

Citar como:

Goldstein, G., Rada, F., Orozco, A., Montilla, M., Zabala, O., Cavelier, J., Azócar, A. 1989. Mantenimiento del turgor en especies leñosas tropicales: un modelo basado en cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 27: 37-49.

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. Cavellier, 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: Processos y 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.

censos 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_f) son más negativos que los del agua en el suelo (ψ_s) 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)

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

donde E es el flujo de agua que circula desde el suelo hasta las hojas, $\psi_s - \psi_f$ 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:

$$\psi_\pi = -RTC$$

en donde ψ_π 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)
Paramo	<i>Ardicia cuneata</i> (22)
	<i>Espeletia timotensis</i> (J) (5)
	<i>Espeletia spicata</i> (J) (6)
	<i>Espeletia moritziana</i> (J) (7)
	<i>Polylepis sericea</i> (23)
Sabana estacional	<i>Espeletia spicata</i> (A) (24)
	<i>Curatella americana</i> (8)
	<i>Byrsonima crassifolia</i> (9)
	<i>Genipa caruto</i> (18)
Arbustal espinoso	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (19)
	<i>Prosopis juliflora</i> (10)
	<i>Acacia tortuosa</i> (11)
Manglares costeros	<i>Pereskia guamacho</i> (12)
	<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_x^{100}) y con menos frecuencia el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (ψ_x^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

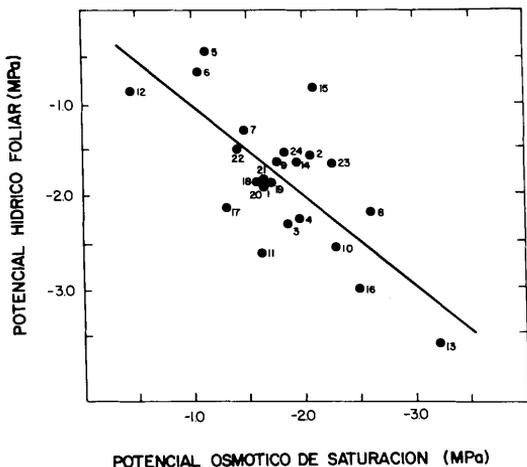


FIGURA 1. Relación entre el potencial hídrico foliar mínimo (ψ_f^{\min}) y el potencial osmótico de saturación (ψ_x^{100}), determinado mediante curvas presión-volumen, para 24 especies tropicales perennifolias. La ecuación de la regresión lineal es: $\psi_f^{\min} = 0.92 \cdot \psi_x^{100} - 0.143$, $r = 0.72$. 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_f^{\min}) medido durante el período del día de máxima demanda evaporativa, y el potencial osmótico de saturación (ψ_x^{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_f^{\min} y el ψ_x^{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.

MODULO 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 OSMOTICAS 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-

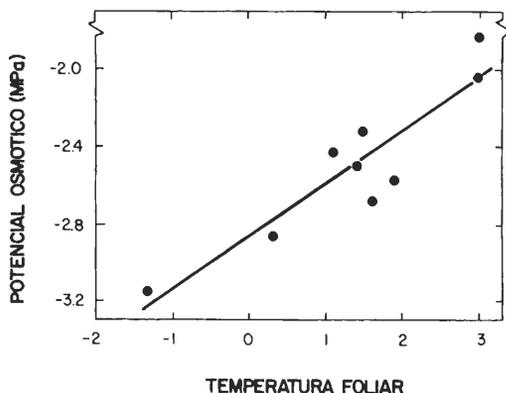


FIGURA 2. Relación entre temperatura foliar mínima y potencial osmótico (determinado psicrométricamente) para *Polylepis sericea*. Los puntos representan los valores de temperatura foliar mínima en °C y el correspondiente potencial osmótico foliar (tomado de Rada et al., 1985).

