

Efectos de la hemiparásita *Phthirusa pyrifolia* sobre el balance hídrico de dos hospedantes

Miguel Montilla, Aura Azócar y Guillermo Goldstein *

Postgrado de Ecología Tropical,
Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes,
Mérida, Venezuela

* Dirección actual : Laboratory of Biomedical and Environmental sciences,
U.C.L.A., 900 Veteran Ave, Los Angeles, LA 90024

RESUMEN

Este trabajo analiza algunos de los mecanismos de regulación del balance hídrico que operan en los sistemas hospedante-hemiparásita, constituido por las especies *Coffea arabica*-*Phthirusa pyrifolia* e *Inga edulis*-*P. pyrifolia*.

Se realizaron ciclos diarios de variables microambientales (temperatura del aire y humedad relativa) y de respuestas de las plantas (Conductancia estomática, G_s ; temperatura foliar, densidad de flujo transpiratorio, E ; déficit de presión de vapor hoja-aire, DPV ; potencial hídrico foliar (ψ_f). Las mediciones se realizaron con frecuencia mensual, durante ocho meses en plantas de café e *Inga* no parasitadas (controles), parasitadas y en la hemiparásita de ambas hospedantes. Asimismo, se analizaron las propiedades hídricas del tejido foliar a través de curvas de presión-volumen.

Los resultados muestran que la hemiparásita presenta tasas de G_s y E superiores a las de sus hospedantes, así como potenciales hídricos y osmóticos más negativos. Estas diferencias generan un gradiente favorable al flujo de agua hacia la parásita. Todas las especies exhibieron control estomático en la época seca, el cual parece estar determinado por el incremento en la demanda evaporativa.

Cada especie en particular mostró variaciones estacionales de respuesta en las propiedades hídricas del tejido foliar. El café disminuyó el potencial osmótico (ψ_π), aumentó el número de osmoles por peso seco (N_s) y la concentración de carbohidratos solubles, pero mantuvo constante la elasticidad de la pared celular (ϵ), lo cual podría considerarse como ajuste osmótico estacional. *I. edulis* aumentó la elasticidad de la pared celular lo cual le permitiría mantener el turgor durante periodos cortos de sequía. La hemiparásita en café presentó un aumento en la rigidez de la pared celular, durante la época seca, que favorece una mayor capacidad de succión de agua sin modificar el ψ_π , mientras que en *Inga* mantuvo constantes tanto el ψ_π como ϵ .

Las plantas hospedantes parasitadas a diferencia de las no parasitadas no mantienen un balance hídrico favorable, perdiendo turgor durante varias horas del día, siendo este efecto aparentemente más acentuado en café.

PALABRAS CLAVES: Relaciones hídricas, *Coffea arabica*, *Inga edulis*, hemiparásita, módulo de elasticidad, ajuste osmótico, transpiración, conductancia estomática.

ABSTRACT

Some mechanisms regulating the water balance operating in the host-hemiparasite systems, formed by *Coffea arabica-Phthirusa pyrifolia* and *Inga edulis-P. pyrifolia* species were studied.

Daily cycles of microenvironmental variables (air temperature and relative humidity) as well as plant responses (stomatal conductance, G_s ; leaf temperature, transpirational flow density, E ; leaf-air vapour pressure difference, VPD ; leaf water potential, ψ_L) were measured on a monthly basis for a period of eight months. Measurements were performed on infected and healthy (controls) coffee and *Inga* plants and on mistletoes plants. The leaf tissue water properties were also studied with pressure-volume curves.

The results show that the hemiparasite has much higher rates of G_s and E than their host and more negative water and osmotic potentials. These differences could generate a favorable gradient in the water flow to the hemiparasite. Each species studied showed stomatal control during the dry season, which seems to be determined by the increase of the evaporative demand.

All of the species exhibited seasonal changes in the leaf tissue properties. Coffee plants decreased the osmotic potential (ψ_π) and increased the number of osmoteles per dry weight (Ns/Dw) and the soluble carbohydrates while keeping the bulk elasticity modulus constant (ϵ), that could be considered as a seasonal osmotic adjustment. *Inga* increases the cellular wall elasticity which would allow it to keep the turgor during short drought periods. In coffee plants, the mistletoe showed an increase in the bulk elasticity modulus during the dry season, determining a higher water uptake capacity without changes in ψ_π . In *Inga* plants the mistletoe kept constant ψ_π and ϵ .

Unlike the control plants, the infected host plants, did not keep a favorable water status, losing turgor several hours during a day, being this effect more important in coffee plants.

KEY WORDS: water relations, *Coffea arabica*, *Inga edulis*, hemiparasite, bulk elasticity modulus, osmotic adjustment, transpiration, stomatal conductance.

RÉSUMÉ

Quelques-uns des mécanismes de régulation du bilan hydrique du système hôte-hémiparasite, constitué par les espèces *Coffea arabica-Phthirusa pyrifolia* et *Inga edulis-P. pyrifolia* ont été étudiés.

On a réalisé des cycles journaliers de variables micro-ambientes (température de l'air, humidité relative) et mesuré les réponses des plantes (conductance stomatique, G_s ; température foliaire, densité de flux transpiratoire, E ; déficit de pression de vapeur feuille-air, DPV ; potentiel hydrique foliaire, ψ_f). Les mesures ont été réalisées chaque mois pendant 8 mois, sur des pieds de café et d'*Inga* non parasités (témoins), parasités ainsi que sur l'hémiparasite de ces deux hôtes. De plus, on a analysé des propriétés hydriques du tissu foliaire au moyen des courbes de pression-volume.

Les résultats montrent que l'hémiparasite présente des taux de G_s et E supérieurs à ceux de ses hôtes, ainsi que des potentiels hydriques et osmotiques plus faibles. Ces différences engendrent un gradient favorable pour le flux d'eau vers le parasite. Toutes les espèces ont montré un contrôle stomatique pendant la période sèche, ceci semble déterminé par l'augmentation de la demande évaporative.

Chaque espèce a montré des variations saisonnières en réponses aux propriétés hydriques du tissu foliaire. Le caféier a diminué son potentiel osmotique (ψ_π), a augmenté le nombre d'osmoteles par poids sec (Ns/ps) et la concentration de sucres solubles, mais a maintenu constante l'élasticité de la paroi cellulaire, ce qui pourrait être considéré comme un ajustement osmotique saisonnier. L'élasticité de la paroi cellulaire d'*Inga* a augmenté, ce qui a permis de maintenir la turgescence pendant de courtes périodes de sécheresse. Sur le caféier, l'hémiparasite a montré une augmentation de la rigidité de la paroi cellulaire pendant la période sèche favorisant ainsi une plus grande capacité de succion d'eau sans modifier le ψ_π alors que sur *Inga* elle a gardé constante ψ_π comme ϵ .

Les plantes hôtes parasitées, à la différence des contrôles, ne maintiennent pas un bilan hydrique favorable et diminuent leur turgescence pendant plusieurs heures du jour, cet effet semble être plus accentué sur le caféier.

MOTS CLÉS · Relations hydriques, *Coffea arabica*, *Inga edulis*, hémiparasite, mode d'élasticité, ajustement osmotique, transpiration, conductance stomatique.

INTRODUCCION

El estudio de las relaciones fisiológicas entre plantas hemiparásitas y hospedantes reviste gran interés, no sólo porque pueden causar daño en plantas de importancia económica, sino también porque el sistema presenta una economía de recursos muy particular debido a que tienen un suministro común de agua e iones minerales, y, aunque cada especie de esta relación presenta mecanismos independientes de regulación de las tasas de pérdida de agua por transpiración y absorción de CO₂, cada respuesta individual afecta el funcionamiento del sistema en su totalidad (GLATZEL, 1983).

Las hemiparásitas son plantas autótrofas que pueden proveerse de sus requerimientos energéticos sin que haya transferencia de asimilados. Algunos autores han señalado (HULL & LEONARD, 1964; TSIVION, 1975; HOLLINGER, 1983) que la capacidad fotosintética de éstas plantas es inferior a la de sus hospedantes. La obtención de agua y nutrientes se realiza a través del haustorio, órgano parasítico especializado que se inserta en los vasos de la hospedante.

El hecho de que las hemiparásitas muestren tasas transpiratorias mucho más altas que la de sus hospedantes ha sido interpretado como un mecanismo de transporte de agua exclusivamente (VARESCHI & PANNIER, 1953; HELLMUTH 1971; KLAREN & VAN DE DIJK, 1976) o como un mecanismo de obtención de nutrientes inorgánicos (GLATZEL, 1983) específicamente nitrógeno (SCHULZE & EHLERINGER, 1984; SCHULZE *et al.*, 1984).

