

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO DE ECOLOGÍA TROPICAL**

**ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DEL ESTABLECIMIENTO DE DOS
ESPECIES DE ÁRBOLES SIEMPREVERDES DE LAS SABANAS
ESTACIONALES**

**TRABAJO PRESENTADO ANTE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES COMO
REQUISITO PARCIAL PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN
ECOLOGÍA TROPICAL**

CARLOS GARCÍA NÚÑEZ

**MÉRIDA, VENEZUELA
Julio 2003**

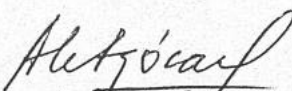
VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado, de la Universidad de los Andes, para conocer y emitir veredicto sobre la **TESIS DOCTORAL** presentada por **Carlos García Núñez** para optar al título de *Doctor en Ecología Tropical* y que se titula:

“Aspectos Ecofisiológicos del Establecimiento de dos Especies de Árboles Siempreverdes de las Sabanas Estacionales.”


hacemos constar que hoy 18 de julio de 2003, a las 4:00 p.m, en el salón A-10 de la Facultad de Ciencias, se dio curso al acto público de sustentación de esta Tesis. Una vez concluida la presentación, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere y seguidamente su presidenta, Dra. Aura Azócar, invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. Una vez concluida la sustentación, el jurado procedió a su deliberación final y concluyó que:

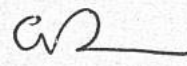
SE APRUEBA LA TESIS DOCTORAL PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACIÓN.


Dra. Aura Azócar
Tutora


Dra. Michele Ataroff
Jurado




Dra. Ana Herrera
Jurado


Dr. Fermín Rada
Jurado

INDICE GENERAL

	Página
Lista de Tablas	i
Lista de Figuras	ii
Lista de Anexos	vi
Agradecimientos	viii
Resumen	x
INTRODUCCIÓN	1
1. Planteamiento del Problema	1
2. Descripción del Área de Estudio	6
2.1 Ubicación	6
2.2 Geomorfología y Suelos	6
2.3 Clima	8
2.4 Vegetación	8
3. Descripción de las Especies	10
CAPÍTULO 1	
Intercambio de Gases y Relaciones Hídricas Durante la Fase del Establecimiento de Dos Especies de Árboles Siempreverdes de las Sabanas Estacionales	13
1. INTRODUCCIÓN	13
2. MATERIALES Y MÉTODOS	17
2.1 Intercambio de Gases y Relaciones Hídricas	17
2.1.1 Medición del intercambio de gases	18

2.1.2 Medición del potencial hídrico foliar	20
2.1.3 Curvas presión – volumen	20
2.1.4 Variables microclimáticas	21
2.1.5 Contenido de nitrógeno foliar	21
2.1.6 Curvas A-c _i	22
2.1.7 Ganancia de carbono y costos respiratorios	25
3. RESULTADOS	26
3.1 Cursos diarios estacionales de variables microclimáticas, intercambio de gases y relaciones hídricas	26
3.1.1 Plántulas de <i>Palicourea rigida</i>	26
3.1.2 Individuos adultos de <i>P. rigida</i>	39
3.1.3 Propágulos vegetativos de <i>Casearia silvestris</i>	45
3.1.4 Experimento de desconexión de rebrotes jóvenes de <i>C. silvestris</i>	53
3.1.5 Individuos adultos de <i>C. silvestris</i>	55
3.2 Componentes del potencial hídrico foliar	60
3.3 Contenido de nitrógeno foliar y eficiencia instantánea de uso de nitrógeno	65
3.4 Curvas A _{c_i}	69
4. DISCUSIÓN	73
4.1 Tasas de transpiración y mecanismos de regulación estomática	73
4.2 Relaciones hídricas	79
4.2.1 Potencial hídrico foliar	79
4.2.2 Componentes del potencial hídrico foliar	83
4.3 Respuesta fotosintética	88
4.3.1 Patrón estacional de las tasas de asimilación de carbono	88
4.3.2 Ganancia de carbono y costos respiratorios	93

