutrients are sparse.

La importancia de los pastos para las poblaciones humanas descansa en dos hechos fundamentales:

(i) La producción de la mayoría de las proteínas animales depende, parcial o enteramente, del uso de pastos y forrajes. (ii) La mayoría de las áreas cubiertas con pastos solo pueden ser empleadas económicamente a través de la ganadería debido

a limitaciones climáticas o edáficas para la agricultura.

La producción animal depende entonces, en buena parte, de la calidad de los pastos. En las sabanas neotropicales, esta producción se ve limitada por una serie de características de la mayoría de los pastos nativos tales como: (i) El contenido nutri-

¹ Muchas personas e instituciones han colaborado en la realización de los trabajos aquí presentados. A todos quiero dejar constancia de mi aprecio y agradecimiento. Entre ellas destacan M. M. Ludlow, J. Gómez, D. Fernández, y M. Simoes. El Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Venezuela (CONICIT), el Decanato de Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales suministraron los recursos económicos y las facilidades de laboratorio para culminar estas investigaciones.

² Depto. Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, Aptdo. 80659, Caracas, Venezuela.

cional y la digestibilidad son relativamente bajos. (ii) Por lo general, su capacidad de crecimiento es menor que la de pastos introducidos. (iii) Sus respuestas a la fertilización no son tan buenas como las de los pastos introducidos. (iv) Generalmente, no son resistentes al pastoreo intensivo. (v) Su calidad nutritiva decae con rapidez.

Las anteriores han sido y son las principales causas para la introducción de pastos, mayormente de origen africano, que ofrecen mejores posibilidades económicas al ganadero.

Mediante este proceso de introducción, un grupo de estas especies se han dispersado por las sabanas neotropicales y han desplazado a las especies nativas (Vareschi, 1969; Parsons, 1972). Importantes en ese grupo son *Melinis minutiflora* Beauv., *Panicum maximum* Jacq., y *Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf. Como causantes del desplazamiento se han propuesto una serie de características de las especies africanas como mayores tasas de crecimiento, sistemas reproductivos más efectivos, mayor resistencia a las enfermedades y al pastoreo, y cierta capacidad alelopática (Baker, 1978).

Se supone que al ocurrir alguna perturbación en la sabana nativa, usualmente por el fuego, las gramíneas introducidas se establecen en las áreas abiertas gracias a su superior capacidad de germinación. Una vez establecidas, las gramíneas africanas compiten exitosamente con las especies nativas por los recursos en aquellas áreas con el mejor suministro de agua y nutrientes en el suelo. Sin embargo, algunas gramíneas nativas, entre las que destaca *Trachypogon plumosus* (Humb. & Bompl.) Nees, son capaces de resistir la invasión de las especies africanas en las áreas más secas e infértiles de la sabana.

Este trabajo es parte de un programa de investigaciones dirigido a entender las causas del desplazamiento de las especies nativas por las invasoras mediante la caracterización y comparación del crecimiento y repartición de biomasa, asimilación del carbono, y de las relaciones hídricas. Estas últimas tanto en condiciones controladas como en el campo. Aquí se presentan los resultados de las investigaciones y comparaciones entre *M. minutiflora*, *H. rufa*, y *T. plumosus*. La primera de las especies introducidas compite con *T. plumosus* a elevaciones superiores a los 600 m mientras que *H. rufa* lo hace en las sabanas de baja elevación de Venezuela.

RESULTADOS Y DISCUSION

Para las determinaciones de crecimiento y repartición de biomasa se muestrearon mensualmente entre 25 y 50 individuos de *M. minutiflora* y de *T. plumosus* en las sabanas cercanas a la ciudad de Caracas a 1,100 m. La precipitación en el área de estudio es debilmente estacional y variable con un promedio de 800 mm al año distribuidos entre mayo y noviembre principalmente (Montilla, 1982). La separación en compartimientos, el lavado, el secado, y las pesadas se realizaron en el laboratorio. En el área estudiada y en una buena parte de las sabanas de la Cordillera de la Costa *M. minutiflora* forma densas masas de tallos y hojas enredadas que, practicamente, elimina el resto de las gramíneas e hierbas que ocupaban el mismo terreno. Esta especie tiende a encontrarse sobre los suelos más profundos y más ricos en nutrientes y en materia orgánica (Hernández, 1982). *Trachypogon plumosus* es una de las especies dominantes en las sabanas naturales de la Cordillera de la Costa (Baruch, 1984), formando densas macollas perennes entre 30 y 100 cm de altura. En las áreas donde coexisten ambas especies, *T. plumosus* tiende a encontrarse sobre los suelos más pobres y mayor pendiente (Montilla, 1982).

Ambas especies son del tipo fotosintético C4 y su producción de biomasa es estacional con los máximos en la temporada de lluvias. Aunque los totales de biomasa son similares para las dos especies, *M. minutiflora* presenta los valores más elevados para la segunda estación de lluvias y su tasa de crecimiento es más acentuada (Fig. 1). El área foliar por individuo es mayor para la especie introducida y presenta fluctuaciones bastante más amplias a lo largo del año (Fig. 2). Porcentualmente, *M. minutiflora* invierte una buena parte de sus recursos en la producción estacional de hojas mientras que las raíces reciben una baja proporción de biomasa. Esto último origina que el cociente raíz/vástago sea mayor en *T. plumosus*, especialmente durante la temporada de sequía (Fig. 3). La variación estacional en biomasa y área foliar en *T. plumosus* es moderada y las hojas de esta especie son más longevas y de mayor peso específico (Cabrera & Baruch, 1984).

Las épocas de reproducción están separadas en estas dos especies mientras que el esfuerzo reproductivo es significativamente mayor en *T. plu-*

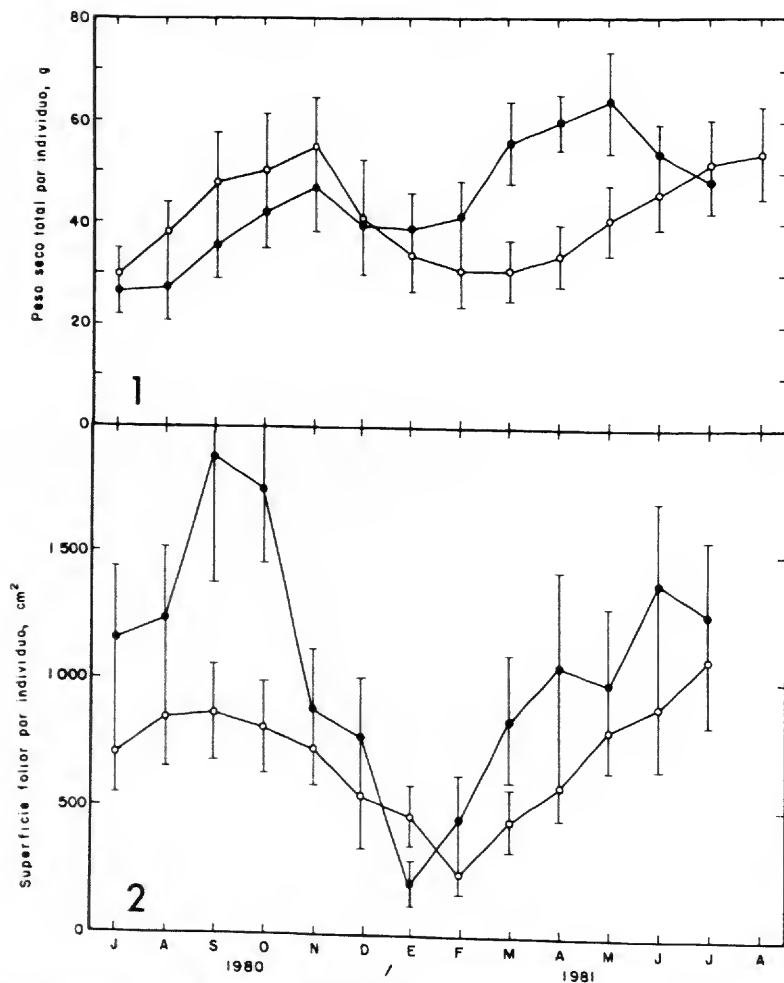


FIGURA 1. Valores mensuales del promedio y desviación standard del peso seco total por individuo de *T. plumosus* (○) y *M. minutiflora* (●) en las sabanas de la Cordillera de la Costa (cuadro superior).

FIGURA 2. Valores mensuales del promedio y desviación standard de la superficie foliar por individuo en *T. plumosus* (○) y *M. minutiflora* (●) en las sabanas de la Cordillera de la Costa (cuadro inferior).

mosus (Hernández et al., 1984). Sin embargo, su porcentaje de germinación es sumamente bajo y resulta casi imposible encontrar plantulas de esta especie en el campo (Baruch, datos sin publicar).

En resumen, las variaciones estacionales de biomasa y área foliar son bastante más pronunciadas en *M. minutiflora*. Las altas tasas de crecimiento estacional en la especie introducida fueron confirmados por Cabrera & Baruch (1984) y parecen

ser causadas parcialmente por tasas fotosintéticas mayores (Baruch et al., 1985, ver más adelante) y a una alta proporción de asimilados dedicados a la producción de hojas. Este mayor potencial competitivo de *M. minutiflora* se evidencia solo bajo condiciones favorables como se desprende del rápido decremento de biomasa y área foliar en la temporada de sequía. Por otra parte, el alto valor del cociente de biomasa raíz/vástago en la especie

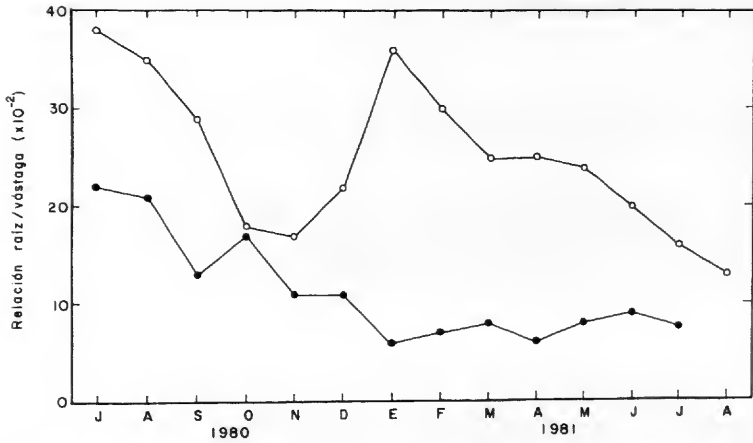


FIGURA 3. Valores mensuales del promedio del cociente peso raíz/peso vástago por individuo en *T. plumosus* (○) y *M. minutiflora* (●) en las sabanas de la Cordillera de la Costa.

nativa pudiera resultar importante para la supervivencia durante la temporada de sequía en los habitats más desfavorables en las sabanas de la Cordillera de la Costa.

Los altos balances estacionales de ganancia y pérdida de biomasa en *M. minutiflora* parecen indicar un uso "oportunist" de los recursos mientras que *T. plumosus* pareciera ser más "conservador" al respecto.

Para estudiar las respuestas a los déficits hídricos, individuos de *M. minutiflora* y *T. plumosus* provenientes de poblaciones de las sabanas de la Cordillera de la Costa fueron sometidos a una desecación lenta en condiciones semi-controladas de invernadero (temperatura del aire = 28°C/17°C y humedad relativa 40%/90%, día/noche). Para lograr un grado de desecación lenta que permite que ocurra aclimatación y tiende a simular las condiciones de campo, las plantas se establecieron en recipientes de 120 litros de capacidad. Dos veces por semana a lo largo del período de desecación y recuperación se determinó el potencial hídrico y osmótico foliar (por higrometría de punto de rocío), el contenido relativo de agua, y la conductancia estomática (por porometría de estado estacionario). Igualmente se midió la tasa de alargamiento y el peso específico foliar. A partir de los valores obtenidos en estas mediciones se calculó la magnitud del ajuste osmótico y el módulo de elasticidad del tejido foliar (ϵ) (Jones & Turner, 1978).

La marchitez ocurre más temprano en el ciclo de desecación y el descenso del potencial hídrico foliar fué más pronunciado en *M. minutiflora* (Fig. 4a). Es de notar que ocurre un vigoroso plegamiento foliar en las hojas de esta especie a un déficit hídrico moderado. El patrón de variación del potencial osmótico fué parecido al del potencial hídrico en ambas especies mientras que el contenido relativo de agua cayó a valores mucho más bajos en *M. minutiflora* (Fig. 4c), lo que indica mayores cambios de volumen por unidad de potencial hídrico foliar. Esto causa que el turgor se pierda a potenciales hídricos y a contenidos relativos de agua menores en *M. minutiflora* (Tabla 1).

Bajo condiciones favorables de suministro de agua la conductancia estomática fué mayor en *M. minutiflora* lo que indica mayores pérdidas de agua por transpiración (Fig. 4d). La tasa de alargamiento foliar fué significativamente mayor en la especie introducida y también muestra las mayores fluctuaciones con la desecación y con la recuperación después del riego (Fig. 4e). Esto confirma lo observado en condiciones de campo. La pendiente de la relación entre el potencial hídrico y el contenido relativo de agua resulta ser significativamente mayor en *T. plumosus* (Tabla 1) lo que indica su mayor resistencia a la deshidratación, posiblemente debido a su menor elasticidad foliar (mayor valor del módulo de elasticidad, ϵ) (Tabla 1). Ambas

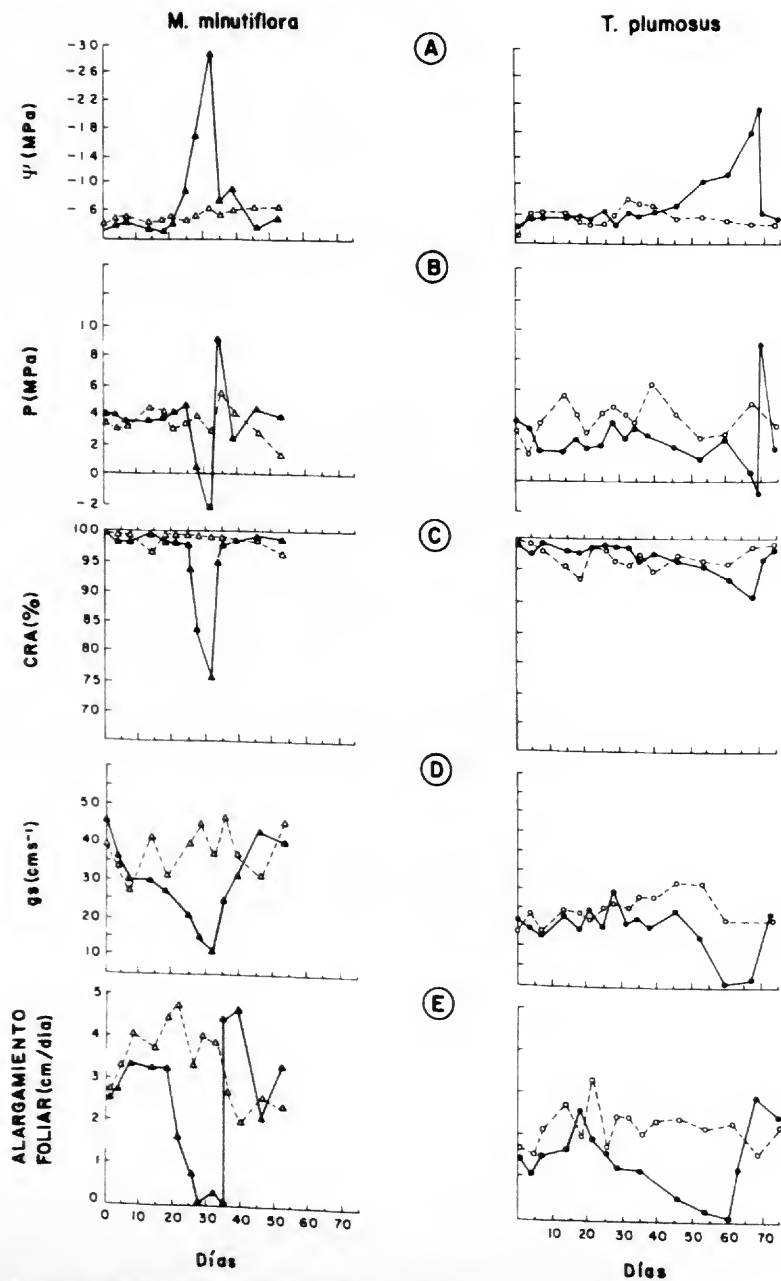


FIGURA 4. Curso diario del potencial hídrico foliar antes del amanecer (ψ), presión de turgor (P), contenido relativo de agua (CRA), conductancia estomática (gs), y tasa de alargamiento foliar. Línea punteada = control. *Melinis minutiflora* fué regada a los 32 días de comenzado el tratamiento mientras que *T. plumosus* fué regado a los 68 días.

TABLA 1. Valores de potencial hídrico foliar y contenido relativo de agua a cero turgor (ψ^0 y CRA⁰), pendiente de la relación potencial hídrico y contenido relativo de agua ($\Delta\psi/\Delta$ CRA), módulo de elasticidad foliar (ϵ), y peso específico foliar (PEF) en *T. plumosus* y *M. minutiflora* sometidos a desecación lenta. El significado estadístico de la diferencia se determinó mediante la prueba de "t."

	<i>T. plumosus</i>	<i>M. minutiflora</i>	Diferencia
	(N = 6)	(N = 8)	
ψ^0 (MPa)	-1.86 ± 0.02	-2.10 ± 0.21	0.24*
CRA ⁰ (%)	90.3 ± 1.0	82.1 ± 3.6	8.2***
$\Delta\psi/\Delta$ CRA	0.15 ± 0.03	0.09 ± 0.14	0.06***
ϵ (MPa)	5.5 ± 1.2	2.7 ± 0.7	2.8***
PEF (mg·cm ⁻²)	4.3 ± 0.4	2.0 ± 0.4	2.3***

especies muestran un ajuste osmótico significativo que resulto ser algo mayor en *M. minutiflora*. Por su parte el peso específico foliar fué significativamente mayor en *T. plumosus* (Tabla 1).

Estos resultados indican una respuesta diferencial de estas especies al stress hídrico cuando se someten a una desecación lenta como ocurre en condiciones de campo. Esto parece ser consecuencia de diferencias en la anatomía foliar que incide sobre el volúmen y partición de agua en el tejido foliar, la elasticidad de dicho tejido, y la conductancia estomática.

Las dos primeras características parecen ser las responsables de la capacidad de *M. minutiflora* de posponer la pérdida de turgor hasta valores relativamente más bajos de agua y potencial hídrico foliar. Sin embargo, en una escala temporal, esta pérdida de turgor y de la capacidad de crecimiento ocurre también más rápidamente en *M. minutiflora* como consecuencia de su mayor conductancia estomática y área foliar.

Por otra parte, *T. plumosus* presenta una mayor pendiente en la relación potencial hídrico/contenido relativo de agua que posiblemente sea debida a su menor elasticidad foliar causada por una mayor proporción de tejido foliar lignificado (Baruch et al., 1985, ver más adelante). Por otra parte, en una escala temporal, *T. plumosus* pierde el turgor más tarde que la especie introducida. Esto puede ser consecuencia de una mayor efectividad en el control estomático, a menor área foliar, y a que pequeños cambios en el volúmen de agua celular promueven cambios relativamente grandes en el potencial hídrico foliar. Una respuesta similar fué encontrada para un grupo de gramíneas de ambientes secos (Maxwell & Redman, 1978), y esta

característica es considerada como indicadora de resistencia a la sequía (Jones et al., 1981).

La magnitud del ajuste osmótico en ambas especies se encuentra dentro del rango reportado para gramíneas sometidas a un stress hídrico moderado (Jones & Turner, 1978; Morgan, 1980; Wilson et al., 1980). El ajuste osmótico es de corta duración ya que solo siete días después del riego el potencial osmótico regresa a los valores de pre-stress. Se ha propuesto que la importancia del ajuste osmótico consiste en mantener un turgor positivo a potenciales hídricos bajos permitiendo así cierto grado de apertura estomática y de crecimiento foliar (Ludlow, 1980). Sin embargo, el significado ecológico del ajuste osmótico se ha puesto en duda ya que se ha demostrado que el mismo solo puede mantener el turgor foliar positivo por unos cuantos días más en la sequía (Wilson & Ludlow, 1983). Por esta razón, en climas con una larga estación de sequía, el ajuste osmótico solo tendría un valor relativo como mecanismo de resistencia a la sequía. En otro tipo de clima donde los periodos de sequía son relativamente cortos y la precipitación es variable (como podría ser considerado el de las sabanas de la Cordillera de la Costa), unos cuantos días adicionales de turgor positivo y de crecimiento pueden resultar de importancia en la competencia interespecífica.

Relacionando estos resultados con la realidad de campo tenemos que se confirman las mayores tasas de crecimiento para *M. minutiflora* bajo condiciones adecuadas de suministro de agua y la mayor resistencia a la desecación prolongada en *T. plumosus*. Estas quizás sean las causas por las que *M. minutiflora* no se encuentre en los llanos venezolanos donde la estación de sequía es más larga

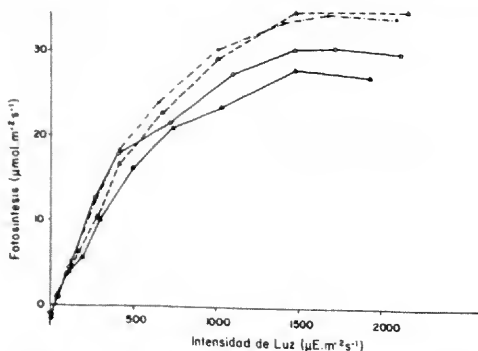


FIGURA 5. Relación entre la fotosíntesis neta y intensidad de luz (PFD). Δ = *H. rufa*, \bullet = *M. minutiflora*, \blacktriangle = *T. plumosus* (Calabozo), \circ = *T. plumosus* (Volcán).

y severa que en la Cordillera de la Costa y por la que *T. plumosus* sobrevive en las sabanas más secas en Venezuela.

Una de las razones propuestas para explicar la mayor tasa de crecimiento de las especies de gramíneas introducidas es su mayor capacidad de asimilación de carbono. Aquí se evalúan las respuestas fotosintéticas de algunas especies introducidas y nativas para determinar si estas pueden explicar las diferencias en las tasas de crecimiento potencial y las diferencias en distribución geográfica de algunas de las especies.