El efecto de las hemiparásitas sobre sus hospedantes es variado. EHLERINGER *et al.* (1986), señalan que las plantas infectadas muestran potenciales hídricos foliares, conductancia estomática y concentraciones de nitrógeno más bajas que las plantas no infectadas. Por otra parte, SCHULZE *et al.* (1984) y ULLMAN *et al.* (1985) sugirieron que las hemiparásitas de ambientes semiáridos exhiben mecanismos de control estomático diario, sincronizados con la respuesta estomática de sus hospederos, con lo cual se logra un equilibrio en el sistema que a largo plazo determina la sobrevivencia de ambas plantas.

El propósito de este trabajo fué el de estudiar a lo largo de un ciclo estacional en el régimen pluviométrico, algunos de los mecanismos de regulación del balance hídrico en los sistemas hemiparásita-hospedera constituido por *Phthirusa pyrifolia-Coffea arabica* y *P. pyrifolia-Inga edulis*. El estudio se realizó en un agroecosistema cafetalero con manejo de sombra parcial que consta básicamente de dos estratos, uno inferior constituido por los arbustos de *C. arabica*, que es el cultivo y otro superior formado por los árboles que le dan sombra al cafeto y son especies propias del bosque natural siendo *I. edulis* uno de los árboles más utilizados. Estas dos especies son infectadas fuertemente por la hemiparásita.

MATERIALES Y METODOS

ÁREA DE ESTUDIO Y MATERIAL VEGETAL

El sitio de estudio estuvo localizado en los Andes venezolanos, Tovar, Estado Mérida (8°15'N, 72°45'W), a una altitud de 780 m. La vegetación de esta área es característica del bosque estacional (SARMIENTO *et al.*, 1971) con una precipitación anual de 980 mm distribuida bimodalmente. El período de sequía dura de tres a cuatro meses (diciembre a abril) y los dos períodos húmedos se ubican entre abril y junio el primero y setiembre y diciembre el segundo.

Las especies hospedantes estudiadas fueron: *Coffea arabica* L. (Rubiaceae) e *Inga edulis* HBK (Leguminosae). La primera es una especie arbustiva, cultivada bajo sombra parcial. En este caso particular con cinco años de sembrada sin fertilización y en su segunda cosecha. *I. edulis* es una especie del bosque original, utilizada como sombra para el cultivo de café. Es un árbol que alcanza hasta 12 m de altura, con un sistema radicular profundo, por lo que no compete con el cafeto por agua o nutrientes (ALARCIÓN, 1979).

Phthirusa pyrifolia (HBK) EICHL (Lorantaceae), es una hemiparásita que prolifera en áreas perturbadas y cultivos. Ataca un amplio espectro de especies arbóreas y arbustivas por lo que podría considerarse como parásita generalista (АТСАТИ, 1983). En los cafetos se considera como una plaga, pues incide en la producción de la planta, pudiendo incluso dañarla irreversiblemente si no se controla a tiempo.

MEDICIONES DE CAMPO

Varios cursos diarios de variables microambientales y de respuesta de las plantas se obtuvieron desde octubre de 1984 a mayo de 1985. Durante este período, el mes de octubre fué el más húmedo y febrero el más seco. Las mediciones se realizaron en individuos adultos infectados (sistema hospedante-hemiparásita) y no infectados (control) de las especies hospedantes y en hemiparásitas de ambas especies hospedantes.

La conductancia estomática (G_s) se midió con un porómetro de difusión de estado estable, construido en nuestro laboratorio. El instrumento consta básicamente de una cámara que contiene un sensor de humedad y uno de temperatura, un ventilador, un flujímetro de área variable (Cole Palmer, Inst.) y una válvula de diez pasos reguladora de la entrada de aire seco a la cámara. El sensor de humedad relativa y de temperatura de la cámara del porómetro es un Vaisala modelo HMI 14 (Helsinki, Finlandia). En cada especie del estudio se realizaban con frecuencia horaria (desde las 7 a.m. hasta las 18 p.m.) tres mediciones sobre hojas que tenían la misma exposición. Debido a que las hojas de la hemiparásita son anfiestomáticas, la conductancia se calculó utilizando el criterio de área foliar proyectada (KÖRNER *et al.*, 1979); para lo cual se hicieron mediciones por ambas caras de las hojas.

El flujo transpiratorio (E) se determinó a partir de los valores de conductancia foliar y de déficit de presión de vapor hoja-aire (NOBEL, 1974).

El potencial hídrico de las hojas (ψ_f) se estimó de las mediciones con la cámara de presión (PMS mod 600) realizadas aproximadamente cada hora durante el lapso diurno desde las 7 a.m. hasta las 18 p.m., salvo en los meses de la época húmeda en los que se medía hasta las 14 p.m. debido a la lluvia. Cada vez se tomaban tres hojas por especie, las cuales se colocaban en bolsas de polietileno e inmediatamente se les determinaba el potencial hídrico.

Las temperaturas del aire y de las hojas fueron medidas con termocuplas Cu-Co (calibre 36) y la humedad relativa del aire con un psicrómetro ventilado ASSMAN instalado a 1.5 m de altura.

ANÁLISIS DE CURVAS PRESIÓN-VOLUMEN

Los componentes del potencial hídrico del tejido foliar (ψ_f) y el módulo de elasticidad de la pared celular (ϵ) fueron estimados mediante la técnica de curvas de presión-volumen (TYREE & HAMMEL, 1972). Se tomaban muestras de ramas maduras y expandidas e inmediatamente después de

cortadas se introducían en un recipiente con agua y se recortaban nuevamente dentro del agua para evitar la formación de burbujas de aire en los vasos del xilema. Se cubrían con bolsas de polietileno y se trasladaban al laboratorio donde se mantenían en la oscuridad por 24 horas para que las ramas alcanzaran completa saturación. Después de saturadas, las ramas se pesaban rápidamente en una balanza de precisión (Mettler) y la presión inicial (ψ) se determinaba con una bomba de presión. Las hojas se dejaban transpirar libremente y las determinaciones de peso fresco y de presión balanceante se continuaban hasta obtener varios puntos de la porción lineal de la curva de presión-volumen. Para cada una de las plantas analizadas se realizaban con frecuencia mensual de tres a cinco curvas. Los resultados fueron graficados como $1/\psi_f$ versus el contenido relativo de agua (CRA). Para ajustar los puntos en la fase lineal de la curva se utilizó una regresión de la forma $1/\psi_f = b_0 + b_1 * CRA$ (TYREE & RITCHER, 1981, 1982).

Los parámetros obtenidos de las curvas presión-volumen, incluyen: potencial osmótico de saturación (ψ_n^{100}) y en el punto de pérdida de turgor (ψ_n^0) (TYREE & RITCHER, 1981), el módulo de elasticidad (ϵ) y el número de osmómeros de soluto. El módulo de elasticidad se calculó con el método de TYREE y JARVIS (1982) y el número de osmómeros de soluto en una hoja (N_s/ps) se estimó mediante la ecuación $N_s = \psi_n^{100} * V_0/RT$; donde N_s representa la concentración de solutos osmóticamente activos, V_0 es el volumen de agua simplásmica, que se obtiene de la extrapolación de la porción lineal de la curva a la abscisa, teóricamente es la cantidad total de agua que puede ser extraída; R es la constante universal de los gases y T la temperatura en grados kelvin (TYREE *et al.*, 1978).

Los cursos diarios de potencial de turgor (ψ_p) se obtuvieron a partir de los valores de potencial hídrico medidos en el campo, menos el potencial osmótico correspondiente a ese potencial hídrico obtenido a través de las curvas presión-volumen del mes en estudio.

La concentración de carbohidratos solubles se determinó utilizando el método de la antrona descrito por ALLEN (1974).

RESULTADOS

BALANCE HÍDRICO EN EL CAMPO

En la figura 1 se muestran los cursos diarios de las respuestas de todas las plantas incluídas en el estudio en un día típico de la estación húmeda (octubre de 1984). En la hemiparásita los valores de conductancia estomática (fig. 1b) fueron tres veces más altos que los exhibidos por los dos tipos de café y de *Inga*. Los valores en las plantas infectadas de *Inga* fueron menores que en las plantas control y en las horas de mayor demanda evaporativa mostraron una diferencia con el control de $0.07 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ que pareciera indicar la existencia de cierre estomático.