4.3.3 Contenido de nitrógeno foliar y eficiencia instantánea de uso de nitrógeno	95
4.3.4 Eficiencia de uso de agua	99

CAPÍTULO 2

Crecimiento y Supervivencia de Propágulos de Dos Especies de Árboles Siempreverdes de las Sabanas Estacionales	103
1. INTRODUCCIÓN	103
2. MATERIALES y MÉTODOS	108
2.1 Patrones estacionales de la precipitación y disponibilidad de agua en el suelo	108
2.1.1 Distribución estacional de la precipitación	108
2.1.2 Disponibilidad estacional del agua en el suelo	108
2.2 Densidad y distribución en categorías de tamaño	108
2.3 Crecimiento y supervivencia de plántulas y propágulos vegetativos	110
2.3.1 Medición del crecimiento	110
2.3.2 Medición de la supervivencia	111
3. RESULTADOS	113
3.1 Patrones estacionales de la precipitación y disponibilidad de agua en el suelo	113
3.1.1 Distribución estacional de la precipitación	113
3.1.2 Disponibilidad estacional del agua en el suelo	113
3.2 Densidad y estructura poblacional	116
3.3 Crecimiento y supervivencia de plántulas y propágulos vegetativos	118
3.3.1 Dinámica del crecimiento durante la fase del establecimiento	118
3.3.2 Dinámica de la supervivencia durante la fase del establecimiento	123
4. DISCUSIÓN	127
4.1 Crecimiento y supervivencia de plántulas y propágulos vegetativos	127

4.1.1 Dinámica del crecimiento durante la fase del establecimiento	127
4.1.2 Dinámica de la supervivencia durante la fase del establecimiento	135

CAPÍTULO 3

Discusión General y Aspectos Concluyentes	145
--	------------

BIBLIOGRAFÍA	154
---------------------------	------------

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
1	Promedios estacionales de las variables microclimáticas y de respuesta para individuos juveniles y adultos de las especies estudiadas	27
2	Variación estacional del potencial hídrico foliar en las dos especies estudiadas	34
3	Características fotosintéticas de hojas completamente expandidas en individuos juveniles y adultos de <i>P. rigida</i> y <i>C. silvestris</i>	34
4	Variación estacional de los parámetros derivados de las curvas presión - volumen en las especies estudiadas	75
5	Parámetros fotosintéticos derivados de curvas AC _i realizadas durante la época húmeda y seca en plántulas y propágulos vegetativos de <i>P. rigida</i> y <i>C. silvestris</i>	84
6	Tasa máxima de asimilación de CO ₂ (A _{max}) por unidad de área medidas en condiciones de campo ó laboratorio para algunas especies de leñosas de sabanas tropicales y subtropicales	110

LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
1 Mapa de ubicación del área de estudio	7
2 Climadiagrama del área de estudio en Barinas	9
3 Fotos de las especies estudiadas en sus estadios juveniles y adultos	11
4 Relación entre la tasa de asimilación de CO ₂ , A, y la presión parcial de CO ₂ en los espacios intercelulares, pi, para una hoja de una planta C ₃ ..	23
5 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en juveniles de <i>P. rigida</i> , en un día representativo de la época húmeda (13 de noviembre de 1998)	28
6 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en juveniles de <i>P. rigida</i> , en un día representativo de la época seca (02 de febrero de 1999)	29
7 Relación entre la conductancia estomática (Gs) y la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) para individuos juveniles de las especies estudiadas	31
8 Relación entre la conductancia estomática (Gs) y la tasa de transpiración (E) para individuos juveniles y adultos de las especies estudiadas	32
9 Marcha estacional de la conductancia estomática y del potencial hídrico máximo medido al amanecer (Ψ_{max}); y relación entre el Log de la conductancia estomática y el Ψ_{max} , para individuos juveniles de las especies estudiadas	33
10 Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO ₂ (A) a la densidad de flujo de fotones (DFF), para individuos juveniles y adultos de <i>P. rigida</i> , durante la época húmeda y seca	37
11 Relación entre las tasas promedio de asimilación (A) y la conductancia estomática (Gs); y entre la tasa máxima de asimilación (A _{max}) y la Gs a A _{max} , para individuos juveniles de las especies estudiadas	38
12 Relación entre la tasa de asimilación (A) y la respiración nocturna de las hojas, en individuos juveniles de las especies estudiadas durante la época húmeda y de sequía	40
13 Fracción de los carbohidratos producidos en la fotosíntesis por día, que son invertidos para el crecimiento y consumidos en la respiración, para	