Se emplearon dos gramíneas introducidas, *H. rufa* y *M. minutiflora*. La primera se encuentra en los llanos de Venezuela donde está invadiendo grandes áreas y desplazando a la vegetación nativa de los mejores suelos. *Melinis minutiflora* se encuentra por encima de los 600 m, y sus características ya fueron presentadas. Las gramíneas nativas empleadas fueron dos poblaciones de *T. plumosus* (una de los llanos de Calabozo ca. 100 m y la otra de la Cordillera de la Costa ca. 1,200 m). Estas plantas se establecieron en grandes recipientes cilíndricos en cámaras de crecimiento (temperatura del aire = 30°C/25°C, humedad relativa = 50%/90%, día/noche; densidad de flujo fotónico fotosintéticamente activo = 450 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Las determinaciones de intercambio gaseoso se realizaron en un sistema abierto con dos cámaras foliares a 31–32°C, 1,500–1,600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ densidad de flujo fotónico y 1–1.2 KPa de diferencia de presión de vapor de agua entre la hoja y el medio. El potencial hídrico foliar

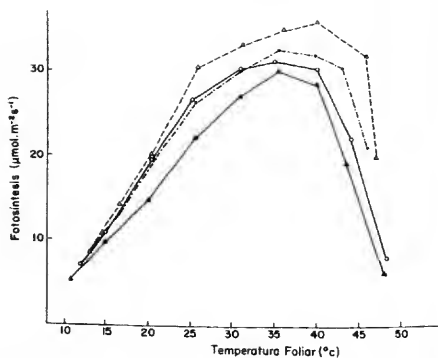


FIGURA 6. Relación entre la fotosíntesis neta (P_n) y la temperatura foliar. Δ = *H. rufa*, \bullet = *M. minutiflora*, \blacktriangle = *T. plumosus* (Calabozo), \circ = *T. plumosus* (Volcán).

fue medido con una bomba de presión. Otros detalles sobre el cultivo y los experimentos se encuentran en Baruch et al. (1985). En las hojas sometidas a las mediciones se determinó la concentración de nitrógeno, fósforo, y potasio así como el peso específico foliar y la proporción de los diversos tejidos foliares en secciones transversales de hojas.

Las respuestas de todas las especies a la intensidad luminosa y a la temperatura son características de las gramíneas C4 tropicales (Ludlow & Wilson, 1971). Sin embargo, las dos especies introducidas presentaron valores entre 10 y 15% mayores que las poblaciones de la especie nativa (Figs. 5, 6). Las diferencias de respuesta térmica entre las plantas estudiadas son pequeñas y, posiblemente, permiten explicar solo parcialmente las mayores tasas de crecimiento de las especies introducidas.

La conductancia estomática es un 50% mayor en las especies introducidas y esta diferencia se mantiene a lo largo de un amplio gradiente de humedad ambiental (Fig. 7).

El contenido de nutrientes foliares resultó ser significativamente mayor en las especies introducidas mientras que el peso específico foliar es mayor en *T. plumosus* (Tabla 2). Debido a los efectos opuestos de la concentración de nitrógeno y peso específico foliar en la determinación de la eficiencia de uso de nitrógeno ($P_n/\text{PEF}\cdot[\text{N}]$), este parámetro resultó ser solo un 20–25% menor en las poblaciones de la especie nativa que en las especies introducidas (Tabla 2). En el campo, la concen-

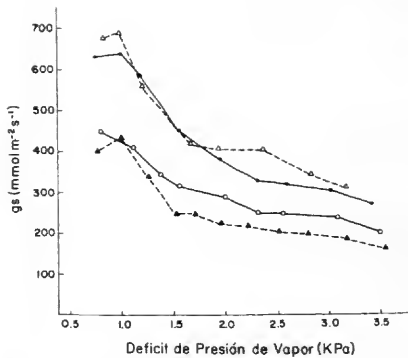


FIGURA 7. Influencia de la diferencia de presión de vapor sobre la conductancia estomática (gs). Δ = *H. rufa*, \bullet = *M. minutiflora*, \blacktriangle = *T. plumosus* (Calabozo), \circ = *T. plumosus* (Volcán).

tración de nitrógeno foliar en *T. plumosus* es todavía menor (Medina et al., 1977), lo que permite explicar los bajos valores de asimilación de carbono que han sido reportados (San José & García, 1981). El alto peso específico foliar de *T. plumosus* se debe a su mayor proporción de tejido no fotosintético compuesto por epidermis, esclerénquima, y elementos vasculares (Tabla 2).

El déficit hídrico afecta más marcadamente la asimilación de carbono en las especies introducidas que a las poblaciones de *T. plumosus* (Fig. 8) en las cuales la fotosíntesis se interrumpe valores entre 1.5 y 2.5 MPa menores que en las especies introducidas. Esto confirma los resultados obtenidos en el campo e invernadero sobre la mayor resistencia a la desecación de *T. plumosus*.

En conclusión, los resultados de este trabajo

indican que las dos especies introducidas poseen tasas fotosintéticas superiores, mayor temperatura óptima para la fotosíntesis, y una mayor concentración de nutrientes foliares cuando se comparan con *T. plumosus*. Juntas, estas características permiten explicar parcialmente las mayores tasas de crecimiento de las especies introducidas bajo condiciones óptimas de suministro de agua y nutrientes. Por otra parte, las mayores tasas fotosintéticas de las poblaciones de *T. plumosus* bajo condiciones de escasez de agua y su menor concentración de nutrientes foliares permiten explicar, también parcialmente, sus menores tasas de crecimiento y permanencia en ambientes con suelos infértiles y con una larga estación de sequía.

La determinación de las relaciones hídricas bajo condiciones de campo se llevó a cabo en la Estación Biológica de Los Llanos a 10 km de la ciudad de Calabozo. Las mediciones se realizaron entre 1985 y 1986 cubriéndose dos estaciones de sequía y dos de lluvias aunque no con la misma intensidad de muestreo. Entre otras mediciones de campo se determinaron las curvas de presión/volumen siguiendo la técnica de Wilson et al. (1979). Antes del amanecer se colectaron las hojas más jóvenes completamente desarrolladas y se llevaron al laboratorio para su hidratación en un ambiente saturado. En cada salida de campo se realizaron entre 3 y 4 curvas por especie y los resultados se analizaron mediante un programa de computación escrito en BASIC para una microcomputadora Hewlett-Packard 86B (Gómez, 1986). De allí se determinó el potencial osmótico a pleno turgor (PI100), el porcentaje de agua apoplástica (B) y la relación entre el peso túrgido y peso seco foliar

TABLA 2. Concentración de nutrientes foliares (% de peso seco), peso específico foliar (PEF), eficiencia en el uso de nitrógeno (EUN), y porcentaje de tejido foliar no fotosintético en las especies introducidas y en las dos poblaciones de *T. plumosus*. Los promedios representan 5-10 replicados excepto para la eficiencia de uso de nitrógeno de *T. plumosus* de Calabozo, donde se realizaron tres replicados.

	<i>H. rufa</i>	<i>M. minutiflora</i>	<i>T. plumosus</i>	
			Calabozo	Volcán
Concentración N (%)	2.74 ± 0.04	3.09 ± 0.08	2.02 ± 0.04	1.62 ± 0.09
Concentración P (%)	0.18 ± 0.01	0.20 ± 0.01	0.15 ± 0.04	0.11 ± 0.04
Concentración K (%)	1.96 ± 0.09	2.13 ± 0.13	1.41 ± 0.06	1.21 ± 0.08
PEF (g·m ⁻²)	29 ± 0.7	26 ± 0.7	47 ± 2.0	49 ± 2.0
EUN (μmol·gN ⁻¹ ·s ⁻¹)	40.3 ± 1.4	38.0 ± 1.2	29.6 ± 1.1	31.8 ± 2.6
Tejido no fotosintético (%)	47	43	61	—

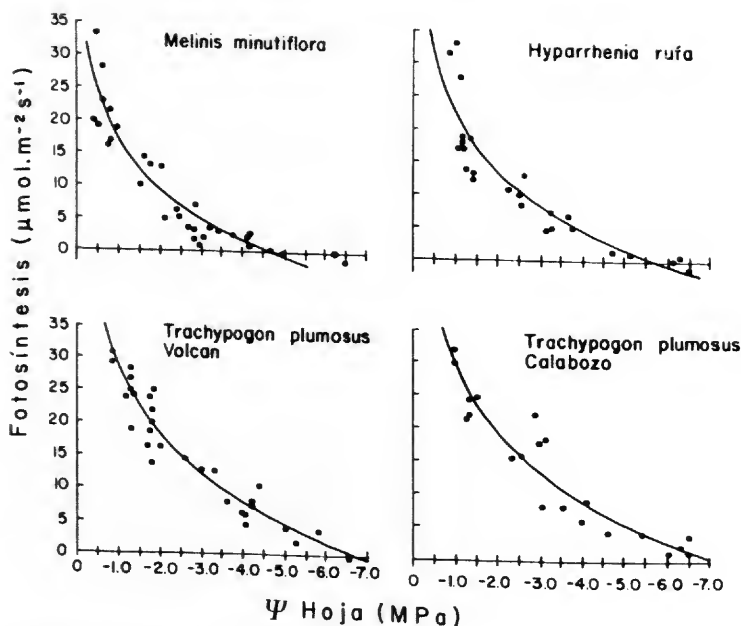


FIGURA 8. Influencia del potencial hídrico foliar (ψ) sobre la tasa de fotosíntesis neta (P_n) en las especies introducidas y en las dos poblaciones de la especie nativa. La duración del ciclo de deshidratación fué de 16-40 días.

(PT/PS). En el campo se midió el potencial hídrico foliar y la conductancia estomática en ciclos diarios mediante una bomba de presión y un porómetro de difusión de estado estacionario, respectivamente. Se presentan los valores máximos y mínimos alcanzados en cada muestreo. El peso específico foliar también fué medido y se reportan los resultados para *H. rufa* y *T. plumosus* únicamente.

La Estación Biológica de Los Llanos ha estado protegida de la quema por unos 20 años aproximadamente. La invasión de la sabana por *H. rufa* es particularmente notoria. En este caso no es posible invocar el fuego como factor perturbador que abre la sabana nativa para la introducción de las especies introducidas. Sin embargo, esta invasión ocurre, pero solo en los suelos más profundos ya que en las áreas donde la coraza de plintita (arrecife) está cerca de la superficie o aflorando, se mantiene la comunidad natural donde *T. plumosus* es uno de los elementos florísticos dominantes. En este trabajo, las dos especies estudiadas se encontraban sobre el mismo sustrato "normal" no plintítico de la sabana. En esta zona de los llanos

la precipitación es fuertemente estacional con un promedio de unos 1,500 mm anuales entre los meses de mayo y noviembre. Hacia el final de la estación seca, en los meses de marzo y abril, las hojas de *H. rufa* se encuentran completamente secas mientras que *T. plumosus* mantiene aún una buena cantidad de hojas verdes.

La conductancia estomática siempre es mayor en *H. rufa* tanto para los máximos como para los mínimos valores medidos (Fig. 9). La disminución de la conductancia estomática hacia la estación de sequía es más gradual en *T. plumosus*, en cual no llega a cerrar sus estomas por lo que es de esperar cierto grado de asimilación de carbono aún durante la época más seca del año. En *H. rufa* algunas hojas pequeñas en las base de la planta permanecen verdes y es de esperar algún balance positivo en la asimilación de carbono.

Los máximos potenciales hídricos ocurren antes del amanecer, y tienden a ser similares en las dos especies. Este parámetro no descendió a menos de -0.5 MPa en la estación seca de 1986 (Fig. 10). Comparaciones con un valor de la estación seca

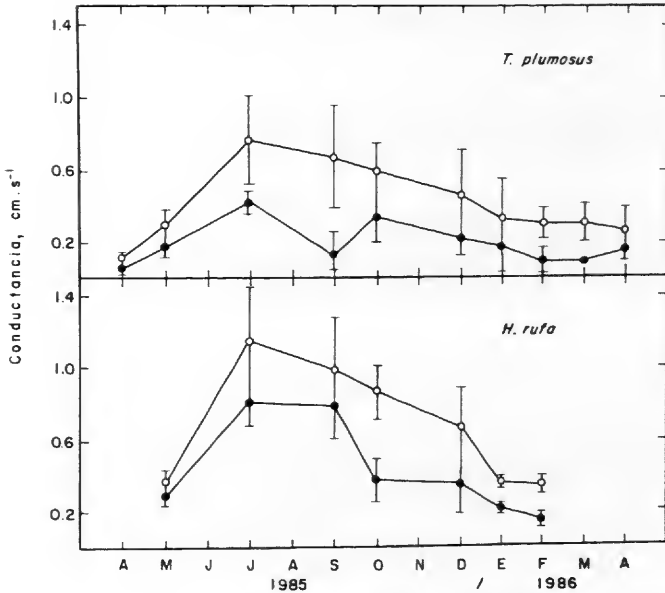


FIGURA 9. Promedio y desviación standard de los valores máximos y mínimos de conductancia estomática obtenidos en las mediciones mensuales de campo sobre *H. rufa* y *T. plumosus*.

de 1985 y observaciones de campo permiten pensar que la estación de sequía de 1986 no fué severa. El potencial hídrico foliar mínimo fué significativamente menor en *T. plumosus*. Debido a que la conductancia estomática en ese mes (febrero, 1986) fué similar a la de *H. rufa*, es posible pensar en una mayor resistencia hidráulica al flujo de agua en las raíces de *T. plumosus*.

El peso específico foliar es mayor en *T. plumosus* a excepción de la temporada seca cuando los valores para *H. rufa* aumentan considerablemente (Fig. 11).

El potencial osmótico a pleno turgor (PI100) resultó ser mayor en *T. plumosus* durante todo el año pero esta diferencia con *H. rufa* es mayor durante la estación lluviosa (Tabla 3). En ambas especies se observa ajuste osmótico que tiende a ser mayor en *H. rufa*. Aquí también los valores de ajuste osmótico son similares a los reportados en la literatura. Este ajuste osmótico permite pensar que la apertura estomática observada en *T. plumosus* durante la estación seca pueda deberse a un ajuste estomático (Ludlow, 1980). El valor adaptativo de este ajuste es dudoso ya que la du-

ración de la estación seca en el llano es larga (ver más arriba).

El contenido de agua apoplástica (B) se mantiene alrededor de 20–25% sin variaciones significativas entre las especies ni entre las estaciones (Tabla 3). Estos valores se encuentran dentro del rango de los reportados para las gramíneas tropicales (Wilson et al., 1980). El cociente PT/PS permanece relativamente constante en *T. plumosus* mientras que en *H. rufa* disminuye notablemente durante la temporada de sequía (Tabla 3). Debido a que la disminución de este cociente indica la disminución de volumen de agua foliar, es posible que el ajuste osmótico observado en *H. rufa* sea causado parcialmente por un efecto de concentración de solutos celulares debido a cambios anatómicos. En *T. plumosus*, que no presenta cambios en el cociente PT/PS, es posible que el ajuste osmótico sea debido a una acumulación activa de solutos.

En conclusión, es posible distinguir dos tipos de respuesta a la prolongada sequía de los llanos. Por una parte, *H. rufa* parece presentar una combinación de estrategias de resistencia y evasión a la sequía evidenciados por un cierto grado de ajuste

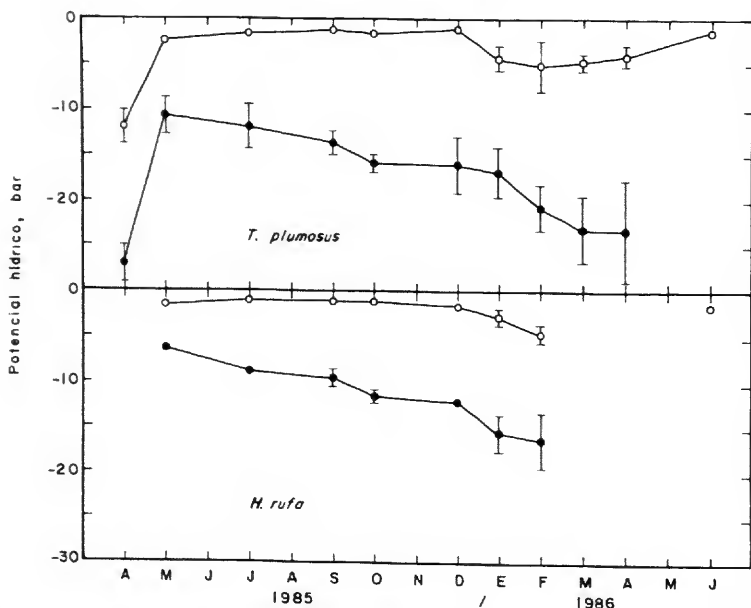


FIGURA 10. Promedio y desviación standard de los valores máximos y mínimos de potencial hídrico foliar obtenidos en las mediciones de campo mensuales sobre *H. rufa* y *T. plumosus*.

osmótico seguido por una senescencia de la masa foliar que ocurre bastante temprano en la estación de sequía. Por otra parte, *T. plumosus* parece responder a la desecación con ajuste osmótico, baja conductancia estomática, y posiblemente un mayor valor en el cociente raíz/vástago tal como fué reportado en la Cordillera de la Costa. Esto parece permitir que la especie nativa sobreviva la estación de sequía con cierto grado de actividad foliar.

A pesar de esta "ventaja" aparente de *T. plumosus*, las mayores tasas asimilatorias en *H. rufa*

durante la estación favorable del año, unidas a otras características de su sistema reproductivo y de repartición de recursos son posiblemente las causantes del éxito de *H. rufa* en los llanos de Venezuela.

CONCLUSIONES

Las mayores tasas de crecimiento potencial de las especies introducidas explican en parte su rápido establecimiento después de la perturbación y

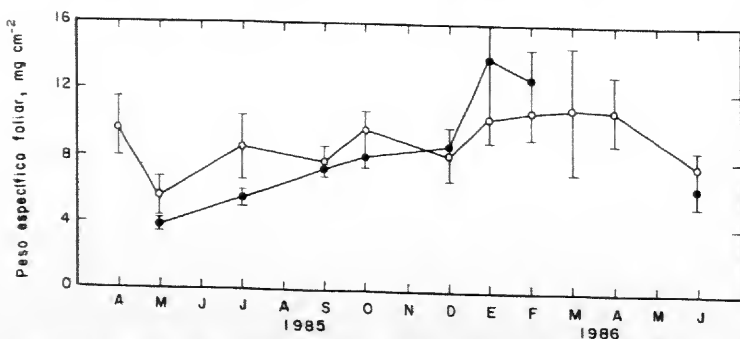


FIGURA 11. Promedio y desviación standard del peso específico foliar obtenido en las mediciones mensuales de campo sobre *H. rufa* (●) y *T. plumosus* (○).

su capacidad de competencia y desplazamiento de las especies nativas en los habitats más favorables del gradiente altitudinal de las sabanas entre los llanos y la Cordillera de la Costa. Estas mayores tasas de crecimiento pueden causar una recuperación más rápida de las especies introducidas luego de una perturbación como el fuego, por ejemplo. Sin embargo, esto último está por demostrar. Por otra parte, las especies introducidas presentan algunas características que las colocan en desventaja relativa al ser comparadas con *T. plumosus* en los habitats menos favorables: presentan un cociente raíz/vástago menor, pierden más área foliar durante la estación de sequía, son más sensibles a los déficits hídricos, presentan mayores conductancias estomáticas, y mayores concentraciones de nutrientes foliares. Como ejemplo está el caso de *M. minutiflora* que desplaza a *T. plumosus* en las sabanas altas de la Cordillera de la Costa pero no en las sabanas bajas de los llanos donde la estación de sequía es más larga y severa y los suelos son menos fértiles.

En contraste, *T. plumosus* posiblemente se vea favorecido en aquellos habitats más secos e infértiles y por lo tanto resiste la invasión de las especies introducidas debido a que posee una concentración foliar de nutrientes reducida, mayores tasas de asimilación de carbono a potenciales hídricos bajos, mayor proporción de raíces, mayor proporción de hojas verdes durante la estación de sequía, menor descenso del volumen de agua foliar por unidad de potencial hídrico (lo que indica una mayor tolerancia a la deshidratación), y tasas de crecimiento menores. Las principales características adaptativas de *T. plumosus* a los habitats infértiles parecen ser sus bajas tasas de crecimiento y las bajas concentraciones de nutrientes. Se ha propuesto que estas características demandan menos de los nutrientes del suelo y permiten una utilización más eficiente de los nutrientes.

Hyparrhenia rufa presenta un mayor óptimo térmico para la fotosíntesis y mayores tasas fotosintéticas a temperaturas supra-óptimas que *M. minutiflora*. También, mantiene tasas positivas de asimilación de carbono a potenciales hídricos menores que *M. minutiflora*. Estas características permiten explicar parcialmente porque es *H. rufa* y no *M. minutiflora* la especie introducida que desplaza a *T. plumosus* en los llanos de Venezuela.

Los resultados que se presentaron permiten explicar en parte algunas de las relaciones de com-

TABLA 3. Potencial osmótico a pleno turgor (Ψ_{100}), porcentaje de agua apoplástica (B), y cociente de peso túrgido/peso seco (PT/PS) en *H. rufa* y *T. Plumosus* en 1985 y 1986. Los promedios corresponden a 3-4 curvas presión volumen.

	Estación húmeda		Transición		Estación seca		Estación húmeda	
	(sep. 85)		(dic. 85)		(feb. 86)		(jun. 86)	
	<i>H. rufa</i>	<i>T. plumosus</i>	<i>H. rufa</i>	<i>T. plumosus</i>	<i>H. rufa</i>	<i>T. plumosus</i>	<i>H. rufa</i>	<i>T. plumosus</i>
Ψ_{100} (MPa)	-10.8 ± 0.9	-16.0 ± 0.3	-14.5 ± 0.9	-16.6 ± 1.7	-19.4 ± 2.9	-20.7 ± 1.7	-13.0 ± 0.7	-16.2 ± 0.5
B (%)	31.8 ± 4.5	28.5 ± 8.9	18.4 ± 6.7	25.6 ± 14.2	18.4	23.6 ± 4.3	20.7 ± 0.1	22.1 ± 2.9
PT/PS	3.12 ± 0.06	2.40 ± 0.15	2.47 ± 0.10	2.37 ± 0.08	2.18	2.18 ± 0.07	2.86 ± 0.14	2.54 ± 0.07

potencia y desplazamiento entre gramíneas nativas e introducidas. Sin embargo, son necesarios estudios de tipo poblacional y reproductivo para obtener una visión más completa de la dinámica vegetal en las sabanas en Venezuela y los Neotrópicos en general.