El flujo transpiratorio (fig. 1c) fué siempre mayor en la hemiparásita, el cual en café el valor máximo fué de $2.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 9 de la mañana y en *Inga* fué de $2.95 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a las 11 a.m.; SCHULZE *et al.* (1984) y ULLMAN *et al.* (1985) encontraron valores similares para otras especies de Lorantáceas. El café control mostró valores de transpiración ligeramente superiores a los de café infectado. En *Inga* se observan diferencias notables en E en las horas del mediodía, consecuencia del cierre estomático que muestran las plantas parasitadas en el mismo periodo.

En el sistema café-hemiparásita, los ψ_f (fig. 1d) fueron consistentemente más negativos en *P. pyrifolia*, que mostró diferencias de hasta 1.5 MPa en

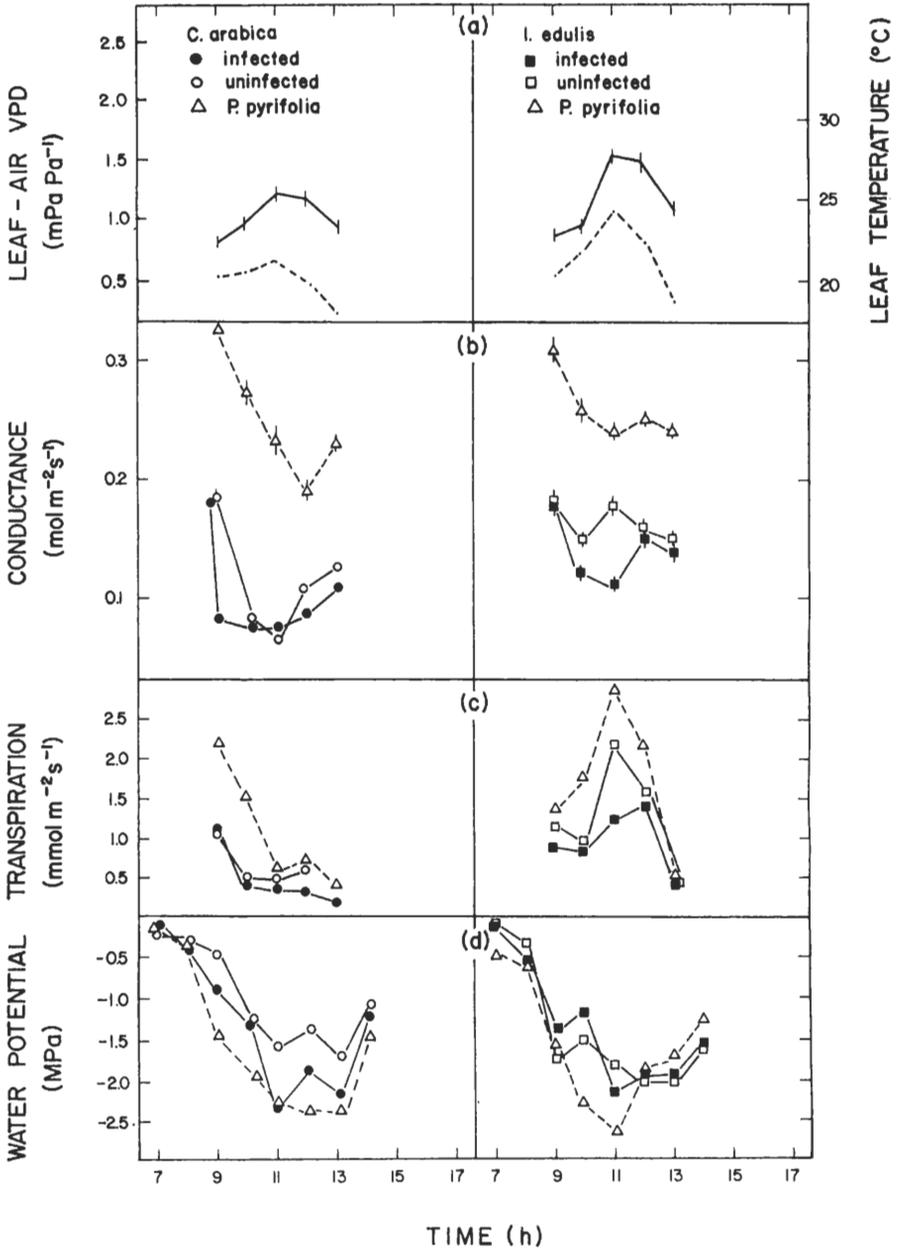


FIG. 1

FIG. 1. — Curso diario de variables microambientales y de respuestas de las plantas en *Coffea arabica* control (○) e infectada (●), *Inga edulis* control (□) e infectada (■) y la hemiparásita *Phthirusa pyrifolia* (△) en los dos hospedantes en la estación húmeda (octubre de 1984). (a) Déficit de presión de vapor hoja-aire (VPD) y temperatura foliar. Cada punto representa el promedio de las mediciones realizadas en las tres especies estudiadas. (b) Conductancia estomática (Gs). (c) Transpiración (E). (d) Potencial hídrico foliar (ψ_f). La barras verticales representan los errores standard (\pm) ($n=3$). La ausencia de barra, indica que el error standard era más pequeño que el símbolo.

FIG. 1. — Daily course of microenvironmental variables and plant responses in *Coffea arabica* control (○) and infected (●) plants, *Inga edulis* control (□) and infected (■) plants and the hemiparasite *Phthirusa pyrifolia* (△) on both host during the wet season (October 1984). (a) Leaf-air vapour pressure difference, VPD and leaf temperature, each point represents the average of the measurements on the three species. (b) Stomatal conductance (Gs). (c) Transpirational flux (E), and (d) leaf water potential (ψ_f). Vertical bars represent \pm standard errors ($n=3$). Absence of bars indicates that the standard error was smaller than the symbol.

relación al café infectado, cuyos valores fueron más negativos que los del control durante las horas de mayor demanda evaporativa.

En *Inga*, la hemiparásita también mostró los potenciales hídricos más negativos, pero en este caso la diferencia entre los valores de la hemiparásita y de la hospedante fue menor que la observada en café y sólo en las horas de mayor demanda evaporativa. En *Inga* control e infectada los ψ_f fueron semejantes.

Para un día típico de la estación seca, en febrero de 1985 (fig. 2), cuando la demanda evaporativa hoja-aire aumentó notablemente, los valores de conductancia estomática (fig. 2b) fueron sustancialmente más bajos que los encontrados en la época húmeda para todas las plantas estudiadas. Aunque nuevamente la hemiparásita exhibió los valores más altos de conductancia, las magnitudes variaron de acuerdo al tipo de hospedante, siendo los valores más altos cuando infecta a *Inga*. Las tasas transpiratorias (fig. 2c) fueron similares a las de la época húmeda, mostrando las hemiparásitas los valores más altos. *Inga* parasitada exhibió un mayor control estomático, disminuyendo a la mitad el valor de la transpiración en las horas de mayor demanda evaporativa con respecto a *Inga* control.

En cuanto a los potenciales hídricos (fig. 2d), el patrón fué similar al observado en la época húmeda aunque los valores fueron más negativos. En las hemiparásitas los ψ_f fueron más negativos que en sus hospedantes y éstos a su vez alcanzaron ψ_f más negativos que sus controles.

RELACIÓN ENTRE TRANSPIRACIÓN Y DÉFICIT DE PRESIÓN DE VAPOR HOJA-AIRE

La figure 3 muestra que en el sistema café-parásita los valores de transpiración fueron similares en las estaciones húmeda y seca, tanto en los controles como en las plantas infectadas y en las hemiparásitas (fig. 3a y 3b). Por otra parte, la hemiparásita presentó tasas transpiratorias superiores a su hospedante (aproximadamente el doble) para valores similares de VPD. Se observa un incremento mucho mayor de la transpiración en respuesta al aumento de VPD en la hemiparásita que en café (control e infectado).