Lista de Figuras (continuación)

Figura	Página
individuos juveniles de las especies estudiadas	41
14 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos adultos de <i>P. rigida</i> , en un día representativo de la época húmeda (17 de marzo de 1999)	42
15 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos adultos de <i>P. rigida</i> , en un día representativo de la época seca (03 de febrero de 2000)	43
16 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos juveniles de <i>C. silvestris</i> , en un día representativo de la época húmeda (22 de julio de 1999)	46
17 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos juveniles de <i>C. silvestris</i> , en un día representativo de la época seca (17 de febrero de 2000)	47
18 Relación entre la conductancia estomática (G_s) y el potencial hídrico foliar (Ψ_L), en individuos juveniles de las especies estudiadas	50
19 Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO_2 (A) a la densidad de flujo de fotones (DFF), para individuos juveniles y adultos de <i>C. silvestris</i> , durante la época húmeda y seca	51
20 Dinámica del intercambio de gases en rebrotes jóvenes de <i>C. silvestris</i> durante el experimento de separación de la planta madre	54
21 Curva de supervivencia de propágulos vegetativos de <i>C. silvestris</i> desconectados de la planta madre a lo largo de 14 meses	56
22 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos adultos de <i>C. silvestris</i> , en un día representativo de la época húmeda (22 de julio de 1999)	57
23 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos adultos de <i>C. silvestris</i> , en un día representativo de la época seca (03 de febrero de 2000)	58

Lista de Figuras (continuación)

Figura	Página
24 Variación estacional del potencial hídrico mínimo (Ψ_{\min}) y del potencial de pérdida de turgencia para individuos juveniles y adultos de las especies estudiadas	62
25 Relación entre el contenido de nitrógeno foliar total y la tasa de asimilación (A), para diversas formas e historias de vida de diferentes tipos de ecosistemas	66
26 Relación entre la tasa fotosintética máxima (A_{\max}) y el contenido de nitrógeno foliar para individuos juveniles y adultos de las especies estudiadas	67
27 Relación entre el contenido de nitrógeno foliar y el área foliar específica en plántulas de <i>P. rigida</i> durante el período de establecimiento	68
28 Curvas de respuesta de la tasa de asimilación de CO ₂ (A) a la concentración intercelular de CO ₂ (Ci) para individuos juveniles y adultos de las especies estudiadas, durante la época húmeda y de sequía	72
29 Desviación de la mediana de la precipitación, correspondiente a los años 1989 – 2000, del área de estudio	109
30 Desviación de la mediana de la precipitación, correspondiente al período seco (1989 – 2000), del área de estudio	109
31 Marcha estacional de la precipitación y del contenido relativo de agua del suelo medido a diferentes profundidades	114
32 Curvas de retención de agua de los suelos, correspondientes a diferentes profundidades	115
33 Estructura poblacional en clases de tamaño para las dos especies estudiadas en una sabana estacional en Barinas	117
34 Parámetros del análisis de crecimiento realizado en plántulas y rebrotes de <i>P. rigida</i> y <i>C. silvestris</i> durante la fase de establecimiento	119
35 Análisis de crecimiento comparativo de la biomasa del vástago de plántulas de <i>P. rigida</i> y rebrotes de <i>C. silvestris</i>	121
36 Asignación de biomasa y tasa relativa de crecimiento de raíces de plántulas de <i>P. rigida</i>	122

Lista de figuras (continuación)