LITERATURA

- BAKER, N. G. 1978. Invasión and replacement in Califormian and neotropical grasslands. Pp. 368-384 in J. R. Wilson (editor), *Plant Relations in Pastures*. CSIRO, Melbourne.
- BARUCH, Z. 1984. Análisis de la vegetación sabanera de la Cordillera de la Costa. Informe Final Proyecto S1-1135. CONICIT, Caracas.
- , M. M. LUDLOW & R. DAVIS. 1985. Photosynthetic responses of native and introduced C4 grasses from Venezuelan savanas. *Oecologia* 67: 388-393.
- CABRERA, M. & Z. BARUCH. 1984. Growth responses to watering regimes in native and introduced pasture grasses from the derived savannas of the Coastal Cordillera (Venezuela). Report of Project S1-1135. CONICIT, Caracas.
- CÓMEZ, J. 1986. Un programa en BASIC para graficar y calcular los parámetros derivados de las curvas presión/volumen. Univ. Simón Bolívar, Caracas.
- HERNÁNDEZ, A. B. 1982. Fenología y repartición de biomasa en gramíneas nativas e introducidas: *Axonopus pulcher* (Nees) Kuhl. y *Melinis minutiflora* Beauv. Trabajo Especial de Grado. Univ. Simón Bolívar, Caracas.
- , G. MONTILLA & Z. BARUCH. 1984. Fenología y repartición de biomasa en gramíneas nativas e introducidas en la Cordillera de la Costa. Reporte Final del Proyecto S1-1135. CONICIT, Caracas.
- JONES, M. M. & N. C. TURNER. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 61: 122-126.
- , N. C. TURNER & C. B. OSMOND. 1981. Mechanisms of drought resistance. Pp. 15-37 in L. G. Paleg & D. Aspinall (editors), *The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*. Academic Press, Sydney.
- LUDLOW, M. M. 1980. Adaptive significance of stomatal responses to water stress. Pp. 123-138 in N. C. Turner & P. J. Kramer (editors), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. Wiley & Sons, New York.
- & G. L. WILSON. 1971. Photosynthesis of tropical pasture plants. I.—Illuminance, carbon dioxide concentration, leaf temperature and leaf-air vapor pressure difference. *Austral. J. Biol. Sci.* 24: 449-470.
- MAXWELL, J. O. & R. E. REDMAN. 1978. Leaf water potential, component potentials and relative water content in a xeric grass *Agropyron dasystachyum* (Hook.) Scribn. *Oecologia* 35: 277-284.
- MEDINA, E., A. MENDOZA & R. MONTES. 1977. Balance nutricional y producción de materia orgánica en las sabanas de *Trachypogon* de Calabozo. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 134: 101-120.
- MONTILLA, G. 1982. Fenología repartición de biomasa en gramíneas nativas e introducidas. Caso de *Trachypogon plumosus* y *Panicum maximum*. Trabajo Especial de Grado. Univ. Simón Bolívar, Caracas.
- MORGAN, J. M. 1980. Differences in adaptation to water stress within crop species. Pp. 369-382 in N. C. Turner & P. J. Kramer (editors), *Adaptations of Plants to Water and High Temperature Stress*. Wiley & Sons, New York.
- PARSONS, J. J. 1972. Spread of African pasture grasses to the American tropics. *J. Range Managem.* 25: 12-17.
- SAN JOSÉ, J. J. & M. J. GARCÍA. 1981. Factores ecológicos operacionales en la producción de materia orgánica de las sabanas de *Trachypogon*. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 139: 347-374.
- VARESCHI, V. 1969. Las sabanas del Valle de Caracas. *En: Ecología Vegetal-Fauna. Estudio de Caracas I*. Biblioteca Univ. Central de Venezuela, Caracas.
- WILSON, J. R. & M. M. LUDLOW. 1983. Time trends for change in osmotic adjustment and water relations of leaves of *Cenchrus ciliaris* during and after water stress. *Austral. J. Pl. Physiol.* 10: 15-24.
- , M. J. FISHER & E. D. SCHULZE. 1980. Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species. *Austral. J. Pl. Physiol.* 7: 207-220.
- , M. J. FISHER, E. D. SCHULZE, G. R. DOLBY & M. M. LUDLOW. 1979. Comparison between pressure-volume and dewpoint hygrometry techniques for determining the water relations characteristics of grass and legume leaves. *Oecologia* 71: 77-88.

MANTENIMIENTO DE TURGOR EN ESPECIES LEÑOSAS TROPICALES: UN MODELO BASADO EN CAMBIOS ESTACIONALES DE OSMOLARIDAD Y ELASTICIDAD¹

G. Goldstein, F. Rada, A. Orozco,
M. Montilla, O. Zabala,
J. Cavalier, y A. Azócar²

RESUMEN

El presente trabajo se plantea como objetivo determinar algunos de los mecanismos que le permiten a las plantas dominantes de diferentes ecosistemas tropicales, mantener un balance hídrico favorable durante los períodos de baja disponibilidad de agua en el suelo. Para tal fin utilizamos un modelo en el cual se incluyen solamente propiedades fisiológicas vinculadas a: (i) la capacidad de osmoregulación y (ii) el grado de elasticidad de las paredes celulares de los tejidos foliares. Para validar las predicciones del modelo se utilizaron 24 especies perennifolias que crecen en distintos ambientes tropicales. Los cambios simultáneos en las dos variables utilizadas en el modelo, produjeron los siguientes patrones de variación en los tejidos foliares durante la época seca: 1) disminución del potencial osmótico y aumento de la elasticidad; 2) disminución del potencial osmótico y aumento de la rigidez; 3) disminución del potencial osmótico sin cambios en el módulo de elasticidad; 4) aumento en la rigidez sin ajuste osmótico; 5) aumento en la elasticidad sin cambios en el potencial osmótico; 6) no se producen cambios en osmolaridad ni en elasticidad. Se discuten los ambientes en los cuales estos patrones de variación serían exitosos tomando como base las plantas de los diferentes ecosistemas analizados: manglares, ambientes de climas semiáridos, sabanas, bosques nublados, y alta montaña.

ENGLISH SUMMARY

The objective of this work is to determine some of the mechanisms that permit the dominant plants of different tropical ecosystems to maintain a favorable water balance during periods of low availability of soil water. For this we employ a model in which only physiological properties are included: (i) the capacity of osmoregulation and (ii) the level of elasticity of the cell walls in the foliar tissues. To validate the predictions of the model, 24 evergreen species that grow in distinct tropical environments were used. The simultaneous changes in the two variables used in the model produced the following patterns of variation in the foliar tissues during the dry season: 1) decrease of the osmotic potential and increase of elasticity; 2) decrease of the osmotic potential and increase of the rigidity; 3) decrease of the osmotic potential without changes in the modulus of elasticity; 4) increase in the rigidity without changes in the osmotic potential; 5) increase in elasticity without changes in the osmotic potential; 6) changes not produced in osmolarity nor in elasticity. The environments in which those patterns of variation would be successful are discussed taking as a base the plants of the different analyzed ecosystems: mangrove stands, semiarid climates, savannas, cloud forests, and high-altitude vegetation.

Las plantas de muchos ecosistemas tropicales están generalmente sujetas a déficits hídricos estacionales debido a la disminución progresiva de la disponibilidad de agua en el suelo (Medina, 1982,

1983). Las causas que determinan estos déficits hídricos tienen orígenes diferentes. Así por ejemplo, la sequía puede estar determinada por la disminución de las precipitaciones, lo cual produce des-

¹ La asistencia de G. Goldstein al IV Congreso Latinoamericano de Botánica ha sido posible gracias a la generosa ayuda del World Wildlife Fund, proyecto N° 6000. Esta investigación fue financiada por la Universidad de Los Andes (CDCHT) proyectos N° C-179-81, C-290-86 y por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas a través del proyecto: *Processes and adaptaciones de plantas de ecosistemas tropicales con climas contrastantes y el proyecto N° 86000797.*

² All authors: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

censo significativos del potencial hídrico del agua del suelo, como es el caso de las sabanas tropicales estacionales. Hay también otros determinantes de déficits hídricos estacionales, no tan frecuentes como el anterior, como el aumento de la frecuencia de heladas en ambientes de las altas montañas tropicales y el aumento en las concentraciones de sales en el agua intersticial de manglares costeros.

El presente trabajo se plantea como objetivo determinar algunos de los mecanismos que le permiten a las plantas dominantes de diferentes ecosistemas tropicales mantener un balance hídrico favorable durante los períodos de baja disponibilidad de agua en el suelo. Para tal fin utilizamos un modelo en el cual se incluyen solamente propiedades fisiológicas vinculadas con la capacidad de osmoregulación y al grado de elasticidad de las paredes celulares de los tejidos foliares. Otras propiedades que afectan la economía de agua de las plantas (por ejemplo, las características fisiológicas y anatómicas del sistema radicular, la eficiencia en el transporte de agua del sistema vascular, y el tipo de metabolismo fotosintético y comportamiento estomático) no serán consideradas. Se restringe el análisis, también, a especies perennifolias que mantienen una porción de la superficie de intercambio gaseoso durante gran parte de la estación seca. Para validar las predicciones del modelo se utilizan 24 especies perennifolias (Tabla 1) que crecen en distintos tipos de ambientes tropicales: manglares, arbustales de climas semiáridos, sabanas, bosques nublados y ecosistemas de alta montaña sujetos a heladas frecuentes.

CONSIDERACIONES PREVIAS

Para que una planta vascular pueda mantener un balance hídrico favorable es necesario:

a. Que las hojas tengan un suministro de agua adecuado durante gran parte del día para reemplazar las pérdidas por transpiración. Para ello las plantas tienen que mantener un gradiente de potenciales hídricos a lo largo del continuo suelo-planta, en donde los potenciales hídricos foliares (ψ_s) son más negativos que los del agua en el suelo (ψ_r) o en la raíz. Para describir la circulación de agua desde el suelo hasta la atmósfera, pasando por las distintas partes de la planta, se usa generalmente el siguiente modelo de flujo estacionario (Elfving et al., 1972; Kaufmann, 1975)

$$E = \frac{\psi_s - \psi_r}{\sum_{i=1}^n R_i}$$

donde E es el flujo de agua que circula desde el suelo hasta las hojas, $\psi_s - \psi_r$ es el gradiente de potenciales hídricos entre el suelo y las hojas, y

$\sum_{i=1}^n R_i$ es la sumatoria de resistencias que el agua encuentra en su recorrido. Este modelo muy simple de series catenarias, sin embargo, describe adecuadamente las características hidráulicas del sistema de conducción de las plantas y predice que para que haya flujo tiene que haber un gradiente de potenciales hídricos, es decir, el potencial del agua en las hojas tiene que ser en valor absoluto mayor que el del agua en el suelo.

b. Mantener valores de turgor significativamente positivos en los células de los tejidos foliares. Las células de las plantas se comportan como osmómetros con un compartimiento interno (el protoplasto) encerrado por una membrana semipermeable la cual es permeable al agua pero impermeable a algunos solutos. Otra característica importante de las células de las plantas es que éstas están encapsuladas por una pared celular relativamente rígida que resiste la expansión producida por cambios de volumen de agua intracelular.

Los componentes más importantes del potencial hídrico celular, relevantes en este trabajo, son el potencial osmótico y el potencial de turgor. El potencial osmótico, puede ser descrito en una primera aproximación, por la relación de Van't Hoff:

$$\psi_x = -RTC$$

en donde ψ_x es el potencial osmótico y C es la concentración de solutos expresada como moles por unidad de volumen de solvente (Nobel, 1974). Según ésta ecuación, el potencial osmótico disminuye cuando aumenta la concentración de solutos. El potencial de turgor es una función de las propiedades estructurales de las paredes de las células y del volumen de agua interno. A mayores contenidos relativos de humedad el potencial de turgor tiende a ser mayor.

RELACIONES OSMÓTICAS

Muchas especies tienen la capacidad de experimentar ajustes osmóticos cuando son sometidas a

TABLA 1. Especies utilizadas en el análisis de correlación y de componentes principales. Se indica el tipo de ambiente al que pertenecen y el número de identificación.

Ecosistemas	Especies
Selvas y bosques montanos nublados	<i>Inga edulis</i> (1)
	<i>Coffea arabica</i> (2)
	<i>Phthirusa pyrifolia-Coffea</i> (3)
	<i>Phthirusa pyrifolia-Inga</i> (4)
	<i>Coccoloba coronata</i> (20)
	<i>Guapira fragrans</i> (21)
	<i>Ardicia cuneata</i> (22)
Paramo	<i>Espeletia timotensis</i> (J) (5)
	<i>Espeletia spicata</i> (J) (6)
	<i>Espeletia moritziana</i> (J) (7)
	<i>Polylepis sericea</i> (23)
	<i>Espeletia spicata</i> (A) (24)
Sabana estacional	<i>Curatella americana</i> (8)
	<i>Byrsonima crassifolia</i> (9)
	<i>Genipa caruto</i> (18)
	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (19)
Arbustal espinoso	<i>Prosopis juliflora</i> (10)
	<i>Acacia tortuosa</i> (11)
	<i>Pereskia guamacho</i> (12)
Manglares costeros	<i>Rhizophora mangle</i> (13)
	<i>Conocarpus erectus</i> (14)
	<i>Coccoloba uvifera</i> (15)
	<i>Phthirusa maritima-Coccoloba</i> (16)
	<i>Phthirusa maritima-Conocarpus</i> (17)

Nota: (J) estadio juvenil, (A) estadio adulto.

sequías de cierta duración e intensidad. El ajuste osmótico se produce como consecuencia de un aumento en la concentración de solutos osmóticamente activos (Tyree & Hammel, 1972; Turner & Jones, 1980). Esta acumulación neta de solutos en el simplasma, el cual es un proceso activo y por lo tanto requiere energía, se ha confundido muchas veces con un aumento relativo en la cantidad de solutos como resultado de la pérdida de agua. La habilidad para distinguir entre estos dos mecanismos, que disminuyen el potencial osmótico de los tejidos, es importante para determinar los costos energéticos relacionados con el mantenimiento de turgor (Meinzer et al., 1986). Se ha sugerido que el proceso de cambios osmóticos activos es un mecanismo que tiende a promover el mantenimiento de turgor y, por lo tanto, puede ser considerado como una adaptación para prevenir el cierre de los estomas y la cesación del crecimiento

y de otras importantes actividades fisiológicas de la planta (Hsiao et al., 1976).

Para determinar la capacidad de osmoregulación de tejidos vegetales se utiliza generalmente el potencial osmótico a plena saturación (ψ_s^{100}) y con menos frecuencia el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (ψ_s^0), ambos parámetros se estiman mediante técnicas de curvas presión-volumen (Tyree & Hammel, 1972; Tyree & Richter, 1981). Valores más negativos en cualquiera de estos componentes durante el período de sequía, se consideran como una medida de la habilidad de la planta para ajustarse osmóticamente y por lo tanto mantener parcialmente el turgor de sus tejidos.

Las especies difieren en los potenciales osmóticos promedio de sus tejidos foliares; aquellas que crecen en ambientes más secos tienden a tener un potencial osmótico más negativo, lo cual les permite

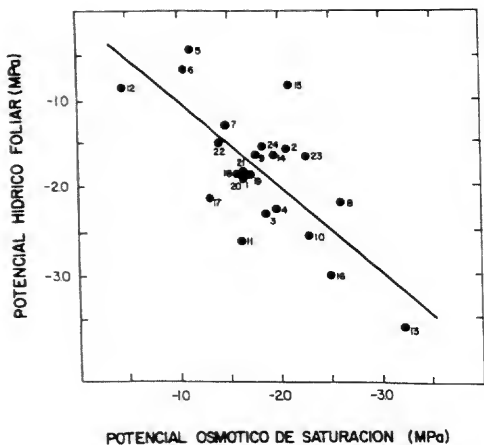


FIGURA 1. Relación entre el potencial hídrico foliar mínimo (ψ_i^{\min}) y el potencial osmótico de saturación (ψ_s^{100}), determinado mediante curvas presión-volumen, para 24 especies tropicales perennifolias. La ecuación de la regresión lineal es: $\psi_i^{\min} = 0.92 \cdot \psi_s^{100} - 0.143$, $r = 0.72$. Cada número representa una especie diferente cuya identificación aparece en la Tabla 1.

obtener un suministro de agua adecuado, particularmente durante los períodos de baja disponibilidad de agua en el suelo. La Figura 1 muestra la relación entre el potencial hídrico foliar mínimo (ψ_i^{\min}) medido durante el período del día de máxima demanda evaporativa, y el potencial osmótico de saturación (ψ_s^{100}) de las 24 especies estudiadas. La correlación entre estas dos variables es estadísticamente significativa; a pesar de esto, no se detecta una total proporcionalidad entre la disminución del ψ_i^{\min} y el ψ_s^{100} , y además el grado de dispersión es relativamente alto. Estos resultados sugieren que deben haber otras propiedades del tejido foliar que juegan un papel importante en la regulación y mantenimiento de un balance hídrico favorable.

MÓDULO DE ELASTICIDAD

El grado de elasticidad o rigidez de las paredes celulares depende de las propiedades estructurales de los tejidos y de las paredes de las células individuales. Las diferencias en el grado de elasticidad de los tejidos son parcialmente responsables de la forma y magnitud con que el potencial de turgor cambia como resultado de cambios en el contenido relativo de humedad de los mismos (Zimmermann,

1978). En un tejido elástico, las células se encogen rápidamente con la pérdida de agua, lo que resulta en una lenta disminución de turgor ante la pérdida de un volumen dado de agua. Comparativamente, para un valor particular de potencial hídrico, un tejido con paredes más elásticas tiene menor contenido relativo de humedad, potenciales osmóticos más negativos, y por lo tanto, potenciales de turgor más altos.

Un buen estimador del grado de elasticidad-rigidez de las paredes celulares de un tejido es el módulo de elasticidad (Tyree & Jarvis, 1982)

$$\epsilon = \frac{\delta P v}{\delta v}$$

donde ϵ es el parámetro de proporcionalidad entre los cambios observados en el potencial de turgor (P) y los cambios en el volumen de agua simplásmica ($\delta v/v$). Cuanto más elásticas son las paredes de las células, menor es el valor de ϵ .

Los valores del módulo de elasticidad, sin embargo, no permanecen constantes durante la vida útil de una hoja. El grado de elasticidad puede cambiar con la edad de la misma, o puede cambiar estacionalmente cuando se producen alteraciones en las condiciones ambientales (Roberts et al., 1981; Calkin & Percy, 1984). Un aumento de la elasticidad (menor ϵ) durante el período de sequía puede ayudar a mantener turgor en los tejidos foliares dado que a valores similares de contenidos relativos de humedad en la hoja, tejidos más elásticos van a promover potenciales de turgor relativamente más positivos que tejidos con paredes celulares más rígidas. Por otro lado, un aumento de rigidez (ϵ más alto) también puede ser beneficioso para promover un balance hídrico favorable. Altos ϵ pueden producir una gran diferencia entre el potencial hídrico foliar y el potencial del agua del suelo, con lo que aumentaría la eficiencia del proceso de absorción y transporte interno, con relativamente poca pérdida de agua por parte de la planta y sin tener que modificar significativamente su potencial osmótico (Bolaños & Longstreth, 1984).

CAMBIOS ESTACIONALES DE RELACIONES OSMÓTICAS Y ELASTICIDAD

Para formalizar el análisis de las propiedades de los tejidos foliares que influyen sobre la economía de agua de especies tropicales, utilizaremos un mo-

TABLA 2. Mecanismos de regulación basados en dos parámetros (ψ_x^{100} y ϵ).

Mecanismo	Especies
1) Disminución en ψ_x^{100} Disminución en ϵ	<i>Polylepis sericea</i>
2) Disminución en ψ_x^{100} Aumento en ϵ	<i>Rhizophora mangle</i> , <i>Conocarpus erectus</i> , <i>Coccoloba uvifera</i> , <i>Phthirusa maritima</i> (Coccoloba), <i>Phthirusa maritima</i> (Conocarpus) <i>Espeletia timotensis</i> (J), <i>Espeletia spicata</i> (A)
3) Disminución en ψ_x^{100} Constante ϵ	<i>Cochlospermum vitifolium</i> <i>Coffea arabica</i> <i>Espeletia spicata</i> (J), <i>Espeletia moritziana</i> (J) <i>Prosopis juliflora</i> , <i>Acacia tortuosa</i>
4) Constante ψ_x^{100} Aumento en ϵ	<i>Phthirusa pyrifolia</i> (Coffea)
5) Constante ψ_x^{100} Disminución en ϵ	<i>Inga edulis</i>
6) Constante ψ_x^{100} Constante ϵ	<i>Genipa caruto</i> , <i>Curatella americana</i> <i>Phthirusa pyrifolia</i> (Inga) <i>Pereskia guamacho</i>

Nota: (J) estadio juvenil, (A) estadio adulto.

delo en el cual: (1) el potencial osmótico puede permanecer constante o disminuir durante la época seca (el caso de un aumento del potencial osmótico durante el período seco no fué considerado, no sólo porque generalmente no ocurre en condiciones naturales, sino también porque ese fenómeno no juega ningún papel en el mantenimiento de una economía de agua favorable para la planta); y (2) el módulo de elasticidad puede permanecer constante, aumentar, o disminuir durante la sequía estacional. Los cambios simultáneos en las dos variables produjeron seis patrones de variación diferentes, los cuales se indican en la Tabla 2.

Los tipos de ambientes y la intensidad y duración de la sequía que favorecerían cada uno de los seis patrones de variación de osmolaridad y elasticidad obtenidos, así como las consecuencias para el mantenimiento de un balance hídrico favorable, decididos a través del modelo fueron:

Patrón 1: disminuye el potencial osmótico y aumenta la elasticidad. Estas características favorecerían el mantenimiento del turgor a bajos contenidos de agua foliar. Este patrón de variación de potencial osmótico y elasticidad sería uno de los más exitosos en ambientes con déficits hídricos prolongados. Sin embargo, una sola especie de las 24 estudiadas muestra aumentos de elasticidad con ajuste osmótico durante la época seca. Es probable

que un aumento de elasticidad tienda a compensar parcialmente o a anular los efectos de un aumento de turgor como resultado de un incremento de absorción de agua producido a consecuencia del ajuste osmótico.