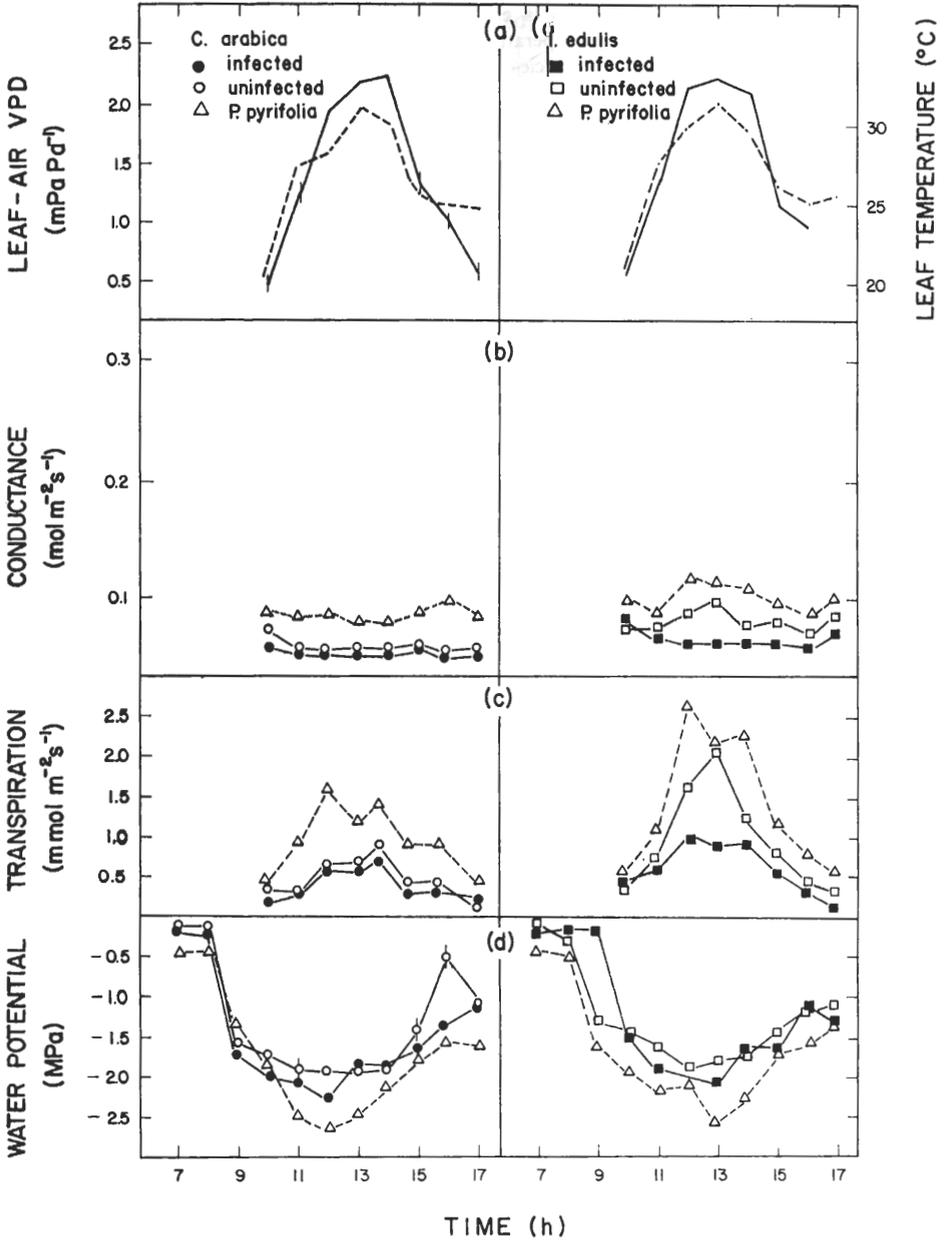


FIG. 2

FIG. 2. — Curso diario de variables microambientales y de respuestas de las plantas en *Coffea arabica* control (○) e infectada (●), *Inga edulis* control (□) e infectada (■) y la hemiparásita *Phthirusa pyrifulia* (△) en los dos hospedantes en la estación seca (febrero de 1985). (a) Déficit de presión de vapor hoja-aire (VPD) y temperatura foliar. Cada punto representa el promedio de las mediciones realizadas en las tres especies estudiadas. (b) Conductancia estomática (G_s). (c) Transpiración (E). (d) Potencial hídrico foliar (ψ_f). La barras verticales representan los errores standard (\pm) ($n=3$). La ausencia de barra, indica que el error standard era mas pequeño que el símbolo.

FIG. 2. — Daily course of microenvironmental variables and plant responses in *Coffea arabica* control (○) and infected (●) plants, *Inga edulis* control (□) and infected (■) plants and the hemiparasite *Phthirusa pyrifulia* (△) on both host during the dry season (February 1985). (a) Leaf-air vapour pressure difference, VPD and leaf temperature, each point represents the average of the measurements on the three species. (b) Stomatal conductance (G_s). (c) Transpirational flux (E), and (d) leaf water potential (ψ_f). Vertical bars represent \pm standard errors ($n=3$). Absence of bars indicates that the standard error was smaller than the symbol.

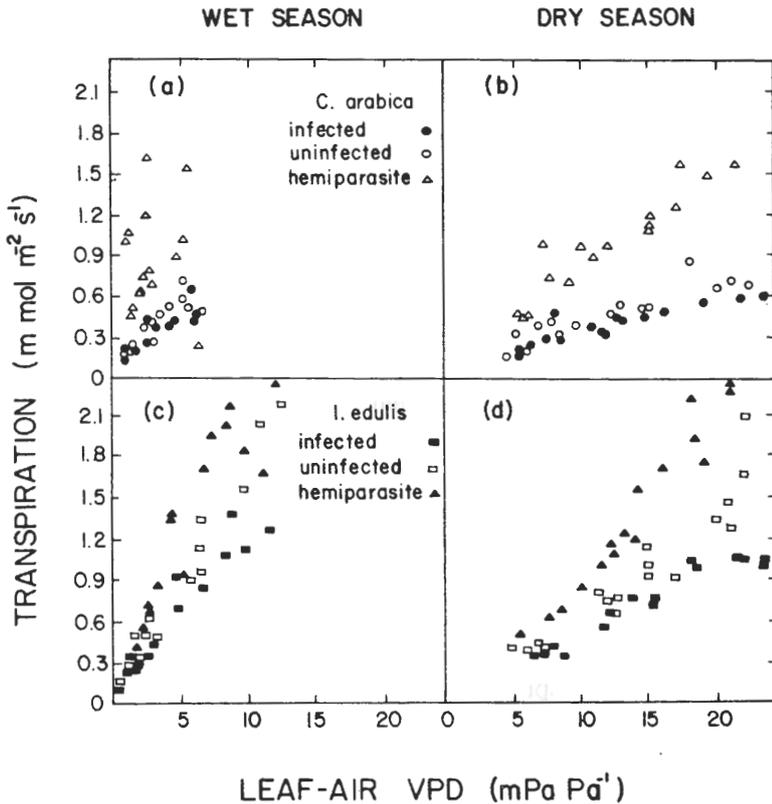


FIG. 3. — Relación entre la tasa transpiratoria (E) y el déficit de presión de vapor hoja-aire (VPD) en los sistemas *Coffea arabica*-*Phthirusa pyrifulia* (a, b) e *Inga edulis*-*P. pyrifulia* (c, d) en condiciones naturales en las estaciones húmeda y seca.

FIG. 3. — Scatter diagram of transpiration (E) as a function of leaf-vapour pressure deficit (VPD) in the *Coffea arabica*-*Phthirusa pyrifulia* (a, b) and *Inga edulis*-*P. pyrifulia* (c, d) systems under field conditions during the wet and dry seasons.

TABLA 1. — Conductancia estomática y tasas de transpiración para los hospedantes control e infectado y sus respectivas hemiparásitas. \bar{G}_s y G_s (max): promedios diarios y conductancia máxima diaria para las épocas húmeda y seca. E (max): Tasa de transpiración máxima diaria en cada estación. \bar{G}_s (hemiparásita)/ \bar{G}_s (hospedante): relación del promedio de las G_s de la hemiparásita y la de su hospedante. ΣE (hemiparásita)/ ΣE (hospedante): relación de la sumatoria de las tasas transpiratorias de la hemiparásita y su hospedante, estimadas a partir de los ciclos diarios durante las estaciones húmeda y seca.