Figura		Página
37	Curvas de supervivencia de plántulas de <i>P. rigida</i> y rebrotes de <i>C. silvestris</i> , en tratamientos de quema y sin quema	124
38	Esquematización de los principales factores y procesos ecofisiológicos y poblacionales que intervienen en la dinámica de la regeneración de los árboles siempreverdes de las sabanas estacionales	146

ANEXO

Figura	Página
1	Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en juveniles de <i>P. rigida</i> , en un día representativo de la época húmeda (05 de noviembre de 1998) 172
2	Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en juveniles de <i>P. rigida</i> , en un día representativo de la época húmeda (06 de noviembre de 1998) 173
3	Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en juveniles de <i>P. rigida</i> , en un día representativo de la época de transición entre la húmeda y la época seca (08 de diciembre de 1998) 174
4	Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en juveniles de <i>P. rigida</i> , en un día representativo de la época seca (22 de enero de 1999) 175
5	Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en juveniles de <i>P. rigida</i> , en un día representativo de la época seca (11 de febrero de 1999) 176
6	Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos adultos de <i>P. rigida</i> , en un día representativo de la época húmeda (13 de mayo de 1998) 177
7	Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos adultos de <i>P. rigida</i> , en un día representativo de la época seca (17 de febrero de 2000) 178
8	Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos juveniles de <i>C. silvestris</i> , en un día representativo de la época húmeda (04 de noviembre de 1999) 179

Anexo (continuación)

Figura	Página
9 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos juveniles de <i>C. silvestris</i> , en un día representativo de la época húmeda (25 de julio de 2000)	180
10 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos juveniles de <i>C. silvestris</i> , en un día representativo de la época húmeda (14 de junio de 2000)	181
11 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos juveniles de <i>C. silvestris</i> , en un día representativo de la época seca (03 de febrero de 2000)	182
12 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos juveniles de <i>C. silvestris</i> , en un día representativo de la época seca (25 de febrero de 2000)	183
13 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos adultos de <i>C. silvestris</i> , en un día representativo de la época húmeda (04 de noviembre de 1999)	184
14 Curso diario de variables microclimáticas y de respuesta en individuos adultos de <i>C. silvestris</i> , en un día representativo de la época seca (17 de febrero de 2000)	185

AGRADECIMIENTOS

A la Profesora Aura Azócar, tutora del presente trabajo, por haberme introducido en esta temática, por sus enseñanzas, apoyo y confianza que siempre generosamente me ha brindado a lo largo de mis estudios de Postgrado.

Quiero agradecerles, muy especialmente, a mis amigos Luis Nieto y Alexander Nieto, quienes considero co-autores de este trabajo. Sin su ayuda, poco hubiera hecho.

Al Profesor Fermín Rada, quién con su claridad y pragmatismo para abordar los problemas de la investigación científica, me dio el estímulo inicial para vencer mi inercia de enfrentar este trabajo.

Al Profesor Rigoberto Andressen y a mi amigo Dirk Thielen, por su colaboración para interpretar los datos climáticos.

Al Profesor Samuel Segnini, por sugerirme cómo analizar estadísticamente los datos del presente trabajo.

Al Profesor Clifford Peña, por su ayuda para la realización de los análisis de las muestras de suelo, en el INIA, Maracay.

Al Jardín Botánico de la UNELLEZ, cuyo apoyo institucional, a través de su personal, espacio físico para pernoctar, y para montar diferentes experimentos en condiciones controladas, hicieron posible la realización del presente trabajo.

A la Señora Isa Mata, propietaria del Hato Palma Sola, por la gentileza de permitirnos trabajar en sus terrenos, y por su espíritu de colaboración que nos ha brindado a través de muchos años de investigación en las sabanas de esta área.

Al grupo de discusión de los Seminarios RICAS, por permitirnos tener una tribuna de interacción y estimulante discusión, en diversos temas en el campo de la ecología.

Al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes, por darme su apoyo institucional.

A las diferentes Instituciones cuyo apoyo financiero permitieron la realización del presente trabajo:

- CDCHT – ULA, Proyecto C-920-98-01-B.
- CONICIT, Agenda Biodiversidad, Proyecto 98003404.
- IAI, Red de Investigación Cooperativa Andes – Sabanas (RICAS), Proyecto 040.