Patrón 2: disminuye el potencial osmótico y aumenta la rigidez de los tejidos foliares durante la época seca. Este mecanismo también debería ser exitoso en ambientes con déficits hídricos prolongados y valores de potencial de agua del suelo muy negativos, debido a que, por un lado, el ajuste osmótico puede promover el mantenimiento de turgor, y por el otro, el aumento de rigidez aumentaría la magnitud del gradiente de potencial hídrico a lo largo del continuo suelo-planta, con lo que se estimularía el proceso de absorción y transporte de agua hasta las hojas. Sin embargo, un aumento muy grande del módulo de elasticidad sin control de las pérdidas de agua por transpiración durante la época de menor disponibilidad de agua en el suelo podría producir pérdida de turgor y marchitamiento temporal de las hojas.

Patrón 3: disminuye el potencial osmótico y el módulo de elasticidad permanece constante. Estos cambios ocurrirían en organismos sometidos a déficits hídricos cortos y moderados.

Patrón 4: aumenta la rigidez de los tejidos fo-

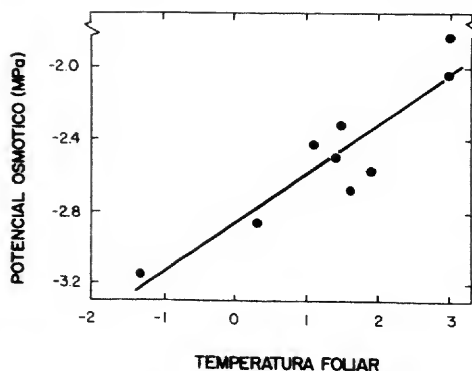


FIGURA 2. Relación entre temperatura foliar mínima y potencial osmótico (determinado psicrométricamente) para *Polylepis sericea*. Los puntos representan los valores de temperatura foliar mínima en °C y el correspondiente potencial osmótico foliar (tomado de Rada et al., 1985).

liares sin ajuste osmótico. Este patrón de variación sólo estaría favorecido en ambientes con déficits hídricos muy moderados, o en organismos sujetos a sequías más severas pero con mecanismos alternativos para evadir las consecuencias negativas de los déficits hídricos prolongados. En este caso, el aumento en la rigidez de las paredes celulares tendría que estar acompañado por un control estomático severo y, por lo tanto, por una disminución de las pérdidas de agua por transpiración durante la época seca para evitar pérdidas de turgor.

Patrón 5: aumenta la elasticidad de los tejidos de las hojas sin ajuste osmótico. Estos cambios ocurrirían en plantas sometidas a cortos períodos de sequía y de poca intensidad, sin embargo, la

planta puede mantener la misma tasa de transpiración que tenía durante la época húmeda.

Patrón 6: no se producen cambios ni en osmolaridad ni en elasticidad. En este caso, las plantas no experimentan déficits hídricos o disponen de otros mecanismos alternativos de regulación y mantenimiento de un balance hídrico favorable.

ESTUDIO DE CASOS

A continuación se describen los cambios de osmolaridad y elasticidad foliar de especies seleccionadas que cumplen con las predicciones de cada uno de los seis patrones de variación obtenidos:

1. Este patrón, en el cual el potencial osmótico disminuye y las paredes se hacen más elásticas durante el período en el que aumenta el déficit hídrico, tiene un sólo representante entre las especies analizadas: *Polylepis sericea*. Esta especie representa a un género arborescente restringido a los altos Andes Tropicales y Subtropicales, que crece hasta elevaciones de 5,200 msnm (Simpson, 1979).

En los Andes Venezolanos, *P. sericea* crece hasta los 4,600 m formando islas por encima del límite superior del bosque continuo y en lugares protegidos por grandes afloramientos rocosos (Walter & Medina, 1969; Arnal, 1983; Azócar & Monasterio, 1980). Estos sitios pueden ser considerados refugios térmicos, debido a que las temperaturas congelantes son menos frecuentes que en la vegetación de Páramo que los rodea (Rada, 1983; Azócar & Monasterio, 1980). Aún así, *P. sericea* está sometida a variaciones diarias de temperatura que son mucho más pronunciadas que las variaciones estacionales y a temperaturas nocturnas que son suficientemente bajas como para causar con-

TABLA 3. ψ_s^{100} (potencial osmótico de saturación), ψ_s^0 (potencial osmótico de pérdida de turgor), CRH⁰ (contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor), ϵ (módulo de elasticidad), NS (número de osmomoles por kg de peso seco), PPT (precipitación media mensual en mm), y ET (evapotranspiración media mensual en mm) para *Polylepis sericea*. (Tomado de Rada et al., 1985.)

	ψ_s^{100} (MPa)	ψ_s^0 (MPa)	CRH ⁰	ϵ (MPa)	Ns	PPT	ET
Noviembre 1982	-1.20	-1.55	.909	6.0	.0575	59.1	71.7
Diciembre 1982	-1.13	-1.38	.909	6.5	.0469	19.0	69.7
Enero 1983	-1.64	-2.15	.851	3.8	.1156	6.4	84.4
Febrero 1983	-1.63	-2.13	.820	3.5	.1128	9.3	108.5

gelamiento y disturbios metabólicos en especies que no están adaptadas a tales condiciones térmicas.

Rada et al. (1985) encontraron que esta especie exhibe variaciones diarias de potencial osmótico y carbohidratos solubles. Los potenciales más negativos y las concentraciones más altas de carbohidratos osmóticamente activos se observan durante las últimas horas de la noche y en la madrugada cuando las temperaturas son más bajas, es decir, la magnitud del ajuste osmótico es una función de la temperatura foliar mínima (Fig. 2). La disminución del potencial osmótico observada en la madrugada, depende de las temperaturas mínimas alcanzadas, y es del orden de los 0.4–1.2 MPa. La disminución del punto de congelamiento, para ese orden de magnitudes de ajuste osmótico, es de aproximadamente 0.5°–1.0°C. Este grado adicional de protección es muy importante desde el punto de vista ecológico, porque las variaciones diarias de temperatura en los sitios protegidos donde crece *P. sericea* no son muy pronunciadas y las temperaturas mínimas congelantes son de muy corta duración y permanecen muy cerca de 0°C.

Este mecanismo de resistencia a bajas temperaturas, determinado por ajuste osmótico diario inducido por cambios de temperaturas, no se había observado previamente en otras especies. La frecuencia de temperaturas congelantes aumenta durante el corto período de sequía, por lo que el mecanismo de protección ajuste osmótico-dependiente es más importante durante este período climático.

La Tabla 3 muestra las variaciones de potencial osmótico, módulo de elasticidad, y número de osmómeros por unidad de peso seco durante los dos últimos meses de la estación húmeda (noviembre–diciembre) y los dos meses de la estación seca (enero–febrero). El potencial osmótico de saturación tiende a ser más negativo durante enero y febrero, coincidiendo con el aumento del número de solutos osmóticamente activos en los tejidos foliares (Ns). La elasticidad de esos mismos tejidos aumenta (disminuye ϵ) durante el período de sequía. Nosotros hemos interpretado el aumento de elasticidad como un mecanismo que favorecería el mantenimiento de turgor y por lo tanto un balance hídrico favorable durante la corta estación seca. Es probable que el aumento de elasticidad y por lo tanto el aumento relativo del potencial de turgor a bajos contenidos relativos de humedad de la hoja,

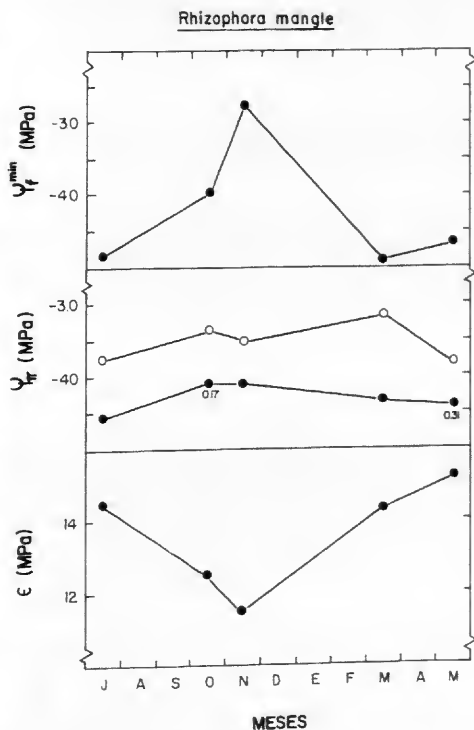


FIGURA 3. Variaciones estacionales de potencial hídrico foliar mínimo (ψ_f^{\min}), potencial osmótico (ψ_s) de saturación (O) y en el punto de pérdida de turgencia (●), y módulo de elasticidad (ϵ) para *Rhizophora mangle*. Las cifras en el panel central representan el número de osmómeros por g de peso seco foliar para un mes de la época húmeda y un mes de la época seca. El período de lluvias se extiende aproximadamente entre octubre y diciembre.

sea suficiente para compensar la disminución del potencial hídrico foliar producido por los déficits hídricos moderados y de corta duración que se producen en los sitios donde crece *P. sericea*. La disminución del potencial osmótico durante el período seco, aunque también favorecería el mantenimiento de un balance hídrico favorable, podría ser más una respuesta al aumento de la frecuencia de heladas que ocurren durante enero y febrero.

2. Para ejemplificar los cambios que se producen también en las otras especies que exhiben este mismo patrón de variación, utilizaremos a *Rhizophora mangle* como sistema modelo.

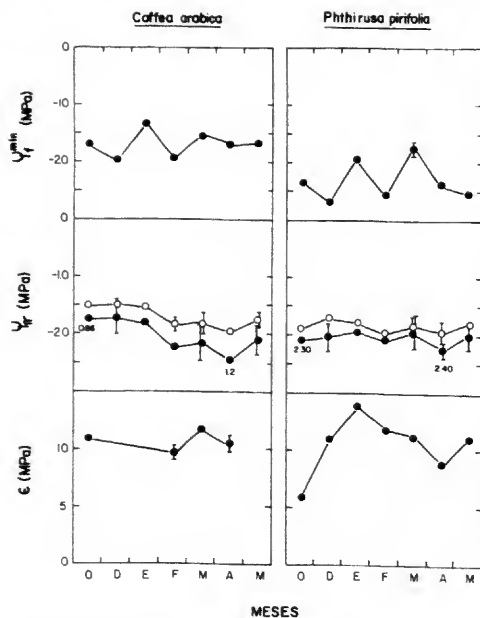


FIGURA 4. Variaciones estacionales del potencial hídrico foliar mínimo (ψ_{min}), potencial osmótico (ψ_s) de saturación (O) y en el punto de pérdida de turgencia (●), y módulo de elasticidad (ϵ) para *Coffea arabica* y *Phthirusa pyrifolia*. Las cifras en el panel central representan el número de osmóles por g de peso seco foliar para un mes de la época húmeda y un mes de la época seca. La época seca se extiende aproximadamente desde fines de diciembre hasta marzo-abril. Las barras representan una desviación estandar a ambos lados de la media (tomado de Montilla, 1986).

Rhizophora mangle posee una serie de adaptaciones que le permiten crecer en ambientes caracterizados por altas temperaturas, fluctuaciones de salinidad y substratos anaeróbicos. Los sistemas radiculares de muchas especies del manglar, incluyendo *R. mangle*, tienen características especiales que facilitan el crecimiento continuo bajo condiciones extremas. Las raíces aéreas contienen estructuras especializadas que permiten la difusión de oxígeno hacia las porciones de la planta sujetas a condiciones anaeróbicas.

La porción sumergida del sistema radicular es la responsable de "desalinizar" el agua de mar por un mecanismo de ultrafiltración no metabólico (Scholander et al., 1966). La concentración de sales en el agua del xilema en especies que poseen

mecanismos de exclusión de sales es aproximadamente 20 veces menor que la concentración del agua intersticial de los suelos litorales. La concentración de sales en el agua del suelo, sin embargo, varía estacionalmente. Durante la época de lluvias se produce una dilución parcial del agua intersticial que utilizan las diferentes especies de manglar. En la época seca, la concentración salina del agua aumenta, incrementándose de ese modo la sequía fisiológica como consecuencia de una disminución de los potenciales osmóticos del agua del suelo.

La Figura 3 muestra las variaciones estacionales del potencial hídrico foliar mínimo, potencial osmótico, y módulo de elasticidad de *R. mangle*. En los manglares que crecen sobre las costas del Mar Caribe de Venezuela, existen dos periodos secos: julio a setiembre y febrero a mayo. Los potenciales foliares mínimos, indicadores del grado de déficit hídrico al cual está sometida la planta durante las horas del día de máxima demanda evaporativa, son mucho más negativos durante estos periodos secos. Además, el potencial hídrico del agua intersticial se hace más salino, el potencial osmótico disminuye y el módulo de elasticidad aumenta. Las hojas con paredes más rígidas tienen un rango de contenido de humedad tisular menor, en el cual el turgor es positivo. Este hecho, que pareciera ser una desventaja para la regulación y mantenimiento de turgor positivo y por lo tanto de un balance hídrico favorable, también puede tener sus beneficios. Aparentemente, la generación de amplios gradientes de potencial hídrico entre la planta y el agua del suelo como consecuencia de un incremento en el grado de rigidez de los tejidos foliares es más importante para *R. mangle* que la pérdida de turgor. Efectivamente, durante los meses con concentraciones salinas más altas en el agua intersticial, los tejidos foliares pierden turgor durante 3-5 horas diarias (Goldstein et al., información no publicada).

La tasa a la cual el agua se mueve entre el suelo y la planta es una función del gradiente de potencial hídrico y de la resistencia al movimiento de agua. Suponiendo que la resistencia al movimiento de agua no varía con cambios en la salinidad, las plantas con tejidos foliares más rígidos durante el periodo de sequía pueden ser más eficientes para reemplazar el agua perdida por transpiración. El aumento de la rigidez de las paredes celulares podría ser un mecanismo para mantener flujos con-

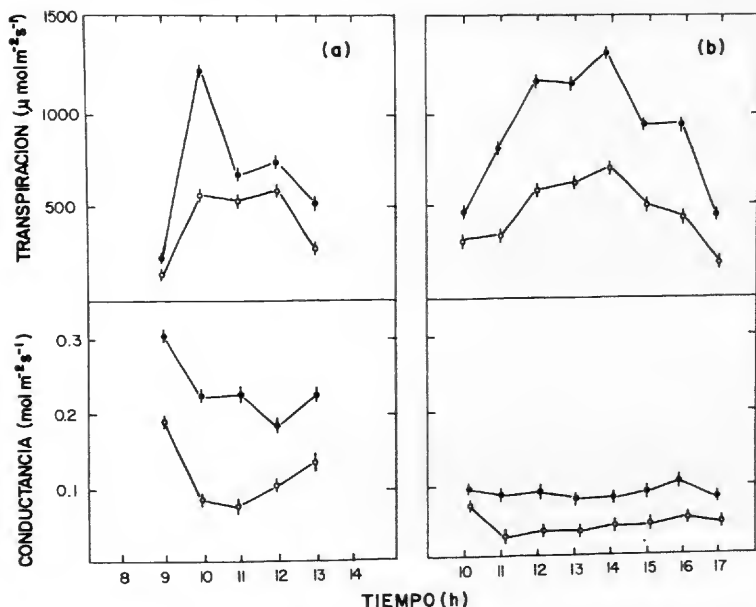


FIGURA 5. Ciclos diarios de transpiración y conductancia estomática durante un día de la época húmeda (a) y un día de la época seca (b), para la hemiparásita *Phthirusa pyrifolia* (●) y su hospedera *Coffea arabica* (○). Las barras representan una desviación estandar a ambos lados de la media (tomado de Montilla, 1986).

tinuos entre el suelo y la planta minimizando las pérdidas de agua (Bolaños & Longstreth, 1984). En el caso particular de plantas de manglar, estos altos flujos podrían también estar relacionados con los mecanismos de desalinización del agua de mar.

3. Para representar los cambios estacionales en osmolaridad y elasticidad utilizaremos dos especies como sistemas modelos: *Coffea arabica*, el café de sombra, y *Cochlospermum vitifolium*, un árbol semidecídúo de sabanas tropicales.

Las plantaciones de café se restringen en los Andes Venezolanos a sitios entre 800 y 1,700 m, donde previamente había bosques montanos nublados y bosques estacionales (Henao, 1982). Las precipitaciones anuales en estos sitios son altas, sin embargo puede haber un período de dos a tres meses en el cual se produce un corto período de sequía no muy intenso, debido a la alta frecuencia de neblinas que ocurren particularmente durante las tardes y noches, y las cuales no sólo disminuyen la magnitud de las pérdidas de agua por evapotranspiración, sino que también pueden constituir una fuente alternativa de humedad para las plantas.

Coffea arabica no muestra grandes variaciones estacionales del potencial hídrico foliar mínimo (Fig. 4) debido a que controla parcialmente las pérdidas de agua por transpiración durante la época seca (Fig. 5). Los potenciales osmóticos, sin embargo, disminuyen aproximadamente 0.5 MPa, coincidiendo con incrementos en el número de osmómeros por unidad de peso seco y en la concentración de carbohidratos solubles durante los meses de enero, febrero y marzo (Fig. 4), que son los meses más secos en los Andes Venezolanos. Este ajuste osmótico parece suficiente para evitar pérdidas de turgor prolongadas y permitir el crecimiento continuo durante el período mas desfavorable del año (Montilla, 1986). El módulo de elasticidad permanece constante.

Cochlospermum vitifolium es una especie semidecídúo que crece en sabanas estacionales tropicales con una estación seca bastante prolongada que dura de cuatro a cinco meses (Sarmiento et al., 1985) y en suelos relativamente oligotróficos. Aparentemente, tiene reservorios internos de agua que le permiten producir hojas nuevas antes del

TABLE 4. ψ_s^{100} (potencial osmótico de saturación), ψ_s^0 (potencial osmótico de pérdida de turgor), CRH° (contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor), ϵ (módulo de elasticidad), y ψ_f (potencial hídrico foliar mínimo medido) para *Cochlospermum vitifolium*.

	ψ_s^{100} (MPa)	ψ_s^0 (MPa)	CRH°	ϵ (MPa)	ψ_f (MPa)
Abril 9, 1986	-1.88	-2.54	.747	4.7	1.25
Mayo 14, 1986	-1.43	-1.95	.756	3.5	1.55

comienzo de una estación lluviosa (Medina, com. pers.). Aunque los datos no muestran un patrón de variación todavía concluyente, los potenciales osmóticos tienden a ser más negativos al final de la época seca (9 de abril en Tabla 4) que en plena época húmeda (14 de mayo). Los módulos de elasticidad no varían significativamente entre ambos períodos climáticos. En este caso, sin embargo, las variaciones de osmolaridad y elasticidad generadas por cambios ontogénicos pueden alterar u oscurecer los cambios estacionales producidos por variaciones en factores climáticos.

4. El sistema modelo para ejemplificar este patrón de variación está representado por *Phthirusa pyrifolia* como hemiparásita del café. *Phthirusa pyrifolia* (*Loranthaceae*), es una parásita obligada de plantas superiores. Todas las hemiparásitas estudiadas hasta la fecha muestran valores de transpiración mucho más altos que los de la planta vascular que parasitan (hospedero) (Glatzel, 1983; Schulze et al., 1984; Hollinger, 1983; Montilla, 1986). Los minerales y el agua de las hemiparásitas son obtenidos del sistema vascular del hospedero. Schulze et al. (1984) han sugerido que las tasas relativamente altas de transpiración que se observan en las hemiparásitas podrían ser un mecanismo para absorber adecuadas cantidades de nutrientes del sitio de anastomosis entre los sistemas vasculares de la hemiparásita y de la hospedera. Como el transporte de nutrientes hacia la hemiparásita es un proceso pasivo, la concentración de los mismos en sus hojas será una función de la magnitud de agua pérdida por transpiración. Se ha observado que las concentraciones de K, P, y Ca, por ejemplo, son más altas en hojas de hemiparásitas que en hojas de la planta hospedera (Schulze & Ehleringer, 1984; Schulze et al., 1984).

Phthirusa pyrifolia también posee tasas de transpiración más altas que su planta hospedera

(Fig. 5). La conductancia estomática de ambas especies es, sin embargo, mucho menor en la época seca. Esto podría ser un mecanismo para compensar el aumento de la demanda evaporativa producida por altas cargas de radiación solar y altas temperaturas foliares. El cierre estomático parcial, por lo tanto, permite mantener tasas de transpiración máximas similares a las de la estación húmeda.

Phthirusa pyrifolia en plantas de café exhibe cambios estacionales de elasticidad, pero no muestra cambios estacionales significativos de potencial osmótico (Fig. 4). Los potenciales osmóticos de saturación durante la estación seca se hacen similares a los de la planta hospedera. El aumento de rigidez foliar probablemente le permite disminuir el potencial hídrico y crear gradientes de potencial entre la parásita y la hospedera favorables para el flujo de agua y nutrientes. Esta disminución del potencial hídrico, producido por un aumento de rigidez, es probablemente un mecanismo menos costoso que el ajuste osmótico producido por un aumento neto de solutos osmóticamente activos en las células de los tejidos foliares. El aumento de rigidez, sin embargo, puede incrementar los riesgos de pérdidas de turgor si no se controlan las pérdidas de agua por transpiración. En *P. pyrifolia*, el aumento de rigidez foliar va acompañado por un control estomático severo de las tasas de transpiración (Fig. 5), evitando de ese modo la pérdida de turgor y previniendo, por lo tanto, la cesación del crecimiento o de otras actividades fisiológicas.