Specie	Season	\bar{G}_s (mol m ⁻² s ⁻¹)		G_s (max) (mol m ⁻² s ⁻¹)		E (max) (mmol m ⁻² s ⁻¹)		\bar{G}_s (hemiparasita) \bar{G}_s (hospedante)		ΣE (hemiparasita) ΣE (hospedante)	
		Wet season	Dry season	Wet season	Dry season	Wet season	Dry season	Wet season	Dry season	Wet season	Dry season
<i>Coffea arabica</i> uninfected		0,115	0,039	0,186	0,064	0,709	0,834	—	—	—	—
<i>Coffea arabica</i> infected		0,104	0,031	0,114	0,038	0,644	0,720	2,39	2,60	3,52	2,27
<i>Phthirusa pyrifolia</i> on coffea		0,249	0,081	0,339	0,097	1,515	1,642	—	—	—	—
<i>Inga edulis</i> uninfected		0,162	0,069	0,224	0,095	2,180	2,078	—	—	—	—
<i>Inga edulis</i> infected		0,142	0,048	0,190	0,070	1,358	1,003	1,80	2,20	1,84	2,23
<i>Phthirusa pyrifolia</i> on Inga		0,257	0,104	0,332	0,128	1,946	2,652	—	—	—	—

El sistema *Inga*-hemiparásita (fig. 3d y 3d) mostró un patrón similar, aunque las plantas infectadas exhibieron un mayor control estomático, haciéndose este patrón de respuesta más notorio durante la época seca.

La acción ejercida por la hemiparásita sobre sus hospedantes puede deducirse de la relación entre la conductancia y transpiración de ambos componentes del sistema. La tabla I muestra que *P. pyrifolia* duplicó las magnitudes de G_s de las hospedantes. Durante la época húmeda los valores de conductancia en la hemiparásita de las dos hospedantes fueron similares, pero en la época seca los valores de la hemiparásita de café son menores. La hemiparásita mostró valores de G_s aproximadamente 2,5 veces más altos que el café parasitado mientras que en *Inga* estos fueron aproximadamente el doble. En cuanto a la tasa transpiratoria, la hemiparásita alcanzó valores 3,5 veces más altos que el café y 1,8 veces más que *Inga* durante la época húmeda. En la época seca la hemiparásita transpiró aproximadamente 2,3 veces más que ambos hospedantes, similares resultados fueron encontrados por GOLDSTEIN *et al.* (1989 b) para *P. maritima* cuando parasita a especies de mangle.

COMPONENTES DEL POTENCIAL HÍDRICO DEL TEJIDO FOLIAR

Los cambios estacionales del potencial hídrico foliar mínimo diario medido en el campo y de algunos de los componentes del potencial hídrico del tejido foliar calculados a partir de las curvas presión-volumen (potencial osmótico a saturación y módulo de elasticidad) se muestran en la figura 4. Las plantas infectadas de café e *Inga* mostraron valores de ψ_f mínimos más negativos durante todo el ciclo estacional. Las tres especies estudiadas mostraron los valores

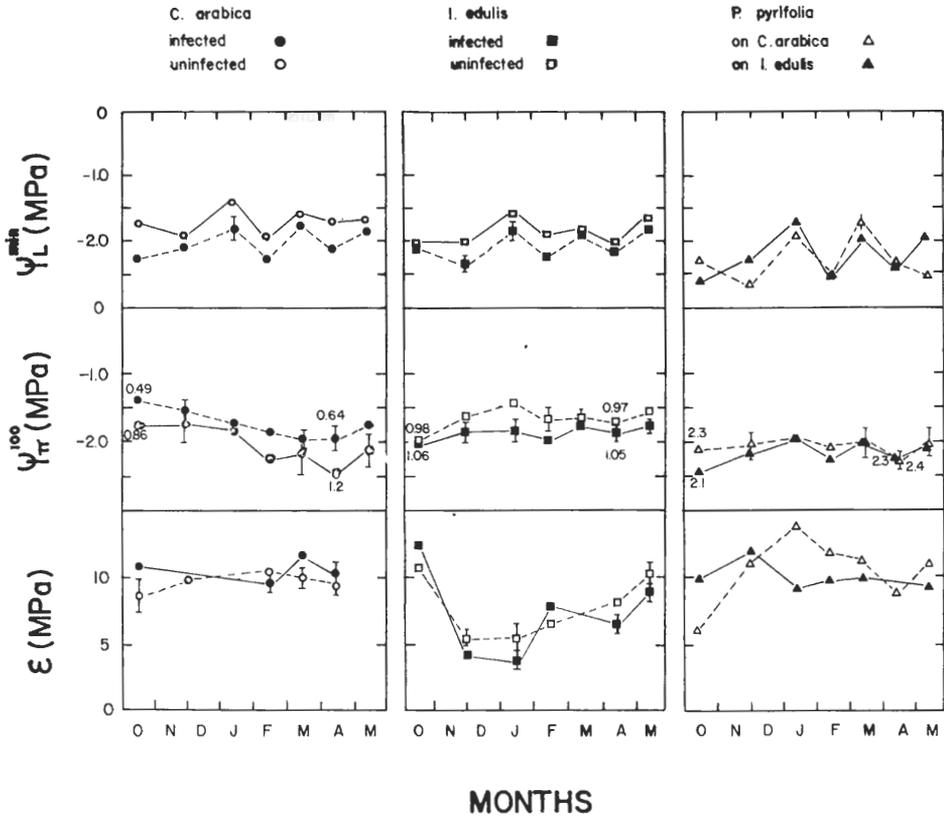


FIG. 4. — Variaciones estacionales del potencial hídrico foliar mínimo (ψ_L^{\min}), potencial osmótico de saturación (ψ_{π}^{100}) y módulo de elasticidad (ϵ) para *Coffea arabica* control (○) e infectada (●), *Inga edulis* control (□) e infectada (■) y *Phthirusa pyrifolia* (△) en las dos hospedantes. Las cifras en el panel central representan el número de osmomoles por g de peso seco foliar para un mes de la época seca y un mes de la época húmeda. Las barras verticales representan los errores standard (\pm) ($n=4$). La ausencia de barra, indica que el error standard era mas pequeño que el símbolo.

FIG. 4. — Seasonal variations of the minimum leaf water potential (ψ_L^{\min}), osmotic potential at full saturation (ψ_{π}^{100}), and modulus of elasticity (ϵ) para *Coffea arabica* control (○) and infected (●) plants, *Inga edulis* control (□) and infected (■) plants and *Phthirusa pyrifolia* (△) on both host. The values in the central panel represent the osmoles of solute per g of leaf dry weight for a month of the dry season and one of the wet season. Vertical bars represent \pm standard errors ($n=4$). Absence of bars indicates that the standard error was smaller than the symbol.

más bajos en el mes más seco (febrero). Tanto el café control como el parasitado mostraron una diferencia altamente significativa ($\alpha=0,05$, test U, Siegel 1970) en los potenciales osmóticos a saturación y en el punto de pérdida de turgor entre los valores máximos y mínimos de las épocas húmeda y seca. Este cambio en los potenciales osmóticos durante la sequía coincidió con incrementos en el número de osmomoles de soluto por unidad de peso seco, el

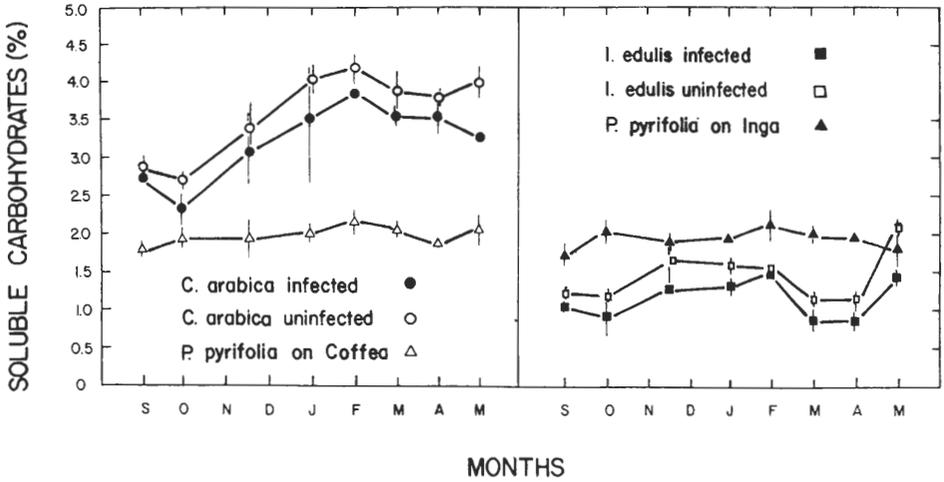


FIG. 5. — Marcha estacional de la concentración de carbohidratos solubles en *Coffea arabica* control (○) e infectada (●), *Inga edulis* control (□) e infectada (■) and *Phthirusa pyriformis* en *C. arabica* (△) y en *I. edulis* (▲). Las barras verticales representan los errores standard \pm ($n=4$). La ausencia de barras indica que el error resultó mas pequeño que el simbolo.