Finalmente, por su puesto, a mi querida Familia:

- A Martha Elena, quién me ha acompañado a lo largo de todo este periplo, con amor estímulo, comprensión y apoyo.
- A Doña Ángela, por su valiosa colaboración tras bastidores.
- A mis Padres y Hermanos, quienes con su amor y apoyo, me han guiado y permitido llegar hasta acá.
- A Camilo, quién últimamente es mi mejor estímulo.

RESUMEN

El patrón espacial y la abundancia relativa de gramíneas y árboles en las sabanas están determinados por interacciones complejas y dinámicas entre el clima, la topografía, los suelos, la geomorfología, la herbivoría y el fuego. Considerando la estacionalidad de las precipitaciones y la alta frecuencia de quemadas, se ha sugerido que la reproducción de las especies leñosas es principalmente vegetativa, debido a los efectos negativos del fuego y la sequía sobre las semillas y plántulas durante la estación seca.

En este trabajo, estudiamos las características ecofisiológicas de plántulas y propágulos vegetativos de dos especies de árboles siempreverdes de la sabana, en relación a su resistencia al estrés hídrico y el fuego. El propósito fue evaluar la capacidad de estas especies de establecer propágulos y los mecanismos que subyacen al proceso de reclutamiento en ambas estrategias. Las especies estudiadas fueron: *Palicourea rigida*, la cual se reproduce sexualmente, y *Casearia silvestris*, que se caracteriza por tener una profusa regeneración vegetativa.

Se hicieron mediciones de fotosíntesis y del estado hídrico de la planta en condiciones de campo, combinadas con estudios en condiciones semicontroladas en parcelas experimentales, utilizando un analizador infrarrojo de gases portátil y bomba de presión. La relación asimilación / respiración nocturna, al nivel de las hojas (A/R) se calculó integrando cursos de asimilación de 24 horas. Se estimaron estacionalmente las limitaciones estomáticas y mesofilares de la fotosíntesis a través de curvas A_c . Se realizaron análisis de crecimiento y seguimiento de la supervivencia a lo largo del ciclo anual, en plantas marcadas en el campo.

Los patrones estacionales de los potenciales hídricos en los estadios juveniles de ambas especies indican que son afectados marcadamente por la entrada de la estación seca. En las plántulas de *P. rigida* ocurre una disminución significativa del potencial hídrico promedio, mínimo y de base, dada la relativa superficialidad de su sistema radicular. En los rebrotes de *C. silvestris*, aunque los potenciales promedio y mínimo son significativamente menores durante la estación seca, los potenciales de base no presentan diferencias significativas entre épocas, lo cual corrobora su dependencia del abastecimiento de agua de las plantas adultas.

Durante la estación lluviosa, las plántulas de *P. rigida* muestran una relación A/R alrededor de 4,0, con pocas limitaciones estomáticas al intercambio de gases. En la época seca, las plántulas presentan un marcado control estomático, y una alta tolerancia

al déficit hídrico, logrando mantener tasas de asimilación positivas ($A/R= 1,9$) a bajos potenciales hídricos.

Los propágulos vegetativos de *C. silvestris* mantienen una A/R favorable durante ambas estaciones (4,0 y 6,2 para la estación húmeda y seca respectivamente). La menor sensibilidad de *C. silvestris* a la sequía se verificó con la constancia estacional en parámetros tales como: la limitación estomática relativa y la eficiencia de carboxilación.

La dinámica del crecimiento durante el período de establecimiento se caracterizó por una fase temprana (diferencia de biomasa entre plantas de 90 y 30 días de edad) en la cual la tasa relativa de crecimiento y la tasa de asimilación neta fueron altas ($26,4 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$; $2,6 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en *P. rigida*, y $17,4 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$; $2,0 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en *C. silvestris*). Estas tasas disminuyeron significativamente ($5,0 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$; $0,6 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en *P. rigida*, y $0,8 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$; $0,1 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en *C. silvestris*) en plantas entre 150 y 90 días de edad. La asignación de biomasa en *P. rigida* se dirigió a la producción de hojas en la fase temprana, y luego a la producción de raíces.