5. Se usa como sistema modelo para representar estas variaciones de osmolaridad y elasticidad a *Inga edulis* que crece en bosques montanos nublados y estacionales en los cuales la época seca puede extenderse desde finales de diciembre a marzo. Es durante este período que la elasticidad tiende a aumentar (Fig. 6). Aparentemente estos cambios

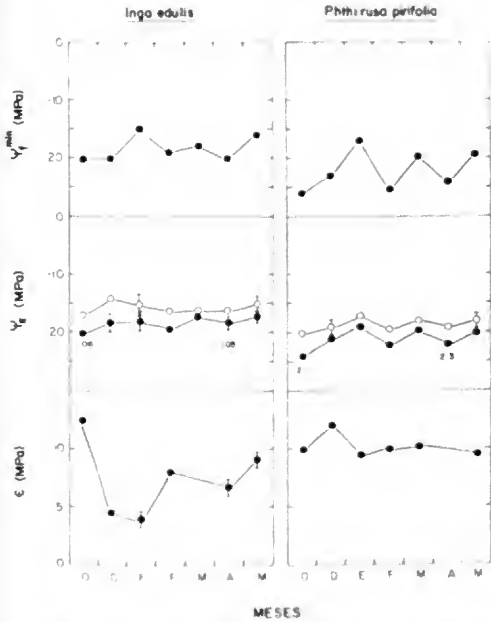


FIGURA 6. Variaciones estacionales del potencial hídrico foliar mínimo (ψ^-), potencial osmótico (ψ_s) de saturación (O) y en el punto de pérdida de turgencia (●), y módulo de elasticidad (ϵ) para *Inga edulis* y *Phthirusa pyrifolia*. Las cifras en el panel central representan el número de osmoles por g de peso seco foliar para un mes de la época seca y un mes de la época húmeda. La época seca se extiende aproximadamente desde diciembre hasta marzo. Las barras representan una desviación estandar a ambos lados de la media (tomado de Montilla, 1986).

de elasticidad son suficientes para aumentar el potencial de turgor a bajos contenidos de humedad de los tejidos foliares y así evitar los efectos de la plasmólisis celular, el cierre estomático, y la disminución de la tasa de crecimiento. Esta estrategia de regulación del balance hídrico, basada en el incremento de la elasticidad de los tejidos foliares, sólo puede ser favorecida en ambientes en donde los periodos de sequía son cortos y de poca intensidad, como los que experimenta *I. edulis*.

6. *Phthirusa pyrifolia*, parásita de *Inga edulis*, se usa como sistema modelo; en este caso, la hemiparásita no exhibe cambios estacionales ni de osmolaridad ni de elasticidad (Fig. 6). La planta hospedera mantiene los potenciales osmóticos más altos que su parásita y no muestra variaciones esta-

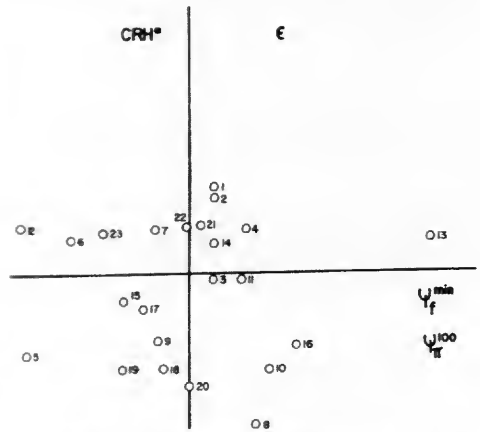


FIGURA 7. Proyección de las especies, identificadas con un número y de las variables, en el plano definido por los dos primeros componentes principales. La identificación de las especies y del tipo de ecosistema al cual pertenecen aparecen en la Tabla 1.

cionales de osmolaridad, a pesar de que las precipitaciones disminuyen durante la breve estación de sequía. La parásita, por lo tanto, no está sujeta a cambios estacionales en la disponibilidad de agua.

ANÁLISIS MULTIVARIADO DE COMPONENTES DEL POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR

Finalmente, y con el propósito de determinar el grado de similitud de los valores de los componentes del potencial hídrico foliar que poseen especies que coexisten en un mismo ambiente, se realizó el análisis de componentes principales de las 24 especies estudiadas, utilizando las siguientes variables: potencial osmótico de saturación, módulo de elasticidad, contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor y el potencial hídrico foliar mínimo.

La Figura 7 muestra la configuración espacial de las especies en un espacio bidimensional definido por los dos primeros componentes principales que explican, entre los dos, más del 75% de la variación de los datos. La distancia geométrica entre los puntos puede considerarse como una medida de semejanza de las estrategias de regulación del balance hídrico que existe entre las especies.

Dos tipos de configuraciones espaciales parecen predominar. Las especies de páramo, selva nublada

y sabana tienden a segregarse en diferentes regiones del espacio de ordenamiento, sugiriendo que sus propiedades de osmolaridad y elasticidad foliar son similares entre sí en cada caso. En cambio, las especies de manglar y de arbustales de desierto, dos ambientes más extremos que los anteriores, tienden a dispersarse más, indicando que los mecanismos de regulación del balance hídrico de cada especie en estos tipos de ambientes son relativamente diferentes. Esta disimilaridad puede deberse al grado de heterogeneidad del ambiente, como por ejemplo, en los manglares en los cuales se encuentran diferentes tenores de salinidad del suelo en distancias muy cortas, o también puede deberse a la diversidad de tipos de metabolismos y estrategias adaptativas, como los que existen en los semidesiertos tropicales.

En los ambientes en donde se han seleccionado propiedades osmóticas y elásticas similares, sin embargo, las estrategias de regulación del balance hídrico basadas en criterios de cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad pueden ser muy diferentes. Por ejemplo, las especies de selva nublada analizadas, que tienden a agruparse en una misma región del espacio de componentes principales, poseen patrones de variación de potencial osmótico y de módulo de elasticidad similares a los de los modelos 3, 4, y 5. Esto no solo sugiere las limitaciones de un análisis como el que intentamos, en el cual tratamos de ordenar a las especies en función de una serie de características estáticas de sus tejidos foliares, sino que también sugiere que un determinado tipo de ambiente puede favorecer propiedades osmóticas y de elasticidad similares pero con modelos de variación estacional diferentes.

LITERATURA

- ARNAL, H. 1983. Estudio ecológico del bosque altiano de *Polylepis sericea* Webb en la cordillera de Mérida. Tesis de Licenciatura. Univ. Central de Venezuela, Caracas.
- AZÓCAR, A. & M. MONASTERIO. 1980. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el Páramo de Mucubají. Pp. 225-262 in M. Monasterio (editor). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ed. Univ. Los Andes, Mérida, Venezuela.
- BOLANOS, J. A. & D. J. LONGSTRETH. 1984. Salinity effects on water potential components and bulk elastic modulus of *Alternanthera phyloxeroidea* (Mart.) Griseb. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 75: 281-284.
- CALKIN, H. W. & R. W. PEARCY. 1984. Seasonal progressions of tissue and cell water relations parameters in evergreen and deciduous perennials. *Pl. Cell Environ.* 7: 347-352.
- ELFVING, D. C., M. R. KAUFMANN & A. E. HALL. 1972. Interpreting leaf water potential measurements with a model of the soil-plant-atmosphere continuum. *Physiol. Pl.* 27: 161-168.
- GLATZEL, G. 1983. Mineral nutrition and water relations of hemiparasitic mistletoes: a question of partitioning. Experiments with *Loranthus europeus* on *Quercus petraea* and *Quercus robur*. *Oecologia* 56: 193-201.
- HENAO, J. 1982. El café en Venezuela. Ed. Biblioteca Univ. Central de Venezuela, Caracas.
- HOLLINGER, D. Y. 1983. Photosynthesis and water relations of the mistletoe *Phoradendron villosum* and its host, the California valley oak, *Quercus lobata*. *Oecologia* 60: 396-400.
- HSIAO, T. C., E. ACEVEDO, E. FERERES & D. W. HENDERSON. 1976. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philos. Trans., Ser. B* 273: 470-500.
- KAUFMANN, M. R. 1975. Leaf water stress in Engelmann spruce. *Pl. Physiol.* 56: 841-844.
- MEDINA, E. 1982. Physiological ecology of neotropical savanna plants. Pp. 308-335 in B. J. Huntley & B. H. Walker (editors), *Ecological Studies* 42. Springer-Verlag, Berlin.
- . 1983. Adaptations of tropical trees to moisture stress. Pp. 225-237 in F. B. Golley (editor), *Tropical Rain Forest Ecosystems, A. Structure and Function*. Elsevier, Amsterdam.
- MEINZER, F. C., P. W. RUNDEL, M. R. SHARIFI & E. NIELSEN. 1986. Turgor and osmotic relations of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Pl. Cell Environ.* 9: 467-475.
- MONTILLA, M. 1986. Relaciones hídricas y de nutrientes de la hemiparásita *Phthirusa pyriformis* (H.B.K.) Eich. con dos hospedantes: *Coffea arabica* L. var. *caturrea* e *Inga edulis* Mart. Tesis de Maestría. Univ. Los Andes, Mérida, Venezuela.
- NOBEL, P. 1974. Introduction to Biophysical Plant Physiology. W. H. Freeman & Co., San Francisco.
- RADA, F. 1983. Mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en *Espeletia spicata* y *Polylepis sericea*. Tesis de Maestría. Univ. Los Andes, Mérida, Venezuela.
- , G. GOLDSTEIN, A. AZÓCAR & F. MEINZER. 1985. Daily and seasonal osmotic changes in a tropical tree line species. *J. Exp. Bot.* 36: 987-1000.
- , A. OROZCO, M. MONTILLA & Ó. ZABALA. 1986. Osmotic and turgor relations in mangrove ecosystem species. Enviado a Austral. *J. Pl. Physiol.*
- ROBERTS, S., B. STRAIN & K. KNOERR. 1981. Seasonal variations of leaf tissue elasticity in four forest tree species. *Physiol. Pl.* 52: 245-250.
- SARMIENTO, G., G. GOLDSTEIN & F. MEINZER. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical Savannas. *Biol. Rev.* 60: 315-355.
- SCHLOLANDER, P. F., E. D. BRADSTREET, H. T. HAMMEL

- & E. A. HEMMINGSEN. 1966. Sap concentrations in halophytes and some other plants. *Pl. Physiol.* (Lancaster) 41: 529-532.
- SCHULZE, E.-D. & J. R. EHLERINGER. 1984. The effect of nitrogen supply and water-use efficiency of xylem-tapping mistletoes. *Planta* 162: 268-275.
- , N. C. TURNER & G. GLATZEL. 1984. Carbon water and nutrient relations of two mistletoes and their hosts: a hypothesis. *Pl. Cell Environ.* 7: 293-299.
- SIMPSON, B. 1979. A review of the genus *Polylepis* (Rosaceae). *Smithsonian Contr. Bot.* 43.
- TURNER, N. C. & N. M. JONES. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. Pp. 87-104 in N. C. Turner & P. J. Kramer (editors), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. Wiley & Sons, New York.
- TYREE, M. T. & H. T. HAMMEL. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282.
- & P. G. JARVIS. 1982. Water in tissues and cells. Pp. 36-77 in O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond & H. Ziegler (editors), *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Volume 12B. Physiological Plant Ecology II*. Springer-Verlag, Berlin.
- & H. RICHTER. 1981. Alternate methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications. I. The impact of nonideality and of some experimental errors. *J. Exp. Bot.* 32: 643-653.
- WALTER, H. & E. MEDINA. 1969. La temperatura del suelo como factor determinante para la caracterización de los pisos subalpino y alpino de los Andes de Venezuela. *Bol. Venez. Ci. Nat.* 28: 201-210.
- ZIMMERMANN, U. 1978. Physics of turgor and osmoregulation. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 29: 121-148.

ASPECTOS FOTOSINTETICOS E ISOTOPICOS DE EPIFITAS Y HEMIEPIFITAS

Leonel da Silveira L. O'Reilly Sternberg¹

RESUMEN

Recientes datos sobre fotosíntesis de epifitas e hemiepipfitas son registrado en este artículo. Mis colegas y yo hemos observado que *Clusia rosea* (Clusiaceae), una especie hemiepipfita bien establecida en la zona del Caribe, tiene el sistema fotosintético conocido como CAM (Crassulacean Acid Metabolism). Esta observación es apoyada con mediciones del flujo de ácido, comportamiento estomático, y proporciones de isótopos de carbono. Hemos comparado los sistemas fotosintéticos de algunas otras especies de los géneros *Clusia* y *Ficus* en otras localidades. Llegamos a las siguientes conclusiones. (1) Las especies en el género *Clusia* tienen sistemas fotosintéticos que varían desde el sistema C3 al sistema CAM. (2) *Clusia rosea* tiene un sistema fotosintético flexible: cuando las plantas están enraizadas el sistema fotosintético tiene características del sistema C3; cuando los individuos están en la fase epifítica, el sistema fotosintético es más característico de CAM. (3) Todas las especies en el género *Ficus*, otro género de hemiepipfitas, tienen solamente el sistema fotosintético C3. Además, informo sobre la utilización de la proporción isotópica de hidrógeno para la discriminación de sistemas fotosintéticos en epifitas. La proporción isotópica de hidrógeno puede ser utilizada para distinguir el sistema fotosintético conocido como CAM-cíclico en el campo. Este sistema fotosintético tiene al mismo tiempo las características de los sistemas CAM y C3. Mediante el análisis de las proporciones de isótopos de hidrógeno e isótopos de carbono, pudimos observar muchas especies de CAM-cíclico en La Selva (Costa Rica).

ENGLISH SUMMARY

Recent findings on the photosynthesis of epiphytes and hemiepiphytes are reported here. My colleagues and I have previously observed that *Clusia rosea* (Clusiaceae), a well-established hemiepiphyte in the Caribbean area, has the photosynthetic mode known as CAM (Crassulacean Acid Metabolism). This observation is substantiated by acid flux measurements, stomatal response, and carbon isotope ratios of plant matter. We have compared the photosynthetic modes of several other species in *Clusia* and *Ficus* at several locations and have drawn the following conclusions. (1) Species in the genus *Clusia* have photosynthetic modes ranging from C3 to CAM. (2) *Clusia rosea* has a flexible photosynthetic mode: when individuals are rooted they have a C3-like photosynthetic mode, when they are at the epiphytic stage they tend to have more CAM. (3) Species in the genus *Ficus*, another large hemiepiphytic genus, are all C3. Additionally, I report here on the use of hydrogen isotope ratios of plant cellulose in determining photosynthetic modes in epiphytes. Hydrogen isotope ratios of plant cellulose can be used to distinguish the photosynthetic mode known as CAM-cycling in the field. This photosynthetic mode has simultaneous characteristics of both CAM and C3 plants and cannot be detected by using carbon isotope ratios alone. By using hydrogen isotope analysis in conjunction with carbon isotope analysis, we were able to detect several species in La Selva (Costa Rica) having this unusual photosynthetic mode.

De los tres tipos de metabolismo fotosintético bien conocidos (C3, C4, y CAM), solo los tipos C3 y CAM se encuentran en epifitas que crecen en ambientes tropicales y semitropicales. En este trabajo interesa particularmente el metabolismo CAM. Aquellas plantas que poseen CAM se diferencian de las plantas C3 en que ellas abren sus estomas de la noche y durante este período fijan bióxido de carbono atmosférico a través de la enzima PEP-carboxilasa, en una reacción cuyo producto final

es ácido málico (Kluge & Ting, 1978). Durante el día los estomas se cierran, el ácido málico acumulado durante la noche anterior es descarboxilado y el bióxido de carbono entra en el ciclo de Calvin como y ocurre en las plantas C3. Por el contrario, las plantas C3 abren sus estomas solamente durante el día y fijan bióxido de carbono atmosférico directamente en el ciclo de Calvin mediante la enzima ribulosa bifosfato carboxilasa. Debido a que las plantas CAM tienen sus estomas abiertos princi-

¹ Department of Biology, University of Miami, Coral Gables, Florida 33124, U.S.A.

palmente durante la noche, cuando la humedad relativa es mayor que en el día, ellas transpiran menos que las plantas C3. Por esta razón, las plantas CAM son más eficientes en términos de economía de agua en comparación con plantas con otros sistemas fotosintéticos (Kluge & Ting, 1978). Así, no es sorprendente que el metabolismo CAM se encuentre abundantemente en epifitas que no tienen un sistema radical bien desarrollado, no tienen suelo como reservorio de agua, y están expuestas a frecuentes eventos de sequía (Benzing, 1984).

El hecho de que plantas CAM y C3 tengan diferentes enzimas y reacciones bioquímicas para la fijación inicial de bióxido de carbono atmosférico trae consigo varias consecuencias bioquímicas importantes. Para el ecofisiólogo es particularmente útil la acumulación relativa de isótopos estables en estos dos tipos fotosintéticos. PEP-carboxilasa, la enzima de carboxilación primaria en plantas CAM, no discrimina tanto respecto al carbono 13 como la ribulosa bifosfato carboxilasa, la enzima de carboxilación primaria de plantas C3 (O'Leary, 1981). Como resultado de la diferencia en discriminación isotópica, la biomasa de las plantas CAM tiende a estar enriquecida en carbono 13 en comparación con la biomasa de las plantas C3. El $\delta^{13}\text{C}$ de plantas C3 se encuentra en el rango de -33‰ a -25‰ , mientras que en plantas CAM obligadas los valores de $\delta^{13}\text{C}$ varían desde -15‰ hasta -11‰ (O'Leary, 1981). Plantas CAM facultativas (las cuales pueden operar en el modo CAM o C3 dependiendo de las condiciones ambientales) tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ que varían desde -33‰ hasta -11‰ . La variación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de estas plantas CAM facultativas, por supuesto, es una función de la proporción relativa de carbono suministrado vía CAM y fotosíntesis C3 para la síntesis de la materia orgánica analizada (O'Leary, 1981).

Se ha trabajado relativamente poco en la fotosíntesis de hemiepifitas en el bosque tropical y semitropical. Mis colegas y yo hemos estudiado los aspectos fisiológicos e isotópicos de hemiepifitas de hábito estrangulador, y en este trabajo resumiré nuestros hallazgos.

En la Tabla 1 se muestran los cocientes isotópicos de carbono de varias plantas epifitas y terrestres colectadas en sus habitats naturales en St. Thomas (Islas Virgenes, U.S.A.) (Ting et al., 1985b). *Clusia rosea* Jacq. (Guttiferae) muestra

TABLA 1. Cocientes isotópicos de carbono de varias especies terrestres y epifitas que crecen en St. Thomas (Islas Virgenes, U.S.A.).

Especies	Hábito	$\delta^{13}\text{C} \text{‰}$
<i>Clusia rosea</i>	epifítico	-17.9
<i>Anthurium cordatum</i>	terrestre	-29.7
<i>A. selloum</i>	terrestre	-26.6
<i>A. crenatum</i>	terrestre	-27.7
<i>A. crenatum</i>	epifítico	-28.9
<i>Hylocereus trigonus</i>	epifítico	-13.3

valores de $\delta^{13}\text{C}$ que son intermedios entre plantas CAM obligadas y plantas C3. Dos hipótesis pueden formularse a partir de estos datos: 1) *Clusia rosea* posee metabolismo CAM, y 2) *Clusia rosea* puede ser una planta CAM facultativa. La última hipótesis parece razonable si se consideran los diferentes regímenes hídricos a los cuales está sometida una hemiepifita estranguladora durante su ciclo de vida. En sus estadios iniciales, cuando las raíces aún no han alcanzado el suelo y la planta está expuesta regularmente a períodos de sequía, sería ventajoso para la planta tener CAM, mientras que en estadios posteriores, cuando la planta se encuentra arraigada en el suelo, podría ser ventajoso para ella desarrollar más el metabolismo C3.

Además de los cocientes isotópicos de carbono, el CAM ha sido demostrado en *C. rosea* por mediodi de otras mediciones. En forma similar a todas las plantas CAM, *C. rosea* presenta una oscilación diaria de acidez titulable en sus hojas, así como también un comportamiento estomático típico de plantas CAM (Ting et al., 1985b). En la Figura 1 se muestran las medidas de resistencia estomática y fotosintética de ejemplares epifitos y enraizados de *C. rosea* que crecen en el Gifford Arboretum (University of Miami, Coral Gables, Florida). En los ejemplares epifitos solo se observa fijación de bióxido de carbono durante la última parte de la noche, mientras que en los ejemplares enraizados se observa incorporación de CO_2 durante el día y la noche. La resistencia estomática es muy alta durante el día para los ejemplares epifitos, mientras que se encuentran resistencias bajas durante el día en los ejemplares enraizados. La conclusión de estas mediciones es que *C. rosea* tiene metabolismo C3 y CAM cuando está enraizada, y es fundamentalmente CAM cuando es epifita. Esta conclusión ha

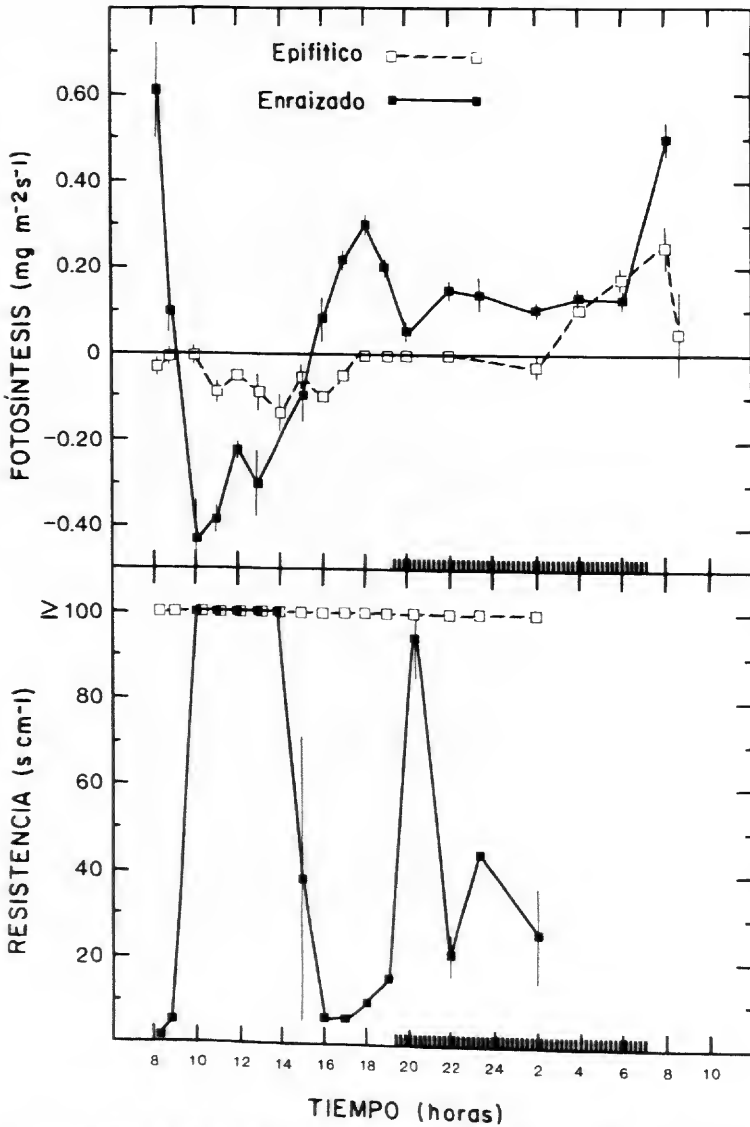


FIGURA 1. Incorporación de bióxido de carbono y resistencia estomática por ejemplares epifitos y enraizados de *Clusia rosea* que crecen en el Gifford Arboretum (Universidad de Miami). Valores negativos de incorporación de CO_2 indican liberación de CO_2 por la planta (Sternberg et al., datos inéditos).

sido corroborada por mediciones de isótopos de carbono que se muestran en la Figura 2. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los ejemplares epifitos alcanzaron hasta -14‰ y nunca fueron tan bajos como aquellos encontrados en los ejemplares enraizados, alrede-

dor de -20‰ . Estas mediciones deben ser repetidas en otros habitats. Mi predicción sería que en habitats más húmedos las diferencias de los modos fotosintéticos entre ejemplares epifitos y enraizados debería disminuir.