FIG. 5. — Seasonal course of the soluble carbohydrates concentration for *Coffea arabica* control (○) and infected (●) plants, *Inga edulis* control (□) and infected (■) plants and *Phthirusa pyriformis* on *C. arabica* (△) and on *I. edulis* (▲) plants. Vertical bars represent \pm standard errors ($n=4$). Absence of bars indicates that the standard error was smaller than the symbol.

cual varió desde 0,86 *Ns/ps* en la estación húmeda hasta 1,20 *Ns/ps* en la época seca para el café control y desde 0,49 hasta 0,64 en el café parasitado. Paralelamente a la disminución de los potenciales osmóticos, al aumento en *Ns* y a la constancia en el módulo de elasticidad durante todo el periodo de mediciones (fig. 4), se encontró un incremento en los carbohidratos solubles (fig. 5) y una pequeña disminución en el contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor.

La hemiparásita en café mostró ψ_f mínimos diarios más bajos que su hospedante, sin cambios estacionales significativos en el potencial osmótico, en el número de osmómeros y en la concentración de carbohidratos. Durante la época húmeda el ψ_{π}^{100} fué más bajo que en café, pero hacia la estación seca es similar en ambas plantas. El módulo de elasticidad en la hemiparásita varió desde 6,1 MPa en la época húmeda hasta 11,7 MPa en la seca (fig. 4), lo que indica un aumento de rigidez de los tejidos de la hoja que probablemente le permite disminuir el potencial hídrico y crear gradientes de potencial favorables al flujo de agua y nutrientes hacia ella.

Inga edulis control no mostró variaciones notables del ψ_f mínimo, ψ_{π}^{100} , ni del número de osmómeros. Sin embargo el módulo de elasticidad disminuyó durante la época seca en 5 MPa, lo cual indica un aumento en la elasticidad de los tejidos. *Inga* infectada mantuvo ψ_f mínimos más bajos y ψ_{π}^{100} más altos que las plantas control. De igual forma, el número de osmómeros y el

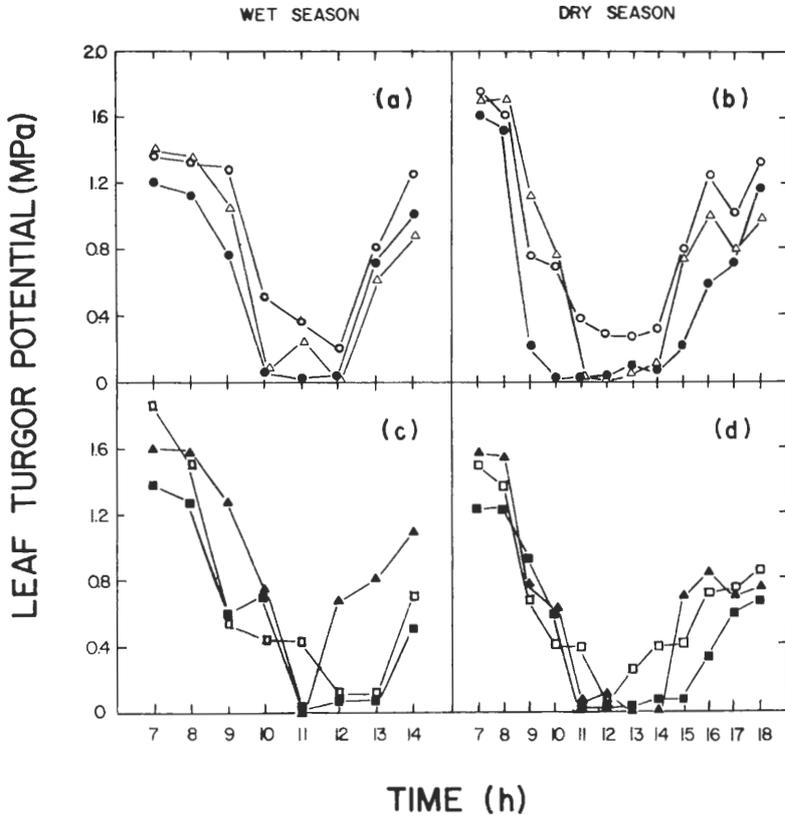


FIG. 6. — Marcha diaria del potencial de turgor (ψ_p) en los sistemas *Coffea arabica* hemiparásita (a, b) e *Inga edulis*-hemiparásita (c, d) en condiciones de campo en las estaciones húmeda y seca. *C. arabica* control (○) e infectada (●). *I. edulis* control (□) e infectada (■). *Phthirusa pyrifolia* en *C. arabica* (△) y en *I. edulis* (▲).

FIG. 6. — Daily course of leaf turgor potential (ψ_p) in the *Coffea arabica*-mistletoe (a, b); *Inga edulis*-mistletoe (c, d) systems under field conditions during the wet and dry seasons. (○) control and (●) infected *C. arabica* plants, Control (□) and infected (■) *I. edulis* plants. (△) *Phthirusa pyrifolia* on *C. arabica* and on *I. edulis* (▲) plants.

módulo de elasticidad fueron similares a los de la planta control. La hemiparásita en *Inga* mostró ψ_f mínimos más bajos que su hospedante sin cambios estacionales en el ψ_π ni en el número de osmómeros de soluto.

La figura 6 muestra un ciclo diario del potencial de turgor (ψ_p) para los sistemas estudiados en un día típico de la época húmeda y seca. Los controles mantuvieron el turgor durante todo el día aún en la época seca; en contraste, café e *Inga* infectados perdieron turgor por 2 y 1 hora respectivamente durante la época húmeda y por 3 y 2 horas durante la sequía, manteniendo los ψ_p muy bajos durante todo el día. La parásita mostró un patrón similar independientemente de la hospedante: pierde turgor durante 1 hora en la época húmeda y 2 horas en la seca.

DISCUSSION

BALANCE HÍDRICO

Los resultados obtenidos con *P. pyrifolia* confirman lo señalado para la mayoría de las plantas hemiparásitas, las cuales presentan tasas transpiratorias más altas que sus hospedantes debido a la mayor conductancia estomática. Varios autores han señalado este hecho planteando varias hipótesis que tratan de explicar tal comportamiento (VARESCHI & PANNIER, 1953; LLAREN & VAN DE DIJK, 1976; GLATZEL, 1983; HOLLINGER, 1983; SCHULZE *et al.*, 1984; SCHULZE & EHLERINGER 1984; ULLMAN *et al.*, 1985).

La mayor tasa transpiratoria de las hemiparásitas parece representar un síndrome adaptativo de estas plantas. Debido a su forma de vida, cualquier aumento de la transpiración como consecuencia de alta conductancia, aumentaría la concentración de CO₂ dentro de la hoja y por lo tanto las tasas de asimilación de carbono. Sin embargo, en estudios sobre regulación e intercambio gaseoso en sistemas parásita-hospedera, se ha encontrado que este aumento relativo de CO₂ interno sólo se traduce en una ganancia marginal muy pequeña (HOLLINGER, 1983). Por otra parte, se ha encontrado que la eficiencia en el uso de agua de varias hemiparásitas es baja en relación a la que presentan sus hospedantes (EHLERINGER *et al.*, 1985; EHLERINGER *et al.*, 1986; GOLDSTEIN *et al.*, 1989 b).

Debido a que la fuente de agua y nutrientes minerales de la hemiparásita es la misma que circula por el sistema vascular de la hospedante, mantener tasas transpiratorias relativamente altas le permitiría a la hemiparásita extraer agua y cantidades adicionales de nutrientes, especialmente nitrógeno (SCHULZE *et al.*, 1984). Asimismo, las tasas de pérdida de agua producen un descenso en el potencial hídrico foliar de las hemiparásitas, lo cual probablemente crea un gradiente de potenciales en la interfase hemiparásita-hospedante que favorecería el flujo de agua y nutrientes hacia la primera. La alta resistencia hidráulica que se genera en el punto de inserción del haustorio puede contribuir a la caída del ψ_f de la hemiparásita y al desarrollo de tal gradiente (GLATZEL, 1983).

Nuestros resultados sugieren que dependiendo del tipo de hospedante, la hemiparásita puede presentar un comportamiento estomático diferente. *Phthirusa pyrifolia* transpira tres veces más cuando infecta a café, mientras que en *Inga* transpira sólo el doble. ULLMANN *et al.* (1985) encontraron un amplio rango de variación en la relación $\Sigma E_{\text{homlp.}}/\Sigma E_{\text{hosp.}}$ de distintas hemiparásitas que va desde las que transpiran 1,5 veces más que su hospedante hasta las que transpiran 9 veces más durante el día.