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 arborecente 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 osmómeros 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,

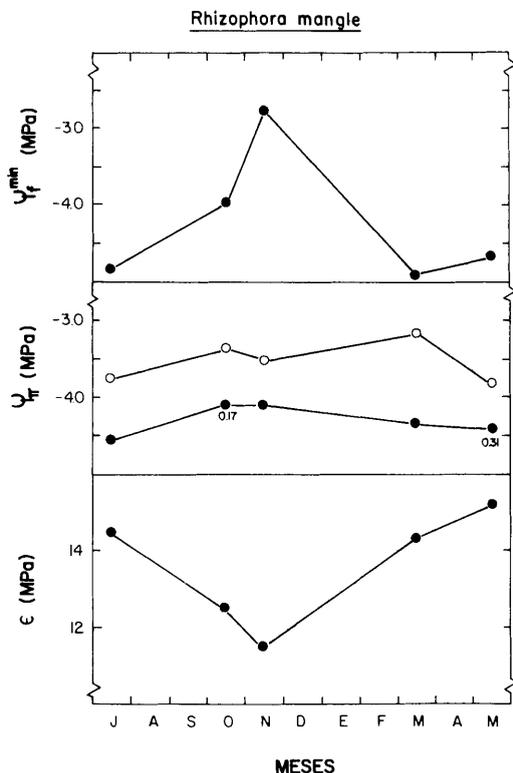


FIGURA 3. Variaciones estacionales de potencial hídrico foliar mínimo (ψ_f^{\min}), potencial osmótico (ψ_s) de saturación (○) y en el punto de pérdida de turgencia (●), y módulo de elasticidad (ϵ) para *Rhizophora mangle*. Las cifras en el panel central representan el número de osmómeros por g de peso 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.

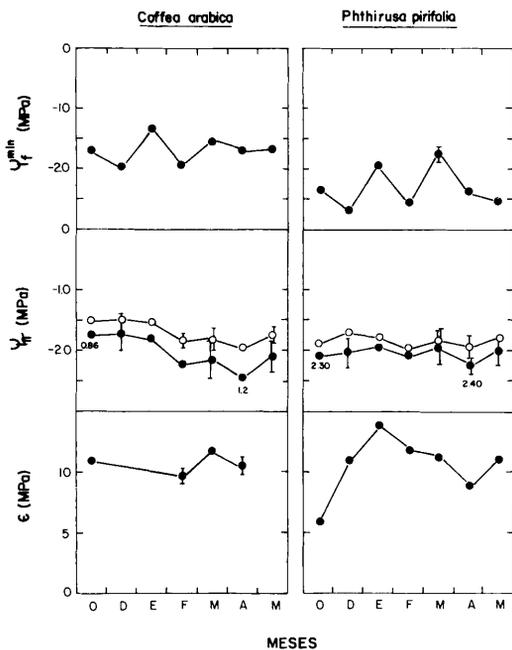


FIGURA 4. Variaciones estacionales del potencial hídrico foliar mínimo (ψ_{min}), potencial osmótico (ψ_s) de saturación (O) y en el punto de pérdida de turgencia (●), y módulo de elasticidad (ϵ) para *Coffea arabica* y *Phthirusa pyrifolia*. Las cifras en el panel central representan el número de osmoles 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 sustratos 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 períodos 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 períodos 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 período 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-