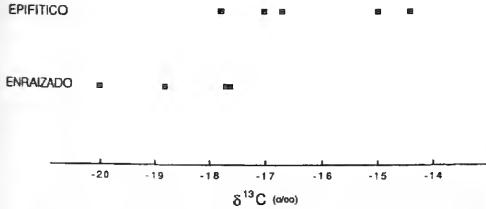


FIGURA 2. Cocientes isotópicos de carbono de plantas de *Clusia* epifíticas y enraizadas que crecen en Miami, Florida, U.S.A. (Sternberg et al., datos inéditos).

Varias especies de *Ficus* tienen también un hábito hemiepifítico similar al de las especies estranguladoras de *Clusia*, es por lo tanto lógico preguntarse si las especies de *Ficus* tienen un comportamiento similar al de *Clusia*. La Tabla 2 muestra los cocientes isotópicos de carbono de varias especies de *Ficus* que crecen en el Selby Botanical Garden. Es evidente que, al menos en este grupo de muestras, las especies de *Ficus* no poseen CAM. Las mediciones de comportamiento estomático y acidez titulable realizadas por el Dr. Irwin Ting de la Universidad de California, Riverside, corroboran esta conclusión.

El siguiente problema de interés es establecer si el metabolismo CAM se encuentra ampliamente distribuido entre especies de *Clusia*. La Tabla 3 muestra los valores de $\delta^{13}\text{C}$ para varias especies de

TABLA 2. Cocientes isotópicos de carbono de varias especies de *Ficus* y *Clusia rosea* colectadas en el Selby Botanical Garden, Gifford Arboretum (Florida), y St. Thomas (Islas Virgenes, U.S.A.) (Ting et al., datos inéditos).

Especies	Localidad	$\delta^{13}\text{C}$ ‰
<i>Ficus aurea</i> (árbol)	Selby	-28.3
<i>F. aurea</i> (epífita)	Selby	-28.5
<i>F. virens</i> (árbol)	Selby	-29.0
<i>F. benghalensis</i> (árbol)	Selby	-32.1
<i>F. microcarpa</i> (epífita)	Selby	-30.2
<i>F. microcarpa</i> (árbol)	Selby	-29.9
<i>F. macrophylla</i> (árbol)	Selby	-28.1
<i>F. altissima</i> (árbol)	Selby	-31.6
<i>F. carica</i> (árbol)	Selby	-29.1
<i>F. religiosa</i> (árbol)	Selby	-30.7
<i>F. yogelii</i> (árbol)	Selby	-29.4
<i>Clusia rosea</i> (epífita)	St. Thomas	-24.0
<i>C. rosea</i> (árbol)	St. Thomas	-24.0
<i>C. rosea</i> (epífita)	Gifford	-16.4
<i>C. rosea</i> (árbol)	Gifford	-19.2

TABLA 3. Cocientes isotópicos de carbono de varias especies de *Clusia* que crecen en diferentes localidades (Ting et al., datos inéditos).

Especies	Localidad	$\delta^{13}\text{C}$ ‰
<i>Clusia flava</i>	Costa Rica	-14.7
<i>C. cylindrica</i>	Costa Rica	-25.0
<i>C. gracilis</i>	Costa Rica	-28.8
<i>C. uvitana</i>	Costa Rica	-21.2
<i>C. valerii</i>	Costa Rica	-30.2
<i>C. rosea</i>	Florida, U.S.A.	-16.9
<i>C. minor</i>	Venezuela	-23.4

Clusia de diferentes localidades. Como puede observarse, hay un margen de valores de $\delta^{13}\text{C}$ desde aquellos típicos para plantas C3 hasta aquellos propios de plantas CAM. En las muestras de Costa Rica se observó una correlación altamente significativa entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y la acidez titulable matutina (Fig. 3). Este resultado implica que el CAM en *Clusia* pudiese estar limitado por la capacidad del tejido de almacenar ácido málico durante el período de acidificación. Resultados similares se obtuvieron con especies de la familia Crassulaceae, en las cuales Teeri et al. (1981) observaron que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ estaban relacionados con el espesor foliar. Teeri infirió que en las Crassulaceae el CAM está limitado por la capacidad del tejido para almacenar ácido málico durante la noche.

Recientemente se ha observado que la proporción de deuterio e hidrógeno en el tejido vegetal puede servir para diagnosticar el tipo fotosintético de una planta. Cuando los valores de δD se grafican contra los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la celulosa de especies con diferentes tipos fotosintéticos, puede obtenerse una separación completa de los tres grupos (Sternberg & DeNiro, 1983; Sternberg et al., 1984a; ver Fig. 4). De tal manera que los valores de δD sirven también para diagnosticar el CAM. Esto puede ser muy útil para situaciones en las cuales los cocientes isotópicos de carbono no son suficientes para establecer la operatividad del metabolismo CAM. Los cocientes de isótopos de hidrógeno han sido utilizados para detectar CAM en sistemas acuáticos donde los cocientes isotópicos de carbono no pueden utilizarse para este diagnóstico (Sternberg et al., 1984b). Los análisis de isótopos de hidrógeno han sido también utilizados para la detección del metabolismo CAM modificado, conocido como el CAM-cíclico.

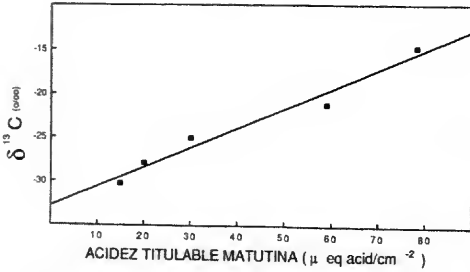


FIGURA 3. Relación entre cocientes isotópicos de carbono y acidez titulable matutina para diferentes especies de *Clusia* que crecen en La Selva, Costa Rica (Ting et al., datos inéditos).

Varios estudios han descrito plantas que tienen un metabolismo fotosintético con características tanto de plantas CAM como de C3 (Ting & Rayder, 1982; Teeri, 1982; Martin & Zee, 1983). Estas

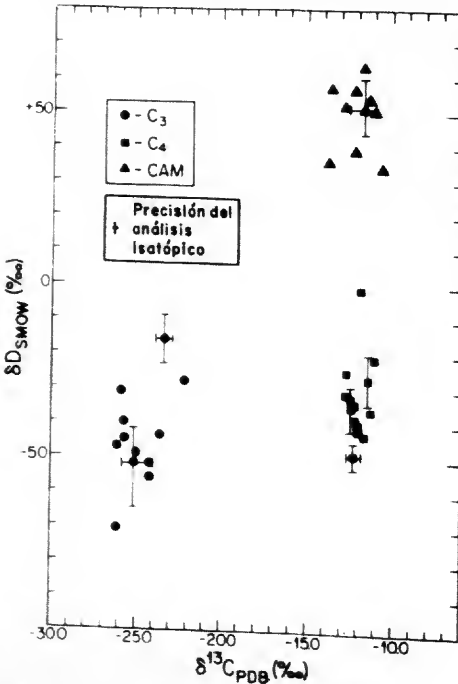


FIGURA 4. Cocientes isotópicos de hidrógeno vs. cocientes isotópicos de carbono de celulosa extraída y nitrada de varias especies de plantas que crecen en las cercanías del Río Pecos (Valverde, Texas; Sternberg et al., 1984a).

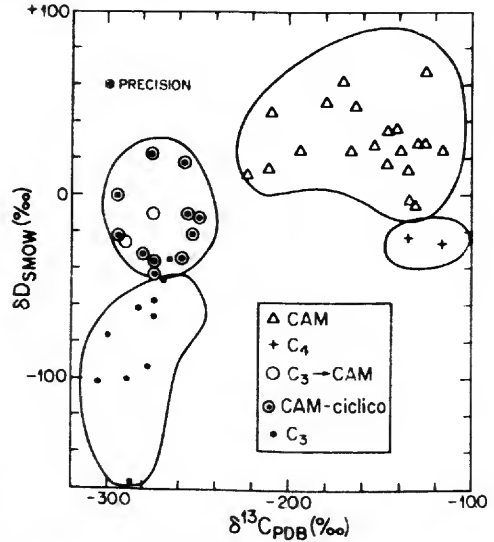


FIGURA 5. Cocientes isotópicos de hidrógeno vs. cocientes isotópicos de carbono de varias especies de plantas que poseen diferente metabolismo fotosintético y que crecen en un invernadero (Universidad de California, Riverside; Sternberg et al., 1984a).

plantas en su mayor parte son epifitas tropicales y tienen oscilación de acidez titulable, altas actividades de enzimas CAM, y la suculencia usualmente asociada con plantas CAM. Sin embargo, los estomas de estas plantas están cerrados durante la noche y abiertos durante el día, como en las plantas C3. Se ha supuesto que estas plantas fijan el CO₂ producido durante la respiración mediante el metabolismo CAM, pero que toda la fijación neta de CO₂ ocurre a través del metabolismo C3 (Ting & Rayder, 1982). Por esta razón, los cocientes isotópicos de carbono de estas plantas son similares a plantas C3 y por lo tanto no diagnostican el tipo fotosintético. Sin embargo, cuando se comparan los cocientes isotópicos de hidrógeno de las plantas con CAM-cíclico con los valores correspondientes de plantas C3, C4, y CAM, se observa que las plantas con CAM-cíclico tienen valores de δD que se aproximan a los de plantas CAM (Fig. 5; Sternberg et al., 1984c). De esta manera, el análisis de δ¹³C y δD de un conjunto de especies tropicales epifitas y terrestres, no solamente ha permitido la separación de los tres tipos fotosintéticos observados previamente en nuestras muestras de zona

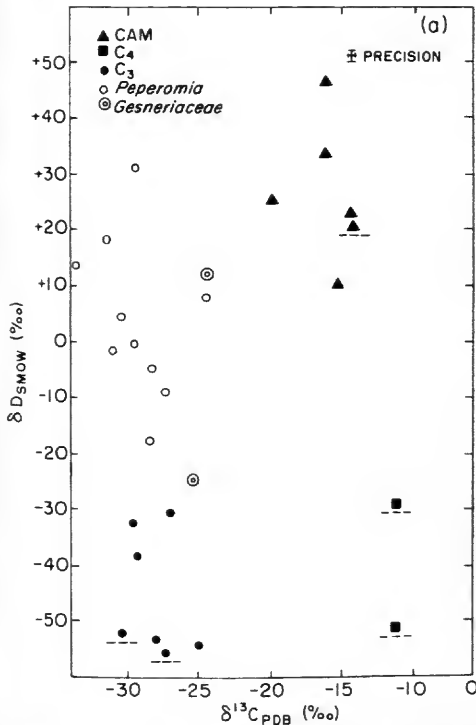


FIGURA 6. Cocientes isotópicos de hidrógeno vs. cocientes isotópicos de carbono de varias especies de plantas con diferente metabolismo fotosintético que crecen en La Selva, Costa Rica (Ting et al., 1985a).

árida, sino que también identifica un nuevo conjunto de puntos que representa a las plantas con el tipo de CAM-cíclico (Fig. 6; Ting et al., 1985a). En un censo que hicimos en La Selva, Costa Rica, este análisis no solo permitió identificar especies con CAM-cíclico en el género *Peperomia*, sino también una especie del género *Codonanthe* (Gesneriaceae), la cual pertenece a una familia muy poco relacionada con las Piperaceae. Así, con esta técnica es posible identificar en el campo nuevas especies de diferentes familias que posean este tipo fotosintético.

LITERATURA

- BENZING, D. H. 1984. Epiphytic vegetation: a profile and suggestions for future inquiries. Pp. 155-171 in E. Medina, H. A. Mooney & C. Vásquez-Yanes (editors), *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. W. Junk Publishers, The Hague.
- KLUGE, M. & I. P. TING. 1978. *Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation*. Springer Verlag, Berlin.
- MARTIN, C. D. & A. K. ZEE. 1983. C_3 photosynthesis and crassulacean acid metabolism in a Kansas rock outcrop succulent *Talinum calycinum* Engelm. (Portulacaceae). *Pl. Physiol.* (Lancaster) 73: 718-723.
- O'LEARY, M. H. 1981. Carbon isotope fractionations in plants. *Phytochemistry* 20: 553-567.
- STERNBERG, L. O. & M. J. DENIRO. 1983. Isotopic composition of cellulose from C_3 , C_4 and CAM plants growing in the vicinity of one another. *Science* 220: 947-948.
- & H. B. JOHNSON. 1984a. Isotopic composition of cellulose from plants having different photosynthetic pathways. *Pl. Physiol.* (Lancaster) 74: 557-561.
- & J. E. KEELEY. 1984b. Hydrogen, oxygen, and carbon isotope ratios of cellulose from submerged aquatic crassulacean acid metabolism and non-crassulacean acid metabolism plants. *Pl. Physiol.* (Lancaster) 76: 69-70.
- & I. P. TING. 1984c. Carbon, hydrogen and oxygen isotope ratios of cellulose from plants having intermediary photosynthetic modes. *Pl. Physiol.* (Lancaster) 74: 104-107.
- TEERI, J. 1982. Photosynthetic variation in the Crassulaceae. Pp. 244-259 in I. P. Ting & M. Gibbs (editors), *Crassulacean Acid Metabolism*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland.
- , S. J. TONSOR & M. TURNER. 1981. Leaf thickness and carbon isotope composition in the Crassulaceae. *Oecologia* 50: 367-369.
- TING, I. P. & L. RAYDER. 1982. Regulation of C_3 to CAM shifts. Pp. 193-207 in I. P. Ting & M. Gibbs (editors), *Crassulacean Acid Metabolism*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland.
- , L. BATES, L. O. STERNBERG & M. J. DENIRO. 1985a. Physiological and isotopic aspects of photosynthesis in *Peperomia*. *Pl. Physiol.* (Lancaster) 78: 246-249.
- , E. M. LORD, L. DA S. L. STERNBERG & M. J. DENIRO. 1985b. Crassulacean acid metabolism in the strangler *Clusia rosea* Jacq. *Science* 229: 969-971.

METABOLISMO ACIDO DE CRASSULACEAS EN BOSQUES HUMEDOS TROPICALES

E. Medina,¹ E. Olivares,¹
M. Díaz,² y N. van der Merwe³

RESUMEN

En este trabajo se utilizan datos originales e información publicada sobre metabolismo y características ecológicas de plantas CAM (epifitas o terrestres) de bosques húmedos tropicales, para discutir la coexistencia y capacidad productiva de plantas C3 y CAM bajo condiciones de alta humedad y baja radiación incidente. Además se discuten posibles patrones de diferenciación evolutiva dentro de la familia Bromeliaceae. La ocupación de hábitats húmedos y sombreados tiene varias consecuencias eco-fisiológicas importantes:

- 1) Reducción de la actividad CAM. La menor densidad de flujo fotónico no parece afectar la proporción de CO₂ incorporado durante los períodos de luz y oscuridad. El balance neto de carbono en plantas CAM y C3 de sombra es similar, pues en ambos casos la capacidad fotosintética está limitada por la cantidad de luz disponible.
- 2) Supervivencia de plantas CAM con menor resistencia a la desecación. La máxima tensión xilemática y la presión osmótica del líquido celular son similares en plantas C3 y CAM que coexisten en estos ambientes, lo que indica la exposición a déficits hídricos de la misma magnitud.
- 3) Mayor sensibilidad a la fotoinhibición. Es poco probable que el metabolismo CAM contribuya a contrarrestar el efecto de alta irradiación en plantas CAM de sombra.

La predominancia de especies CAM en la subfamilia Bromelioideae (Bromeliaceae) sugiere su origen en ambientes con alta insolación y con sequía frecuente. En la actualidad ocurre un proceso de ocupación de hábitats húmedos y sombreados en bosques pluviales tropicales por especies epifitas y terrestres de esta subfamilia, proceso en el cual se observan modificaciones metabólicas y anatómicas que les permiten competir con especies C3 de sombra de hábito similar.

ENGLISH SUMMARY

In this paper original data and published reports on metabolism and ecological characteristics of CAM plants occurring as epiphytes or terrestrial plants in humid tropical forests are discussed in relation to coexistence and productive capacity of C3 and CAM plants growing under conditions of high humidity and low incident radiation. In addition, possible evolutionary patterns within the Bromeliaceae are considered. Occupation of humid and shady habitats by CAM plants leads to several important eco-physiological consequences:

- 1) Reduction in CAM activity. The lower photon flux density apparently does not affect the proportion of CO₂ taken up during daily light and dark periods. The net carbon balance of shade CAM and C3 plants is similar, because in both cases the photosynthetic capacity is limited by the amount of light energy available.
- 2) Survival of CAM plants with lower drought resistance. Maximum xylem tension and osmotic pressure of cell sap are similar in C3 and CAM plants coexisting in these environments, pointing to the development of water deficits of the same magnitude.
- 3) Higher sensitivity to photoinhibition. It does not seem probable that CAM metabolism helps counteract the detrimental effects of high photon flux densities in shade CAM plants.

Predominance of CAM species in the Bromelioideae subfamily (Bromeliaceae) suggests their origin in environments with high insolation and frequent drought. Currently occupation of humid and shady habitats in tropical rainforests by epiphytic and terrestrial species of this subfamily is taking place. In this process metabolic and anatomic modifications can be identified which allow them to compete with shade C3 species of similar habit.

El proceso que se denomina Metabolismo Ácido de Crassuláceas (CAM) consiste en la fijación nocturna de CO₂ del aire por órganos fotosintéticos de plantas superiores en una reacción catalizada por

la enzima fosfo-enol-piruvato carboxilasa (PEP-carboxilasa). El CO₂ fijado es acumulado en forma de ácido málico en la vacuola de la célula. Durante el día el ácido málico es transportado de nuevo al

¹ Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela.

² CIEZA, Universidad Francisco de Miranda, Coro, Venezuela.

³ Anthropology Department, University of Cape Town, South Africa.

citoplasma donde es descarboxilado enzimáticamente y el CO_2 liberado es incorporado a carbohidratos a través del ciclo de Calvin en el interior de cloroplastos. Osmond (1978) diferencia cuatro fases en el curso diario del intercambio neto de CO_2 y metabolismo del ácido málico en plantas CAM: la fijación nocturna de CO_2 (Fase I); el comienzo del período de iluminación (Fase II); la descarboxilación matutina del ácido málico acumulado durante la noche; durante este período los estomas están cerrados (Fase III); fijación de CO_2 externo a través de ribulosa-difosfato carboxilasa (RuBP-carboxilasa) al desacidificarse los tejidos fotosintéticos (Fase IV). El funcionamiento de este sistema bioquímico está asociado a un ritmo diario de apertura nocturna y cierre diurno de los estomas. Además su ocurrencia en plantas superiores está asociado a células fotosintéticamente activas de órganos con grado de suculencia variable (baja relación superficie/volumen) (ver revisiones recientes en Ting, 1985; Winter, 1985).

Plantas superiores con metabolismo CAM se encuentran ampliamente distribuidas en zonas semiáridas subtropicales y tropicales, en hábitats caracterizados por marcados déficits hídricos recurrentes. Se considera que bajo estas condiciones el metabolismo CAM tiene gran significación para la supervivencia por dos razones principales: mayor eficiencia de uso de agua y protección contra la fotoinhibición. La importancia del hábito suculento para la supervivencia en esos hábitats y su resistencia a la deshidratación ha sido menos estudiada. Es bien conocido, sin embargo, que el metabolismo CAM no es el único mecanismo exitoso para la supervivencia en zonas áridas que se ha desarrollado en plantas superiores.

Se ha demostrado fehacientemente que el mecanismo bioquímico CAM es más activo en ambientes con marcada oscilación térmica diaria. Las temperaturas nocturnas moderadas favorecen la acumulación de ácido málico, mientras que altas temperaturas las inhiben. La razón de este comportamiento puede encontrarse en la competencia por sustrato entre el ciclo de Krebs y la reacción de fijación de CO_2 catalizada por la PEP-carboxilasa (Medina, 1984; Winter et al., 1986). Aparentemente, un activo metabolismo CAM está asociado a una menor actividad respiratoria dentro de la misma célula. Los óptimos térmicos para la fijación de CO_2 y la acidificación durante la noche varían

con las condiciones de temperatura durante el crecimiento.

Por otra parte, el mecanismo CAM es más activo en ambientes con alta intensidad de luz. En primer lugar, altas intensidades de luz favorecen la acumulación de carbohidratos en cloroplastos y citoplasma, los cuales servirán para generar el sustrato necesario para la reacción de carboxilación. Además, altas intensidades de luz favorecen, conjuntamente con la elevación de temperatura, la descarboxilación del ácido málico acumulado en las vacuolas durante la noche. En los órganos fotosintéticos de plantas CAM las fuentes de CO_2 para la síntesis de ácido málico en las células con cloroplastos, son principalmente el aire circundante y la actividad respiratoria de células no fotosintéticas.

CARACTERIZACION FISIOLÓGICA DE PLANTAS CAM

Una planta puede ser caracterizada como CAM mediante tres criterios esenciales:

a) Marcada acidificación nocturna de los tejidos fotosintéticos. Esta acidificación se expresa como el incremento nocturno del contenido de ácido málico (o de la acidez titulable del jugo vacuolar) en unidades de equivalentes de acidez por peso fresco, por área o por volumen de agua tisular.

b) Fijación neta nocturna de CO_2 del aire. Si la única fuente de CO_2 para la acidificación nocturna es el aire circundante, por cada mol de CO_2 fijado deberían sintetizarse dos equivalentes de acidez (relación CO_2 /ácido málico 1:1).

c) Abundancia de ^{13}C en el tejido fotosintético. La fijación de CO_2 a través de la enzima PEP-carboxilasa conlleva una baja discriminación del isótopo de carbono pesado del aire, en contraste con la fijación de CO_2 a través de la enzima RuBP-carboxilasa, que presenta fuerte discriminación contra el $^{13}\text{CO}_2$. Por lo tanto, la incorporación del CO_2 fijado durante la noche a la materia orgánica sintetizada durante el día siguiente resulta en que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ son más elevados en plantas CAM (similares a los de plantas C4) en comparación con plantas C3 (ver contribución de L. Sternberg en este volumen). Se considera que la determinación del valor de $\delta^{13}\text{C}$ en el tejido fotosintético de una planta puede indicar si la fijación primaria de CO_2 ocurre principalmente a través del mecanismo de PEP-carboxilasa (plantas CAM y C4) o de la RuBP-carboxilasa (plantas C3). Como en plantas

CAM coexisten los dos mecanismos enzimáticos dentro de la misma célula, el valor de $\delta^{13}\text{C}$ de la materia orgánica representa un promedio indicador de la proporción de CO_2 incorporado vía PEP-carboxilasa durante la noche, con respecto al CO_2 externo incorporado vía RuBP-carboxilasa durante el día (Fase IV del CAM).