Por otra parte, el efecto detrimental de la hemiparásita sobre sus hospedantes también es diferente. Así, café parasitado experimenta valores más negativos de ψ_f que *Inga* parasitada. Este efecto se refleja en los potenciales de turgor. Las plantas parasitadas pierden turgor por varias horas durante el día, pero el efecto es más acentuado en café durante la estación seca. El café control presenta una disminución del potencial osmótico durante la época seca, que favorece el mantenimiento del turgor a potenciales hídricos foliares más bajos. La pérdida de turgor mostrada por las plantas infectadas de café probablemente se deba a que no presentan descensos significativos del potencial osmótico.

MECANISMOS DE REGULACIÓN ESTOMÁTICA ESTACIONAL

Durante la época seca, cuando aumentó la demanda evaporativa, las especies estudiadas exhibieron un fuerte descenso en la conductancia foliar. Estos resultados sugieren que tanto las plantas hospedantes como la hemiparásita presentan ajuste estomático, el cual estaría dado principalmente por el aumento del *VPD* más que por la disminución de los potenciales hídricos, por lo menos a los niveles de potencial medidos en el campo. Ha sido mostrado que los estomas de algunas especies responden directamente al *VPD* de la atmósfera circundante a la hoja (SCHULZE *et al.*, 1972; WHITHEAD *et al.*, 1983; MEINZER *et al.*, 1984) o a los cambios en el potencial hídrico (BROWN *et al.*, 1976; NAGARAJAH & SCHULZE, 1983). El grado de respuesta varía con las especies, la edad de la planta, las condiciones de crecimiento, el precondicionamiento al déficit de agua y la magnitud y tasa del "stress" hídrico (TURNER *et al.*, 1978 y TURNER & BEGG, 1981). En café, algunos autores han mostrado que el ajuste estomático se debe a cambios en la demanda evaporativa (WORMER, 1965; MAESTRI & SANTOS BARROS, 1977) aunque BIERHUIZEN *et al.* (1969) señalaron que el cierre estomático en esta especie está estrechamente relacionado con el contenido de humedad del suelo. Sin embargo, estos autores no consideraron especialmente la influencia de la demanda evaporativa en la respuesta estomática. Estudios bajo condiciones controladas y en el laboratorio serían necesarios para aclarar los mecanismos de regulación de los movimientos de cierre y apertura estomática en estas especies.

Cuando los *VPD* son altos, la Lorantácea continúa incrementando su tasa transpiratoria a pesar del control estomático. SCHULZE *et al.* (1984) y ULLMANN *et al.* (1985) señalaron que las hemiparásitas de ambientes semiáridos muestran control estomático diario y relacionaron el descenso en la conductancia estomática con los incrementos en el *VPD*. Según estos autores, las hemiparásitas regulan las pérdidas de agua en coordinación con la respuesta estomática de su hospedante. ULLMANN *et al.* (1985) sugirieron además que tal sincronización entre hospedera y hemiparásita promueve la sobrevivencia a largo plazo de ambas plantas, planteándose de este modo un equilibrio en el sistema. *Phthirusa pyrifolia* regula su apertura estomática en respuesta a altos *VPD* al igual que sus hospedantes y además los potenciales hídricos son siempre menores que los potenciales hídricos de las hospedantes lo cual podría estar indicando que la hemiparásita es capaz de ajustar los componentes de su potencial hídrico dependiendo de las relaciones hídricas de las plantas que parasitan (GOLDSTEIN *et al.*, 1989 b).

MECANISMOS DE REGULACIÓN ESTACIONAL DE LAS PROPIEDADES DE LOS TEJIDOS FOLIARES

Durante la época seca las especies estudiadas mostraron además de control estomático, cambios en las propiedades fisiológicas relacionadas con la osmoregulación y la elasticidad de los tejidos. Utilizando el modelo propuesto por GOLDSTEIN *et al.* (1989 a), donde se incluyen sólo los cambios en ψ_{π} y ϵ como mecanismos para mantener un balance hídrico favorable, se encuentra que tanto café como *Inga* presentan mecanismos de regulación diferentes y *P. pyrifolia* dependiendo del tipo de hospedante muestra distintos patrones de respuesta.

Coffea arabica mostró una disminución estacional en el potencial osmótico de saturación de 0.5 MPa. Cambios estacionales similares en especies arbóreas, han sido considerados como ajuste osmótico (ROBERTS & KNOERR, 1977).

Aunque sólo el descenso del ψ_{π} no es evidencia suficiente de que existe ajuste osmótico (TURNER *et al.*, 1978; TURNER & JONES, 1980), el hecho de que esta especie incremente notablemente la concentración de carbohidratos solubles y varíe el número de osmómeros de soluto por peso seco nos sugiere que este mecanismo debe estar operando.

Inga edulis tiende a aumentar la elasticidad de la pared celular durante la sequía, mientras que el potencial hídrico y el número de osmómeros de soluto por peso seco permanecen constantes. Este mecanismo permite mantener el turgor celular a bajos contenidos de humedad de los tejidos foliares (GOLDSTEIN *et al.*, 1989 *a*). El incremento en la elasticidad de los tejidos foliares en períodos de poca disponibilidad de agua en el suelo, podría ser un mecanismo alternativo al ajuste osmótico para mantener el potencial de turgor cuando el potencial hídrico foliar disminuye (HENSON *et al.*, 1982).

En contraste con *Inga*, el café presenta un mecanismo que demanda un mayor costo energético de la planta, como es el ajuste osmótico (TURNER & JONES, 1980). Esto podría estar relacionado entre otras causas, con la vulnerabilidad que presenta ésta especie a los cambios en la humedad del suelo como consecuencia de su sistema radicular superficial, en el cual el 90% de las raíces se encuentra distribuido en los primeros 30 cm de profundidad del suelo, y en los primeros 15 cm está la mayor parte de las raicillas responsables de la absorción de agua (ARANGUREN, 1979). En *Inga* el sistema radicular es más profundo (ALARCÓN, 1979) lo que posiblemente le permite explotar niveles más profundos del suelo de manera que el impacto de la sequía sería menos severo. De ahí, que esta especie presente mecanismos como el de incrementar la elasticidad de los tejidos, el cual sólo puede ser favorecido en situaciones donde el período de sequía es de poca intensidad o duración (GOLDSTEIN *et al.*, 1989 *a*).

Dependiendo del hospedante, *P. pyrifolia* presenta distintos patrones de respuesta a la sequía. Cuando parasita plantas de café, incrementa la rigidez de la pared celular sin mostrar cambios significativos en el potencial osmótico. Este aumento de la rigidez foliar probablemente le permite disminuir el potencial hídrico y crear gradientes de potencial con el hospedante, favorables al flujo de agua y nutrientes (GOLDSTEIN *et al.*, 1989 *a*; BOLAÑOS & LONGSTRETH, 1984). En *Inga*, la hemiparásita no exhibe cambios estacionales ni en los potenciales osmóticos ni en el módulo de elasticidad. En este caso, la planta hospedante mantiene los potenciales osmóticos más altos por lo que no se presentan cambios estacionales en el gradiente de potencial entre la hemiparásita y su hospedante, de manera que *P. pyrifolia* mantiene la misma disponibilidad de agua.

Los resultados sugieren que aparentemente *P. pyrifolia* ocasiona efectos detrimentales en las hospedantes mediante la modificación de algunas de las propiedades fisiológicas de las mismas que impide que puedan mantener un balance hídrico favorable. En café parasitado la disminución de los potenciales hídricos foliares sin ajuste osmótico determina que estas plantas pierdan turgor durante las horas de mayor demanda evaporativa. Por otra parte, en *Inga* parasitada el módulo de elasticidad no disminuye tanto como en *Inga* control, manteniéndose los tejidos foliares más rígidos, lo cual afectaría la respuesta de incrementar la elasticidad celular durante la sequía, como mecanismo de mantenimiento del turgor. El efecto de la hemiparásita es aparentemente más acentuado en el café.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fué realizada mediante una subvención de CONICIT al Postgrado de Ecología Tropical. Nuestro agradecimiento al Sr. Eli Saúl RANGEL por su colaboración en el trabajo de campo y a Angélica OROZCO y Oscar ZABALA por su ayuda en la parte experimental y en el procesamiento de datos.