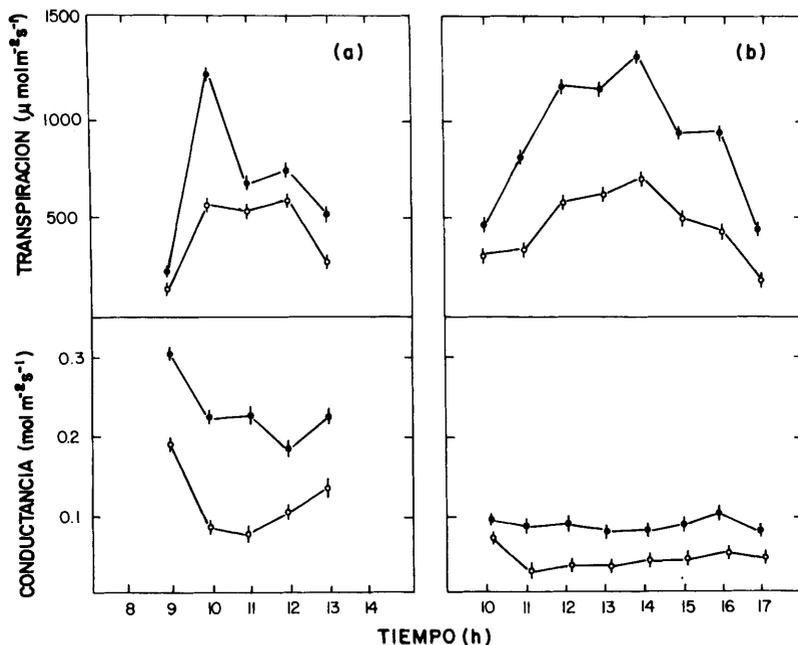


FIGURA 5. Ciclos diarios de transpiración y conductancia estomática durante un día de la época húmeda (a) y un día de la época seca (b), para la hemiparásita *Phthirus pyrifulia* (●) y su hospedera *Coffea arabica* (○). Las barras representan una desviación estandar a ambos lados de la media (tomado 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 más 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_{*}^{100} (potencial osmótico de saturación), ψ_{*}° (potencial osmótico de pérdida de turgor), CRH^o (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_{*}^{100} (MPa)	ψ_{*}° (MPa)	CRH ^o	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

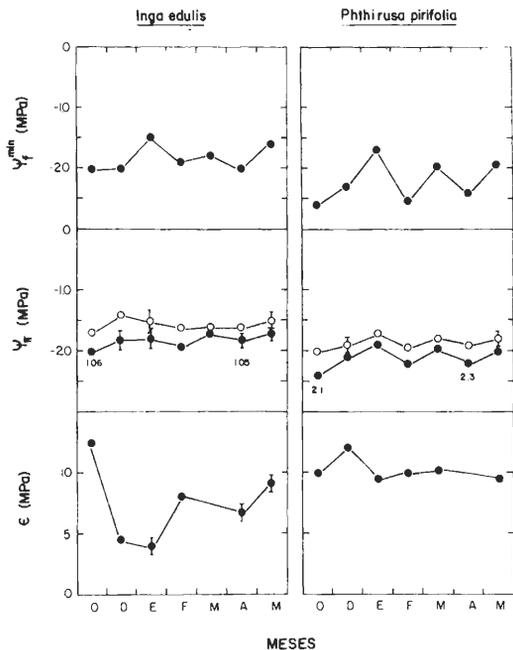


FIGURA 6. Variaciones estacionales del potencial hídrico foliar mínimo (ψ_f^{min}), potencial osmótico (ψ_x) de saturación (O) y en el punto de turgencia (●), y módulo de elasticidad (ϵ) para *Inga edulis* y *Phthirusa pyrifolia*. Las cifras en el panel central representan el número de osmómos por g 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 períodos 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-

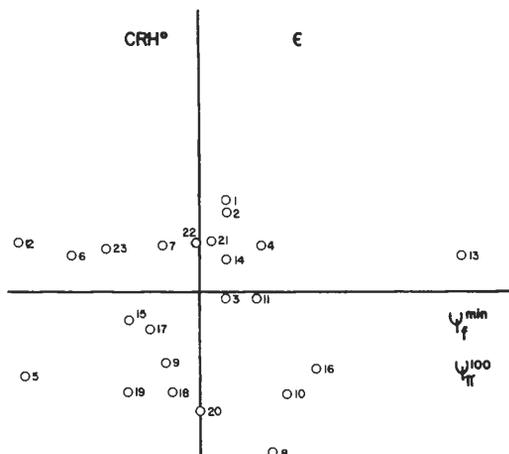


FIGURA 7. Proyección de las especies, identificadas con un número y de las variables, en el plano definido por los dos primeros componentes principales. La identificación de las especies y del tipo de ecosistema al cual pertenecen aparecen en la Tabla 1.

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 similaridad 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 si 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.
- BOLAÑOS, J. A. & D. J. LONGSTRETH. 1984. Salinity effects on water potential components and bulk elastic modulus of *Alternanthera phyloxeroides* (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 pyrifolia* (H.B.K.) Eich. con dos hospedantes: *Coffea arabica* L. var. *caturra* 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 treeline species. *J. Exp. Bot.* 36: 987-1000.
- , ———, ———, A. OROZCO, M. MONTILLA & O. 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 *Polytepis* (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.