En este trabajo utilizaremos los tres criterios anteriores simultánea, o alternativamente, para analizar el comportamiento de plantas CAM en bosques húmedos tropicales. El objeto es analizar el papel del metabolismo CAM en la producción de materia orgánica de plantas epífitas o terrestres de bosques húmedos y su significación evolutiva.

PLANTAS CAM EN LOS TROPICOS: HIPOTESIS Y PROBLEMAS

En las zonas tropicales se encuentran plantas CAM en prácticamente todos los ambientes, aunque las formas biológicas y su frecuencia varían de manera muy marcada (Medina, 1987). Los bosques húmedos tropicales contienen muy pocas plantas CAM terrestres, pero dentro de la flora de epífitas se encuentran frecuentemente especies con metabolismo CAM, especialmente de las familias Bromeliaceae, Orchidaceae, Cactaceae, y Asclepiadaceae. El hábitat epifítico es ciertamente el nicho más seco dentro de los bosques tropicales húmedos, razón por la cual la presencia de plantas CAM en ellos se ha interpretado como una consecuencia de la competitividad de plantas CAM en hábitats xéricos (Medina, 1974; Medina et al., 1977; Winter et al., 1983; Griffiths & Smith, 1983; Smith et al., 1985).

La ocupación de hábitats epifíticos por plantas CAM en bosques húmedos tropicales tiene varias consecuencias fisiológicas y evolutivas cuya ocurrencia es posible de ser verificada en condiciones naturales:

a) La ocupación de hábitats epifíticos, o terrestres en casos extremos, conlleva una reducción de la cantidad potencial de radiación visible diaria que reciben los tejidos fotosintéticos. Por ello es probable que se observen adaptaciones del aparato fotosintético a bajas intensidades de luz. La magnitud de la fijación nocturna de CO_2 y de la acidificación del jugo vacuolar debe reducirse en forma proporcional a la cantidad de radiación visible total disponible durante el día. Sin embargo, en plantas CAM obligadas la ganancia neta de carbono

debe seguir siendo primariamente nocturna, es decir, la contribución de la fijación diurna de CO_2 durante la fase IV del CAM debe ser cuantitativamente menor a la fijación nocturna.

b) La ventaja adaptativa de la mayor eficiencia de uso de agua de plantas CAM en comparación con plantas C3 del mismo hábitat debe reducirse en la medida que aumenta la humedad del ambiente y se reduce la fotolepsis (% de la luz total del día que llega al hábitat). Además, las características anatómicas que reducen la evaporación de órganos fotosintéticos (suculencia, hipodermis acumuladoras de agua, cutículas impermeables) tienden a ser similares en epífitas CAM y C3 de bosques húmedos. Por otra parte, la mayor disponibilidad de agua permite la supervivencia de especies CAM obligadas cuya anatomía es menos resistente a la desecación. Si se compara la resistencia a la desecación de plantas CAM de zonas áridas (por ej. especies de los géneros *Cereus* y *Opuntia*) con especies de la misma familia epífitas en bosques húmedos (*Rhipsalis*, *Strophocactus*, *Zygocactus*), se encontrará que las primeras están morfológicamente mucho mejor protegidas contra la evaporación que las segundas.

c) El valor de $\delta^{13}\text{C}$ como integrador de la vía principal de incorporación de carbono en plantas CAM de bosques húmedos debe ser probablemente más negativo, pero su interpretación exacta debe atender a diversos factores de variación. Una reducción de $\delta^{13}\text{C}$ en tejidos fotosintéticos puede significar una disminución de la proporción de carbono fijado durante la noche para la síntesis de materia orgánica de la planta. Pero también podría ser el resultado de la fijación nocturna de CO_2 con un valor de $\delta^{13}\text{C}$ más negativo, por la contribución de CO_2 respiratorio proveniente de la descomposición de materia orgánica en el suelo y de la respiración de la biomasa vegetal del bosque. Por otra parte, la eventual pérdida de CO_2 fijado la noche anterior durante la descarboxilación matutina (Fase III del CAM) puede contribuir a aumentar el valor de $\delta^{13}\text{C}$, ya que en este proceso el $^{13}\text{CO}_2$ más liviano tiende a difundir con mayor rapidez que el $^{12}\text{CO}_2$.

d) En hábitats epifíticos de bosques tropicales húmedos conviven plantas CAM y plantas C3. Las especies pueden ser o no suculentas, o presentar mecanismos especiales para la captación de agua de precipitación tales como la presencia de escamas o la formación de tanques colectores por especies de Bromeliaceae (Pittendrigh, 1948; Griffiths &

TABLA 1. Coexistencia de especies de Bromeliáceas epifitas (*grupo de sol*) en ambientes de alta precipitación (5,100 mm/año) en Trinidad (valores seleccionados de Griffiths & Smith, 1983).

Especies	$\delta^{13}\text{C}$
Metabolismo C3	
<i>Vriesea capituligera</i>	-23.1
<i>V. platynema</i> var. <i>platynema</i>	-24.6
<i>V. rubra</i>	-25.6
<i>V. splitbergeri</i>	-32.4
<i>Guzmania monostachia</i> var. <i>monostachia</i>	-26.5
<i>G. sanguinea</i> var. <i>sanguinea</i>	-26.8
<i>Tillandsia complanata</i>	-30.7
Metabolismo CAM	
<i>Araeococcus micranthus</i>	-18.5
<i>Aechmea aquilega</i>	-14.5
<i>A. dichlamydea</i>	-15.3
<i>A. fendleri</i>	-13.3

Smith, 1983). Esta coexistencia de plantas de hábito similar con metabolismo fotosintético contrastante en un mismo ambiente ofrece posibilidades particularmente propicias para el estudio de la evolución de plantas CAM en el trópico. Se considera que el metabolismo CAM evolucionó en hábitats de alta iluminación, con déficits hídricos marcados y recurrentes, y asociado con una anatomía suculenta. Por ello, la presencia de metabolismo CAM en plantas epifitas o terrestres de bosques húmedos tropicales podría ser interpretado como un relicto fisiológico, cuya significación en términos de competencia interespecífica es menor en hábitats sombreados en comparación con los hábitats originales, pero que no representa una desventaja intrínseca frente a otras epifitas del mismo hábitat con metabolismo fotosintético C3.

En lo que sigue vamos a analizar algunos resultados de estudios eco-fisiológicos de plantas CAM epifitas y terrestres de bosques húmedos tropicales, para fundamentar las hipótesis presentadas aquí.

COEXISTENCIA DE PLANTAS CAM Y C3 EN HABITATS EPIFITICOS

Varios estudios de plantas epifitas de las familias Bromeliaceae y Orchidaceae han demostrado que la frecuencia de especies CAM aumenta desde hábitats más húmedos hasta hábitats más secos (Me-

TABLA 2. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ de hojas de epifitas australianas desarrolladas bajo condiciones contrastantes de iluminación (valores seleccionados de Winter et al., 1983, 1986).

Especies	$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$	
	Sol	Sombra
Polypodiaceae		
<i>Pyrrosia confluens</i>	-22.4	-24.2
<i>P. longifolia</i>	-14.4	-14.9
Orchidaceae		
<i>Bulbophyllum crassulifolium</i>	-13.9	-12.1
<i>Dendrobium pugioniforme</i>	-15.4	-13.9
<i>D. speciosum</i>	-15.3	-14.8
Asclepiadaceae		
<i>Hoya nicholsoniae</i>	-17.2	-18.3

dina, 1974; Griffiths & Smith, 1983; Winter et al., 1983). En ambientes intermedios, bajo las mismas condiciones de iluminación, coexisten especies CAM y C3. Griffiths & Smith (1983) reexaminaron la distribución de bromeliáceas en Trinidad de acuerdo a la clasificación de Pittendrigh (1948) para determinar la ocurrencia de especies CAM en gradientes de luz y humedad. Los tres grupos diferenciados son: a) grupo de exposición total; b) grupo de sol; y c) grupo tolerante a la sombra. Estos grupos fueron identificados a lo largo de un gradiente de precipitación que va desde 6,500 mm hasta 1,300 mm o menos de precipitación por año. Las especies CAM están representadas principalmente en los dos primeros grupos y su frecuencia en ellos aumenta a medida que disminuye la precipitación promedio del área de crecimiento. Por otra parte, el estudio establece claramente que especies epifitas C3 y CAM coexisten en hábitats similares (Tabla 1). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ incluidos en la Tabla 1 no corresponden exactamente a los ejemplares encontrados en el área de precipitación seleccionada, pero son indicadores del metabolismo fotosintético predominante en estas especies.

En un exhaustivo estudio de la abundancia natural de ^{13}C en epifitas de bosques húmedos del norte de Australia Winter et al. (1983) demostraron también que la proporción de epifitas CAM, especialmente dentro del grupo de las orquídeas, aumenta con el incremento en la cantidad de luz disponible. Las epifitas de sombra son fundamentalmente C3 mientras que en las áreas más ex-

TABLA 3. Acumulación de acidez titulable y $\delta^{13}\text{C}$ en plantas epifitas (E) o suculentas terrestres (T) en el Territorio Federal Amazonas, Venezuela.

Especies	Exposicion ¹	Δ Acidez $\mu\text{eq}/\text{cm}^2$	$\delta^{13}\text{C}$ ‰
Cactaceae			
E <i>Epiphyllum hookeri</i>	EA	46.7	-15.8
E <i>Strophocactus wittii</i>	EB	3.5	-14.8-16.5
Orchidaceae			
E <i>Brassavola nodosa</i>	EA	20.4	-15.2
E <i>B. martiana</i>	EA	—	-14.1
E <i>Cattleya superba</i>	EM	19.9	-14.1
E <i>Stelis</i> sp.	EM	—	-14.5
T <i>Vanilla</i> sp.	EM	13.0	-16.4
T <i>Epidendrum</i> sp.	EA	19.9	-18.2
Bromeliaceae			
T <i>Navia reflexa</i>	EA	0	-27.7
E <i>Tillandsia adpressiflora</i>	EM	0	-28.0
E <i>T. flexuosa</i>	EA	—	-15.5
E <i>T. paraensis</i>	EA	11.5	-15.6
E <i>Aechmea chantinii</i>	EM	12.2	-14.0
E <i>A. brevicollis</i>	EA	10.0	-14.4
E <i>A. tillandsioides</i>			
var. <i>tillandsioides</i>	EM	9.1	-13.7
var. <i>kienastii</i>	EM	—	-13.0
T <i>Ananas comosus</i>			
'Maipures'	EA	21.6	-14.7
T <i>Ananas parguazensis</i>	EM		
Sombra		9.9 (7.3-13.0)	-13.5-15.0
Sol		8.7 (5.2-14.1)	-12.2-13.5
T <i>Ananas</i> sp. (sombra)	EB	—	-17.1

¹ Exposición: Alta, Media, o Baja.

puestas la proporción de plantas CAM es considerablemente mayor. Sin embargo, en hábitats similares, sobre un mismo árbol, pueden encontrarse especies de grupos taxonómicos afines con diferente metabolismo fotosintético, como por ejemplo: *Dictyma brownii* (C3) y *Pyrrosia confluens* (CAM) entre las Polypodiaceae, y *Bulbophyllum exiguum* (C3) y *B. crassulifolium* (CAM) entre las Orchidaceae.

Por otra parte, el estudio de Winter et al. (1983) mostró una cierta tendencia en cada especie a mantener valores de $\delta^{13}\text{C}$ dentro de márgenes estrechos, independientemente de las condiciones de iluminación en las que se desarrolló el tejido fotosintético medido (Tabla 2). Esta observación es interpretada como la regulación genética de especies CAM obligadas, según la cual las variaciones

del régimen de iluminación no cambian sustancialmente la proporción de CO_2 incorporado por fijación nocturna. Sin embargo, esta interpretación por lo menos no es completa, ya que se desconoce la influencia de la variación de $\delta^{13}\text{C}$ del CO_2 asimilado en condiciones de sol y de sombra (Medina et al., 1986). Obsérvese, por ejemplo, que el valor de $\delta^{13}\text{C}$ de *Pyrrosia confluens* es más negativo en hojas de sombra (influencia del CO_2 externo?), mientras que en las especies de orquídeas estos valores son menos negativos (aumento de la proporción de CO_2 fijado en Fase II vs. Fase IV?).

Los bosques de la Amazonia Central son relativamente pobres en especies de bromeliáceas y orquídeas epifíticas si se les compara con los bosques montanos nublados del continente americano. En los bosques del Alto Río Negro, con precipi-

TABLA 4. Parámetros hídricos de especies de Bromeliaceae en bosques húmedos de Trinidad (Smith et al., 1985). (En paréntesis números de especies medidas.)

Bosque	Tipo fotosintético	π MPa	Tensión xilemática (MPa)	
			Día	Noche
Bosque de baja altitud (60 m.s.n.m.)	C3 (2)	0.46	0.40	0.20
	CAM (3)	0.45-0.75	0.20	0.42
Bosque nublado (740 m.s.n.m.)	C3 (5)	0.52	0.42	0.18
	CAM (1)	0.56-1.06	0.18	0.51
Claro del Bosque (250 m.s.n.m.)	C3 (1)	0.46-0.62	0.51	0.25
	CAM (4)	0.52-1.12	0.23	0.54

taciones anuales mayores de 3,000 mm, se encuentran plantas CAM, tanto epífitas como terrestres, en condiciones contrastantes de iluminación (Tabla 3). Los valores de acidificación nocturna y de $\delta^{13}\text{C}$ medidos en las especies de la Tabla 3 indican claramente la existencia de un CAM activo o la predominancia del metabolismo CAM en el suministro de CO_2 para la síntesis de materia orgánica en estas plantas. Es notable la existencia de plantas CAM que crecen en sombra extrema tales como *Sirophocactus wittii* y *Ananas* sp.

RELACIONES HÍDRICAS EN ESPECIES

EPIFITAS CAM Y C3

El proceso de acumulación nocturna de ácido málico en la vacuola de células CAM trae como consecuencia variaciones diarias notables de la presión osmótica celular. Las plantas CAM se caracterizan por presentar tensiones xilemáticas mayores durante la noche (medida directa obtenida con la cámara de presión) como consecuencia de la mayor pérdida de agua causada por la apertura estomática nocturna. Igualmente, la presión osmótica del jugo vacuolar es mayor hacia finales del período de oscuridad (medición osmométrica de exprimidos de tejidos foliares previamente congelados). En plantas C3, por el contrario, la tensión xilemática es mayor durante el día, y la presión osmótica permanece más o menos constante, o tiende a aumentar levemente durante las horas de mayor iluminación, como consecuencia de la deshidratación. Estas características permiten diferenciar claramente los tipos fotosintéticos de epífitas creciendo en hábitats similares. Smith et al. (1985) demostraron estas propiedades en bromeliáceas

epífitas de Trinidad, las cuales fueron estudiadas en áreas de diferente precipitación (Tabla 4). Es notable que los valores promedio de ambas propiedades son similares en los dos tipos fotosintéticos, y la diferencia radica solamente en la oscilación diaria de presión osmótica en las plantas CAM. Las similitudes de las presiones osmóticas podría interpretarse como que ambos tipos están sometidos a déficits hídricos integrados similares. Sinclair (1983) observó en epífitas tropicales CAM y C3 que las presiones osmóticas determinadas mediante curvas de presión-volumen son bajas (0.33-0.69 MPa). Estas características corresponden al comportamiento de la presión osmótica en plantas suculentas en ambientes muy diversos (Walter & Kreeb, 1970), independientemente del tipo fotosintético.

ACTIVIDAD CAM EN CONDICIONES DE BAJA INTENSIDAD DE LUZ

Los hábitats epífiticos de bosques húmedos son muy variables en las condiciones de cantidad total de luz. En la Figura 1 se muestran los cursos diarios de conductancia estomática e intercambio neto de CO_2 en plantas epífitas en hábitats que difieren en la cantidad de luz total disponible durante el día. *Philodendron* sp. es una epífita C3 que frecuentemente comparte su hábitat con la bromeliacea CAM *Aechmea chantinii*; ambas plantas reciben cantidades de luz similares. *Vanilla* sp. es una orquídea trepadora que ocupa hábitats con intensidad de luz muy variable. *Epiphyllum hookeri* es una cactácea epífita que por lo general ocupa hábitats más expuestos, pero que es capaz de crecer bajo intensidades de luz muy por debajo de la

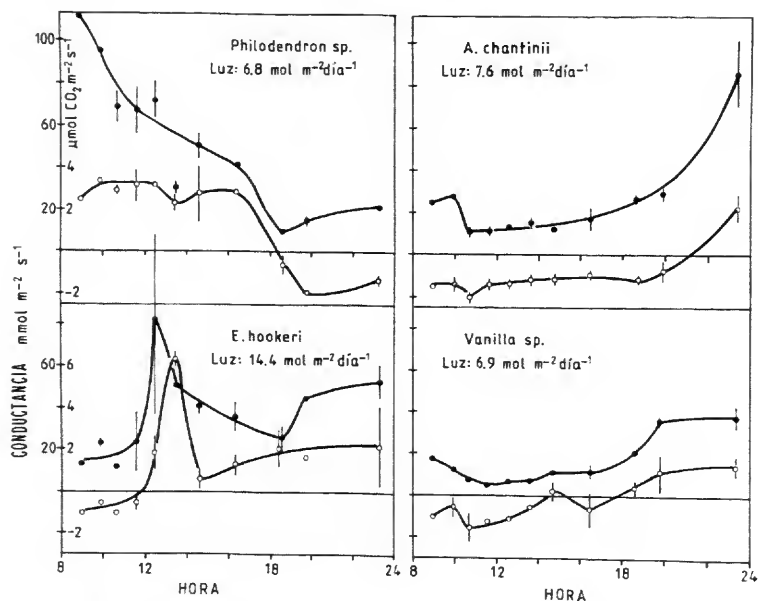


FIGURA 1. Cursos diarios de intercambio neto de CO_2 (círculos vacíos) y de conductancia estomática (círculos llenos) de especies epífitas C3 y CAM en hábitats similares en San Carlos de Río Negro, Venezuela. Los números correspondientes a Luz indican la cantidad total de radiación visible disponible durante el día de medición.

exposición plena. *Aechmea chantinii* y *Vanilla* sp. presentan conductancias estomáticas muy bajas durante todo el período de iluminación. Al comienzo del período de oscuridad los estomas empiezan a abrirse y la conductancia aumenta dos a tres veces por encima del valor diurno. En este conjunto de datos se observa que durante el día ambas especies tienen un balance negativo de CO_2 , y el balance solo se hace positivo durante la noche. Este comportamiento caracteriza a estas especies como plantas CAM obligadas y la entrada principal de CO_2 para síntesis de materia orgánica proviene de la fijación nocturna, como lo indican los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la Tabla 3. En contraste, las curvas correspondientes a *Philodendron* sp. muestran el comportamiento típico de una planta C3, con mayores conductancias diurnas y fijación neta de CO_2 durante el día. Es interesante comprobar que la conductancia estomática se reduce en el curso del día como consecuencia, probablemente, de la reducción de la humedad del aire. La tasa de fijación de CO_2 permanece casi constante durante el día, lo que indica que la disminución de la conductancia estomática es probablemente compensada por el

establecimiento de un gradiente de CO_2 más marcado entre la hoja y el aire circundante. Las curvas de *Epiphyllum hookeri* muestran que a partir de las 11 am los estomas empiezan a abrirse y alcanzan conductancias relativamente elevadas cerca del mediodía, para después disminuir hasta la puesta del sol, cuando los estomas se abren de nuevo. Por ello el balance neto de CO_2 se hace positivo en esta especie a partir de las horas de mediodía.

Las diferencias en la cantidad de CO_2 fijado durante el día entre plantas CAM es seguramente una de las causas de variación del valor de $\delta^{13}\text{C}$ que se mide en los tejidos fotosintéticos. Plantas CAM con mayor fijación de CO_2 durante la fase IV del CAM tendrán correspondientemente valores de $\delta^{13}\text{C}$ más negativos que aquellas que fijan CO_2 solamente durante el período de oscuridad (Osmond, 1978).

La Figura 2 muestra los cursos diarios de acidez titulable en plantas CAM obligadas según lo indican sus valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Tabla 3) pero que crecen en condiciones de luz contrastantes. *Epiphyllum hookeri* crece en hábitats relativamente expuestos (ca. $15 \text{ mol/m}^2 \text{ día}$), *A. chantinii* en hábitats de

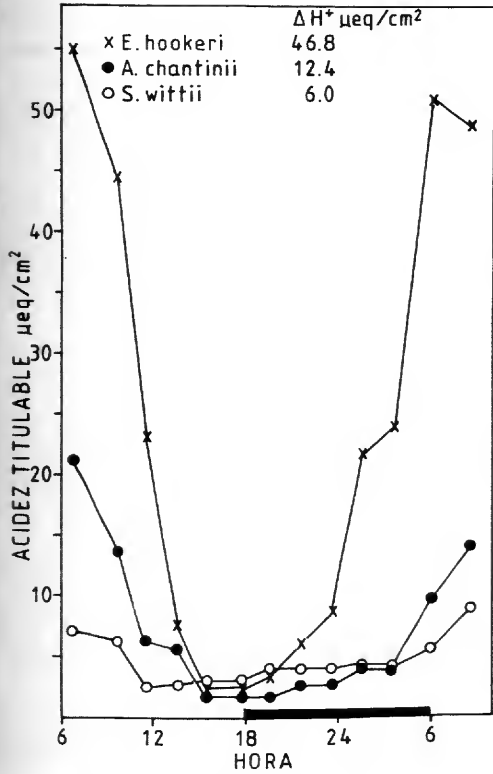


FIGURA 2. Curso diario de la acidez titulable en el tejido fotosintético de especies epífitas de San Carlos de Río Negro, Venezuela. Los números indican la oscilación diaria de acidez titulable en $\mu\text{eq.}$ de acidez por unidad de superficie foliar.

iluminación moderada (ca. $8 \text{ mol/m}^2 \text{ día}$), mientras que *S. wittii* crece en hábitats muy sombreados (menos de $4 \text{ mol/m}^2 \text{ día}$). La Figura 2 permite apreciar las variaciones de la acidificación nocturna

total, la cual es máxima en *E. hookeri* y mínima en *S. wittii*. Si en las tres especies la acidificación nocturna corresponde a la fijación neta de CO_2 exterior, y la contribución de CO_2 respiratorio a la acidificación total es insignificante, las tasas medias de fijación de CO_2 nocturna son comparables a las tasas de fotosíntesis medias que se observan en plantas de sombra C3 y ellas alcanzan a 6.3; 2.4 y $1.9 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2 \text{ s}$ para *E. hookeri*, *A. chantinii*, y *S. wittii* respectivamente.