REFERENCIAS

- ALARÇÓN A. (Ed.), 1979. — Manual del Cafetero Colombiano. 4a Edición. CENICAFE-Federacion Nacional de cafeteros de Colombia, 135 p.
- ALLEN S., 1974. — Chemical analysis of ecological materials. Blackwell, Oxford, 565 p.
- ARANGUREN J., 1979. — Contribución de la caída de hojarasca al ciclo de nutrientes en cultivos bajo árboles de sombra. Tesis M. Sc. Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela, 285 p.
- ATSATT P. R., 1983. — Host-parasite interactions in higher plants. In: PIRSON A. & ZIMMERMANN M. (Eds), *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series, Vol. 12C, *Physiological Plant Ecology III: Responses to the Chemical and Biological Environment*, Springer-Verlag, Berlin-NY, Cap. 13, 519-531.
- BIERHUIZEN J., NUNES M. & PLOEGMAN C., 1969. — Studies on productivity of coffee. II. Effect of soil moisture on photosynthesis and transpiration of *Coffea arabica*. *Acta Bot. Neerl.*, **18**, 367-374.
- BOLAÑOS J. A. & LONGSTRETH D. J., 1984. — Salinity effects on water potential components and bulk elastic modulus of *Alternanthera philoxeroides* (Mart) Griseb. *Plant Physiol.*, **75**, 281-284.
- BROWN K., JORDAN W. & THOMAS J., 1976. — Water stress induced alterations of the stomatal response to decrease in leaf water potential. *Physiol. Plant.*, **37**, 1-5.
- EHLERINGER J. R., COOK C. & TIESZEN L., 1986. — Comparative water use and nitrogen relationships in a mistletoe and its host. *Ecologia*, **68**, 279-284.
- GLATZEL G., 1983. — Mineral nutrition and water relations of hemiparasitic mistletoes: a question of partitioning experiments with *Loranthus europaeus* on *Quercus petraea* and *Q. robur*. *Ecologia*, **56**, 193-201.
- GOLDSTEIN G., RADA F., OROZCO A., MONTILLA M., ZABALA O., CAVELIER J. & AZÓCAR A., 1989a. — Mantenimiento de turgor en especies leñosas tropicales: Un modelo basado en cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad. *Anales of the Missouri Botanical Garden, Medellín Symposio* (en prensa).
- GOLDSTEIN G., RADA F., STERNBERG L., BURGUERA J. L., BURGUERA M., OROZCO A., MONTILLA M., ZABALA O., AZÓCAR A., CANALES M. J. & CELIS A., 1989b. — Gas exchange and water balance of a mistletoe species and its mangrove hosts. *Ecologia*, **78**, 176-183.
- HELLMUTH E. O., 1971. — Eco-physiological studies on plants in arid and semi-arid regions in Western Australia. IV. Comparison in the field physiology of the host, *Acacia grasby* and its hemiparasite *Amyena nestor* under optimal and stress conditions. *J. Ecol.*, **59**, 351-363.
- HENSON J., MAHALAKSKI V., BIDINGER F. & ALAGARSWANY P., 1982. — Osmotic adjustment to water stress in pearl millet (*Penisetum americanum* L.) Leeke under field conditions. *Plant, cell and Env.*, **5**, 147-154.
- HOLLINGER D., 1983. — Photosynthesis and water relations of the mistletoe, *Phoradendron villosum* and its host, the California valley oak, *Quercus lobata*. *Ecologia*, **60**, 396-400.
- HULL R. J. & LEONARD O. A., 1964. — Physiological aspects of parasitism in mistletoes (*Arceuthobium* and *Phoradendron*). II. The Photosynthesis capacity of mistletoe. *Plant Physiol.*, **39**, 1008-1017.
- KLAREN C. H. & VAN DE DIJK S., 1976. — Water relations of the hemiparasite, *Rhinantus serotinus* before and after attachment. *Physiol. Plant.*, **38**, 121-125.
- KORNER Ch., SCHEEL J. & BAUER H., 1979. — Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, **13**, 45-82.

- MAESTRI M. & SANTOS BARROS R., 1977. — Coffee. In: ALVIM P. & KOSLOWSKY T. (Eds), *Ecophysiology of Tropical Crops*. Academic Press, N.Y., Chap. 9, 249-278.
- MEINZER F., GOLDSTEIN G. & JAIMES M., 1984. — The effect of atmospheric humidity on stomatal control of gas exchange in two tropical coniferous species. *Can. J. Bot.*, **62**, 591-595.
- NAGARAJAH S. & SCHULZE E.-D., 1983. — Responses of *Vigna unguiculata*(L.) Walp. to atmospheric and soil drought. *Austr. J. Plant Physiol.*, **10**, 385-394.
- NOBEL P. S., 1974. *Biophysical Plant Physiology*, W. H. FREEMAN and Co. San Francisco, 488 p.
- ROBERTS S. & KNOERR K., 1977. — Components of water potential estimate from xilem pressure measurements in five tree species. *Öcologia*, **28**, 191-202.
- SARMIENTO G., MONASTERIO M., AZÓCAR A., CASTELLANO E. & SILVA J., 1971. — Vegetación natural de las cuencas de los ríos Chama y Capazón. Of. Publicaciones Geográficas. *Inst. de Geografía y Conservación Recursos Naturales*, 84 p.
- SCHULZE E.-D., LANGE O., BUSCHBOM B., KAPPEN L. & EVENARY M., 1972. — Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta*, **108**, 259-270.
- SCHULZE E.-D. & EHLERINGER J. R., 1984. — The effect of nitrogen supply and water-use efficiency of xilem-tapping mistletoes. *Planta*, **162**, 268-275.
- SCHULZE E.-D., TURNER N. C. & GLATZEL G., 1984. — Carbon, water and nutrient relations of two mistletoes and their hosts: a hypothesis. *Plant, Cell and Environ.*, **7**, 293-299.
- SIEGEL S., 1970. — Diseño experimental no paramétrico. *Editorial Trillas S.A.*, Mexico, 143-155.
- TSIVION Y., 1975. — Physiological concepts of the association between parasitic angiosperms and their host. A review. *Israel J. Bot.*, **27**, 103-121.
- TURNER N. C., BEGG J. & TONNET M., 1978. — Osmotic adjustments of sorghum and sunflower crops in response to water deficits and its influence on the water potential at which stomate close. *Aust. J. Plant Phys.*, **5**, 597-608.
- TURNER N. C. & JONES N. M., 1980. — Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. In: TURNER N. & KRAMER P. (Eds.), *Adaptation of plants to water and high temperature stresses*, Wiley and Sons, N.Y., 87-104.
- TURNER N. C. & BEGG J., 1981. — Plant-water relations and adaptation to stress. *Plant and soil*, **58**, 97-131.
- TYREE M. T. & HAMMEL H. T., 1972. — The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.*, **23**, 267-282.
- TYREE M. T. & RICHTER H., 1981. — Alternate methods of analysing water potential isotherms: Some cautions and clarifications. I. The impact of nonideality and some experimental errors. *Journal of Exp. Botany*, **32**, 643-653.
- TYREE M. T. & RICHTER H., 1982. — Alternate methods of analysing water potential isotherms: Some cautions and clarifications. II. Curvilinearity in water potential isotherms. *Can. J. Bot.*, **60**, 911-916.
- TYREE M. T. & JARVIS P. G., 1982. — Water in tissues and cells: In LANGE O., NOBEL P., OSMOND C. & ZIEGLER H. (Eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series, Vol. 126, *Physiological Plant Ecology II*, Springer-Verlag, N.Y., 36-77.
- TYREE M. T., CHENNG Y. N. S., MACGREGOR M. E. & TALBOT A. J. B., 1978. — The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue-water relations of *Acer*, *Populus*, *Tsuga* and *Picea*. *Can. J. Bot.*, **56**, 635-647.
- ULLMANN I., LANGE O., ZIEGLER H., EHLERINGER J., SCHULZE E.-D. & COWAN I., 1985. — Diurnal courses of leaf conductance and transpiration of mistletoes and their host in Central Australia. *Öcologia*, **67**, 577-587.
- VARESCHI V. & PANNIER F., 1953. — Sobre la economía de agua de Lorantáceas Tropicales en su ambiente natural. *Acta Biol. Ven.*, **1**, 159-179.
- WHITHEAD D., SHERIFF D. & GREER D., 1983. — The relationships between stomatal conductance, transpiration rate and tracheid structure in *Pinus radiata* clones grown at different water vapour saturation deficits. *Plant, Cell and Env.*, **6**, 703-710.
- WORMER T. M., 1965. — The effect of soil moisture, Nitrogen fertilitiation and some meteorological factors on stomatal aperture of *Coffea arabica* L. *Ann. Bot.*, **29**, 521-539.