Al metabolismo CAM se le ha atribuido un papel protector contra la fotoinhibición del aparato fotosintético que se produciría en condiciones de bajo suministro de CO_2 y alta intensidad de luz. La razón estriba en que la descarboxilación diurna del ácido málico podría constituir una fuente de CO_2 interna que evitaría la fotoinhibición. En plantas CAM que crecen naturalmente en condiciones de muy baja intensidad de luz Winter et al. (1986) demostraron una clara fotoinhibición, revelada tanto en el intercambio de CO_2 como en la reducción del rendimiento cuántico, cuando los órganos fotosintéticos se exponen a alta intensidad de luz por pocas horas (Tabla 5). Este hallazgo demuestra que el metabolismo CAM por si solo no es suficiente para proteger el aparato fotosintético contra la fotoinhibición, y además que el crecimiento en hábitats sombreados sensibiliza los órganos fotosintéticos contra altas intensidades de luz solar directa.

ASPECTOS EVOLUTIVOS DE PLANTAS CAM EN BOSQUES HUMEDOS TROPICALES

Desde los viajes de Schimper por América Central se ha especulado sobre las líneas de evolución del epifitismo en la familia Bromeliaceae, especialmente sobre las Tillandsioideae. Las líneas principales de argumentación se basan en la secuencia evolutiva de ocupación de nichos dentro de bosques

TABLA 5. Fotoinhibición en plantas CAM de sombra (calculado de Winter et al., 1986).

Especies	Intensidad $\mu\text{mol/m}^2 \text{ s}$		Fotosíntesis $\mu\text{mol/m}^2 \text{ s}$	Rendimiento cuántico
<i>Pyrrhosia longifolia</i>	ca. 370	control	10.4	0.084
		inhibida ¹	2.8	0.036
<i>Hoya nicholsoniae</i>	300	control	5.2	0.107
		inhibida ²	1.3	0.029

¹ 6 horas de exposición a luz solar directa.

² 2 horas de exposición a $2,000 \mu\text{mol/m}^2 \text{ s}$.

TABLA 6. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ de hojas adultas de especies pertenecientes a la subfamilia Bromelioideae.

Especies	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	Hábitat	Autor
<i>Acanthostachys strobilacea</i>	-14.9	E, S	(1)
<i>Aechmea aquilega</i>	-14.5	E, T, s, EM	(3)
<i>A. aripensis</i>	-12.0	E, S, h	(3)
<i>A. blanchetiana</i>	-13.9	T, s	(1)
<i>A. brevicollis</i>	-14.4	E, T, h, ET	(2)
<i>A. bromeliifolia</i>	-13.6	E, h, EM	(1)
	-12.9		(3)
<i>A. chantinii</i>	-14.0	E, h, EM	(2)
<i>A. dichlamydea</i>	-15.3	E, h	(3)
<i>A. downsiana</i>	-9.7	E, h	(3)
<i>A. fendleri</i>	-13.3	E, T, h, EMB	(3)
<i>A. gamosepala</i>	-15.4	E, T, h	(1)
<i>A. lingulata</i>	-16.7	E, S, T, h	(1)
	-12.2		(3)
<i>A. magdalenae</i> var. <i>magdalenae</i>	-15.5	T, h, EB	(3)
<i>A. mertensii</i>	-18.5	E, h	(3)
<i>A. nudicaulis</i> var. <i>nudicaulis</i>	-14.7	E, h, s, EM	(3)
<i>A. pectinata</i>	-15.7	E, S, T, h, s	(1)
<i>A. tillandsioides</i>			
var. <i>tillandsioides</i>	-15.2	E, h, EM	(1)
	-13.7		(2)
var. <i>kienastii</i>	-13.0	E, h, EM	(2)
<i>Ananas</i> cf. <i>lucidus</i>	-17.1	T, h, EB	(2)
<i>A. comosus</i> 'Maipures'	-14.7	T, h, EA	(2)
<i>A. comosus</i> var. <i>comosus</i>	-12.4	T, h, EA	(3)
<i>A. paraguayensis</i>			
Sombra	-13.5	T, s, EM	(2)
Sol	-12.2	T, s, EM	(2)
<i>Araeococcus micranthus</i>	-16.7	E, h, EM	(1)
	-18.5		(3)
<i>Billbergia amoena</i>	-15.9	T, S, E	(1)
<i>B. porteana</i>	-12.0	E, S, h	(1)
<i>B. pyramidalis</i>	-15.6	T, h	(1)
	-15.9		(3)
<i>B. rosea</i>	-13.7	E, h, EM	(3)
<i>Bromelia humilis</i>	-14.1	T, s, EAM	(1)
	-12.1		(3)
<i>B. chrysantha</i>	-10.2	T, s, EAM	(3)
<i>B. plumieri</i>	-20.4	T, s, EAM	(3)
<i>Canistrum lindenii</i> var. <i>roseum</i>	-18.3	E, h, EB	(1)
<i>C. triangulare</i>	-16.3	E, h, EB	(1)
<i>Cryptanthus bromelioides</i>	-16.2	T, S, h, EB	(1)
<i>Cryptanthus</i> sp.	-17.8	T, S, h, EB	(1)
<i>Greigia</i> cf. <i>ocellata</i>	-26.2	T, h, EAM	(2)
<i>G. cf. columbiana</i>	-24.7	T, h, EAM	(2)
<i>Hohenbergia brachycephala</i>	-15.6	E, EM	(1)
<i>H. disjuncta</i>	-17.1	E	(1)
<i>H. cf. littoralis</i>	-12.1	T, s, EA	(1)
<i>H. salzmännii</i>	-15.7	E, T, EAM	(1)

TABLA 6. Continuación.

Especies	$\delta^{13}\text{C} \text{‰}$	Hábitat	Autor
<i>H. stellata</i>	-14.5	E, T, EM	(3)
<i>H. utriculosa</i>	-12.4	S, EA	(1)
<i>Neoglaziovia variegata</i>	-13.4	T, S, EAM	(1)
<i>Neoregelia concentrica</i>	-15.9	T, E, h	(1)
<i>N. coriacea</i>	-15.8		(1)
<i>N. cruenta</i>	-14.0	T, E, S, EA	(1)
<i>N. eleutheropetala</i>	-15.0	T, E, h, EM	(1)
<i>Nidularium innocenti</i> var. <i>innocenti</i>	-24.0	E, T, h, EM	(1)
<i>N. scheremetieri</i>	-16.3	E, T, h, EMB	(1)
<i>Ortophytum foliosum</i>	-17.2	S, EA	(1)
<i>O. saxicola</i>	-16.4	S, EA	(1)
<i>Portea petropolitana</i>	-13.5	T, h, s, EAM	(1)
<i>Quesnelia marmorata</i>	-14.2	E, h	(1)
<i>Q. quesneliana</i>	-13.7	T, s, EAM	(1)
<i>Streptocalyx floribundus</i>	-14.5	T, E, h, s, EAM	(1)
<i>S. poeppigii</i>	-14.0	E, h, EM	(1)
<i>Wittrockia campos-portoi</i>	-23.1	E, T	(1)
<i>W. superba</i>	-15.4	E, T, S, h	(1)

T: terrestre; E: epífita; S: saxícola; h: bosques húmedos; s: bosques o matorrales secos; EA: exposición alta; EM: exposición media; EB: exposición baja. Autores: (1) Medina et al., 1977; (2) presente trabajo; (3) Griffiths & Smith, 1984.

húmedos. Algunos autores estiman que las formas epifitas xeromorfas evolucionaron a partir de plantas epifitas de sombra, las cuales progresivamente ocuparon áreas más expuestas dentro del follaje. Durante este proceso desarrollaron caracteres morfo-fisiológicos que confieren mayor resistencia contra la desecación a los tejidos fotosintéticos e incrementan la eficiencia de uso de agua (escamas, tejidos suculentos, metabolismo CAM) (Schimper, 1888; Benzing & Renfrow, 1971). Otros autores argumentan que la evolución ha debido ocurrir a partir de ancestros con alta demanda lumínica, que crecían en ambientes de alta exposición y que invadieron como epifitas las partes más altas del dosel del bosque, probablemente perdiendo progresivamente las características morfológicas y fisiológicas que les daban alta resistencia a la desecación. Esta argumentación se basa principalmente en la demanda de luz de la mayoría de las especies de Bromeliaceae y en suposiciones sobre los tipos más primitivos de la familia desde el punto de vista taxonómico (Pittendrigh, 1948; Medina, 1974). Griffiths & Smith (1983) han retomado la discusión

basados en la distribución de especies CAM dentro de los tipos de especies de Bromeliaceae caracterizados por Pittendrigh en Trinidad. Los autores se adhieren a la idea básica de Pittendrigh del carácter heliófilo de las bromeliáceas, probablemente asociado al tipo fisiológico ancestral.

La discusión es realmente compleja y no puede decirse que haya sido resuelta. Las evidencias anatómicas, citológicas, y de distribución geográfica apuntan hacia la idea de que las tres subfamilias de las Bromeliaceae: Pitcairnioideae, Tillandsioideae, y Bromelioideae se originaron de un ancestro terrestre de hábitats húmedos, con noches relativamente frías, y de alta exposición, probablemente en áreas montañosas del Escudo de Guayana y los Andes. En las Tillandsioideae se desarrolló muy tempranamente el hábito epifítico y así invadieron hábitats húmedos, en los cuales dieron origen a numerosas especies C3, y hábitats más secos donde se diferenciaron morfológica y fisiológicamente, dando origen a numerosas especies CAM aparentemente solo dentro del género *Tillandsia*. Las Pitcairnioideae mantuvieron su hábito terrestre y

se siguieron diferenciando en hábitats húmedos de alta exposición en montañas tropicales, o invadieron hábitats más secos en el trópico, donde se desarrollaron especies suculentas con metabolismo C3, por ejemplo en el género *Pitcairnia*, o zonas secas subtropicales donde se diferenciaron géneros de carácter muy xerofítico, con anatomía suculenta y metabolismo CAM, como *Dickya*, *Encholirion*, *Deuterocohnia*, y *Abromeitiella*.

Las Bromelioideae presentan un cuadro más complejo. En esta subfamilia se diferenciaron géneros de hábito terrestre como *Ananas*, *Neoglaziovia*, *Bromelia*, y muchos géneros epifíticos tales como *Aechmea*, *Billbergia*, *Hohenbergia*, y *Neoregelia*. Todos los géneros de Bromelioideae estudiados hasta ahora presentan metabolismo CAM muy pronunciado, por lo que se les ha caracterizado como plantas evolucionadas en ambientes xéricos. Sin embargo, especies del género *Greigia*, que ocurren en áreas muy húmedas de altas montañas en el trópico y alcanzan hasta bosques muy húmedos en el sur de Chile, parecen ser especies estrictamente C3, con lo cual aparece una nueva línea de diferenciación ecológica dentro de la subfamilia.

La Tabla 6 muestra una compilación de datos publicados y recientes sobre valores de $\delta^{13}\text{C}$ y hábitats ecológicos de las especies estudiadas de la subfamilia Bromelioideae. Debe notarse la poca frecuencia de valores típicos de plantas C3 (*Greigia* spp.; *Nidularium innocentii*, *Wittrockia camposportoi*) y también el margen de variación de valores de $\delta^{13}\text{C}$ que se encuentra en algunos géneros. En el género *Aechmea* se encuentran especies que varían de -9.7 hasta -18.5% . En el género *Bromelia* los valores varían entre 10.2 y 20.4% y en el género *Ananas* los valores oscilan entre 12.2 y 17.1% .

Los géneros *Aechmea* y *Ananas* son particularmente interesantes desde el punto de vista evolutivo. El primero es un género predominantemente epifítico con especies muy tolerantes a la desecación que crecen en bosques ralos de zonas semiáridas tropicales (por ej. *Aechmea aquilega*) hasta especies epifitas y terrestres en bosques húmedos, muy tolerantes a bajas intensidades de luz y que han sido descritas como verdaderas plantas CAM de sombra (por ej. *Aechmea magdalenae*—Pfitsch & Smith, 1984; *A. fendleri* y *A. lasseri*—Medina, 1987). El género *Ananas* por otra parte, está

conformado por especies que son todas plantas CAM obligadas. Según evidencias recientes, el género parece haberse diferenciado en el área norte de la cuenca amazónica, específicamente en las zonas bajas del escudo de Guayana (Leal & Antoni, 1980). Las especies no cultivadas de *Ananas* parecen ser muy tolerantes a la sombra, e incluso algunas de ellas forman parte del sotobosque de bosques semi-decíduos (*Ananas parguazensis*) o bosques muy húmedos tropicales (*Ananas ananassoides*).

Las Bromelioideae tienen el mayor número de géneros dentro de la familia (29), de ellos 17 géneros presentan especies CAM, un género es C3, y en dos géneros se han encontrado especies con valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares a los de especies C3. Faltan por estudiar nueve géneros, de los cuales varios se hayan distribuidos en áreas secas del subtropico americano y son probablemente CAM. Otros géneros poseen especies terrestres que ocurren en el soto de bosques densos (por ej. *Hohenbergiopsis*, *Pseudananas*, *Ronnbergia*) y serían de importancia para analizar el proceso de adaptación a la sombra en plantas CAM potenciales. Dos géneros de gran interés son *Ochagavia* y *Fascicularia*, por su distribución claramente extratropical.

CONSIDERACIONES FINALES

El análisis de los datos sobre metabolismo fotosintético y ocurrencia de plantas CAM epifitas o terrestres en bosques húmedos tropicales permite extraer algunas conclusiones útiles para la orientación de investigaciones sobre la evolución del metabolismo CAM en los trópicos:

- 1) La ocupación de hábitats sombreados trae como consecuencia una reducción de la actividad CAM, pero no necesariamente una reducción en la proporción de carbono incorporado a materia orgánica proveniente de la fijación nocturna de CO_2 . Esto quiere decir que la menor cantidad de luz total recibida no parece afectar la relación de incorporación de CO_2 durante la noche y durante el día.

- 2) La ocupación de hábitats sombreados y húmedos permite la supervivencia de plantas CAM menos resistentes a la desecación. Plantas C3 y CAM que coexisten en un mismo hábitat presentan potenciales xilémáticos máximos y presiones osmóticas comparables, lo que indica la similitud del

stress de sequía al que ambos tipos de especies están sometidos.

3) La reducción en la cantidad de luz total durante el crecimiento se refleja en una mayor sensibilidad a la fotoinhibición. La actividad CAM no parece jugar papel alguno en la protección contra la fotoinhibición en plantas CAM de sombra.

4) La distribución del metabolismo CAM en especies de Bromelioideae parece indicar que la subfamilia se originó en hábitats abiertos con tendencia a la sequía. En la actualidad puede observarse el proceso de ocupación de hábitats húmedos y sombreados en bosques pluviales tropicales por especies de Bromelioideae, epifitas y terrestres. El estudio eco-fisiológico de todos los géneros de Bromelioideae permitiría apreciar la magnitud de los cambios metabólicos que se han operado en aquellas especies que ocurren solo o preferentemente en hábitats húmedos y sombreados en comparación con las especies que ocurren solamente en sitios abiertos, soleados, y con sequías recurrentes.

LITERATURA

- BENZING, D. H. & A. RENFROW. 1971. The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among tillandsioid bromeliads. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* 132: 19-30.
- GRIFFITHS, H. & J. A. C. SMITH. 1983. Photosynthetic pathways in the Bromeliaceae of Trinidad: relations between life-forms, habitat preference and the occurrence of CAM. *Oecologia (Berl.)* 60: 176-184.
- LEAL, F. & M. G. ANTONI. 1980. Especies del género *Ananas*: origen y distribución geográfica. *Revista Fac. Agron. (Maracay)* 29: 5-12.
- MEDINA, E. 1974. Dark CO₂ fixation, habitat preference and evolution within Bromeliaceae. *Evolution* 28: 677-686.
- . 1984. On the temperature dependence of dark CO₂ fixation in CAM plants: acidity, growth and $\delta^{13}\text{C}$ values. Pp. 52-72 in E. Medina (editor), *Physiological Ecology of CAM Plants*. Ediciones IVIC-CIET, Caracas.
- . 1987. Aspectos ecológicos de plantas CAM en los trópicos. *Revista Biol. Trop.* 35 (Supl.): 55-70.
- , G. MONTES, E. CUEVAS, & Z. ROKSANDIS. 1986. Profiles of CO₂ concentrations and $\delta^{13}\text{C}$ values in tropical rainforests of the upper Río Negro basin, Venezuela. *J. Trop. Ecol.* 2: 207-217.
- , M. DELGADO, J. TROUGHTON & J. D. MEDINA. 1977. Physiological ecology of CO₂ fixation in Bromeliaceae. *Flora* 166: 137-152.
- OSMOND, C. B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 29: 379-414.
- PFFTSCH, W. A. & A. P. SMITH. 1984. Shade adaptation in *Aechmea magdalenae* (Bromeliaceae), an obligate CAM plant in the tropical moist forest understory, Barro Colorado Island, Panamá. *Bull. Ecol. Soc. Amer.* 65: 225.
- PITTENDRICH, C. S. 1948. The bromeliad-*Anopheles*-malaria complex in Trinidad. I. The bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89.
- SCHIMPER, A. F. W. 1888. Die epiphytische Vegetation Amerikas. *Bot. Mitt. Tropen II*. Fischer Verlag, Jena.
- SINCLAIR, R. 1983. Water relations of tropical epiphytes. I. Relationships between stomatal resistance, relative water content and the components of water potential. *J. Exp. Bot.* 34: 1652-1663.
- SMITH, J. A. C., H. GRIFFITHS, M. BASSETT & N. M. GRIFFITHS. 1985. Day-night changes in the leaf water relations of epiphytic bromeliads in the rain forest of Trinidad. *Oecologia (Berl.)* 67: 475-485.
- TING, I. 1985. Crassulacean acid metabolism. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 36: 595-622.
- WALTER, H. & K. KREEB. 1970. Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre öko-physiologische Bedeutung. *Protoplasmatologia II C6*. Springer Verlag, Vienna.
- WINTER, K. 1985. Crassulacean acid metabolism. Pp. 329-387 in J. Barber & N. R. Barker (editors), *Photosynthetic Mechanisms and the Environment*. Elsevier Science Publ. B.V. (Biomedical Division), La Haya.
- , C. B. OSMOND & K. T. HUBICK. 1986. Crassulacean acid metabolism in the shade. Studies on an epiphytic fern, *Pyrrhosia longifolia*, and other rainforest species from Australia. *Oecologia (Berl.)* 68: 224-230.
- , B. J. WALLACE, G. C. STOCKER & Z. ROKSANDIS. 1983. Crassulacean acid metabolism in Australian vascular epiphytes and some related species. *Oecologia (Berl.)* 57: 129-141.



AGRADECIMIENTOS
a los
PATROCINADORES DEL
IV CONGRESO LATINOAMERICANO DE BOTANICA

GOBIERNO DE COLOMBIA

Presidencia de la República
Segunda Expedición Botánica
Gobernación de Antioquia
Secretaría de Agricultura Departamental de Antioquia
Alcaldía de Medellín
Secretaría de Educación Municipal de Medellín
Fondo Colombiano de Investigaciones Científicas
— COLCIENCIAS —
Caja Agraria
Instituto Colombiano para el Fomento
de la Educación Superior — ICFES —
INDERENA

ASOCIACIONES CIENTIFICAS

Asociación Colombiana para el Avance
de la Ciencia — A.C.A.C. —
Asociación Latinoamericana de Botánica — A.L.B. —
Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

FUNDACIONES

Fundación Segunda Expedición Botánica
Fundación Jardín Botánico "Joaquín A. Uribe," Medellín
Fundación Jardín Botánico "Guillermo Piñeres,"
Banco de la República, Cartagena
Fundación para la Educación Superior — FES —
Fundación Natura
Partners of the Americas
Fondo para la Protección del Medio Ambiente
"José Celestino Mutis"
— FEN Colombia —
Cruz Roja Colombiana

INSTITUCIONES DE ENSEÑANZA, INVESTIGACION Y CULTURA

Universidad de Antioquia
Facultad de Ciencias, U. de A.
Departamento de Biología, U. de A.
Facultad de Ciencias, Universidad Nacional, Bogotá
Instituto de Ciencias Naturales, U.N.
Departamento de Biología, U.N.
SENA
Planetario Municipal de Medellín "Jesús Emilio Ramírez"

ORGANIZACIONES INDUSTRIALES

AVIANCA
Hotel Intercontinental, Medellín
Progreso Corporación Financiera
Federación Nacional de Cafeteros de Colombia
Suramericana de Seguros
Coltabaco
Calcetines Crystal
Fábrica de Licores de Antioquia
Coca-Cola
Banco Industrial Colombiano
Credencial

ORGANISMOS INTERNACIONALES

Centro Internacional de Investigaciones
para el Desarrollo — CIID — Canadá
Convenio "Andrés Bello"
Consejo Británico
Red Latinoamericana de Ciencias Biológicas
UNESCO
International Union for Conservation of Nature
— IUCN —
World Wildlife Fund — U.S.A.
Missouri Botanical Garden — U.S.A.
New York Botanical Garden — U.S.A.

CONSEJOS NACIONALES DE CIENCIA Y TECNOLOGIA

CONICET — Argentina

CNPq — Brasil

CONICYT — Chile

COLCIENCIAS — Colombia

NSF — Estados Unidos

CONACYT — México

CONICIT — Venezuela