Los resultados obtenidos evidencian que las plántulas de *P. rigida* son capaces de producir la suficiente cantidad de biomasa en su primera estación de crecimiento, permitiéndoles rebrotar y sobrevivir después del fuego durante la estación seca, lo cual constituye una muestra de la funcionalidad de la reproducción sexual en especies leñosas de la sabana. Asimismo, la alta resistencia al fuego de las plántulas sugiere que la disponibilidad de agua (espacio – temporal) puede ser más importante que el fuego en determinar la dinámica de la regeneración de las leñosas. El mejor desenvolvimiento en cuanto a la resistencia al estrés hídrico y el fuego, como el presentado por *C. silvestris*, indica que bajo condiciones más secas, especies tolerantes a la sequía, con capacidad de reproducirse vegetativamente, tendrían ventajas competitivas y predominarían en el estrato leñoso de la sabana.

Palabras Claves. Árboles de sabana; estrés hídrico; fuego; estrategias de regeneración; fotosíntesis; crecimiento; supervivencia.

INTRODUCCIÓN

1. Planteamiento del Problema

Las sabanas se caracterizan por ser formaciones herbáceas, con elementos leñosos más o menos dispersos, tanto del trópico como del subtropical, o aún de la zona templado-cálida. Tienen en común la dominancia ecológica de un estrato más o menos continuo de gramíneas perennes en macolla, bajo condiciones ambientales que inducen un cierto grado de estacionalidad en la oferta de agua disponible en el suelo, frente a lo cual el ecosistema evidencia una ritmicidad funcional bien marcada (Sarmiento 1990).

Los diferentes tipos ecológicos de las sabanas en los trópicos, en cuanto a su estructura y funcionamiento, se consideran determinados por diferentes combinaciones de factores ambientales, entre los que se destacan: la humedad y los nutrientes del suelo, la herbivoría y el fuego (Bourlière 1983; Sarmiento 1984). De acuerdo a la secuencia anual de períodos con diferentes condiciones hídricas, los ecosistemas de sabana se han clasificado en tres tipos fundamentalmente diferentes. En las sabanas estacionales alternan una estación con agua disponible en el suelo y otra estación más o menos prolongada, con deficiencia de agua para las gramíneas dominantes; en las sabanas hiperestacionales el ciclo anual queda dividido en cuatro períodos: dos estaciones húmedas separadas por una estación seca y otra perhúmeda; mientras que en las sabanas semiestacionales, alterna una estación húmeda con otra perhúmeda (Sarmiento & Monasterio 1975).

Las sabanas estacionales son el tipo de ecosistema de sabana más extendido en América tropical, constituyendo la mayor parte del cerrado brasileño y los Llanos del Orinoco (Sarmiento 1983). A nivel de cobertura, biomasa y productividad, predominan las gramíneas perennes en macolla de metabolismo C₄, las cuales pasan por una etapa de semirreoso relativo durante la estación seca. Esta fase implica que, aunque con tasas muy reducidas, la planta tiene la capacidad de continuar su crecimiento y asimilación durante el período seco. En el estrato leñoso, predominan los árboles bajos siempreverdes (o brevidecíduos) esclerófilos, que crecen como elementos aislados en la sabana y cuya densidad creciente le da el carácter de "woodland" o sabana cerrada. En estas especies, la fenofases de renovación del follaje y reproducción están sincronizadas con la estación seca (Sarmiento & Monasterio 1983). Por otra parte, característico del estrato leñoso, son las "matas" o islas boscosas, compuestas principalmente por

especies de árboles y arbustos decíduos, mesófilos. El aumento en densidad de estas islas da como resultado una fisionomía característica denominada "sabana-parque" (Beard 1967; Sarmiento 1983, 1984).

Otra característica de este tipo de sabanas es el régimen de quemas, con frecuencias muy altas (comúnmente de 1 a 3 años), las cuales barren el ecosistema durante la estación seca, de allí que muchas de las adaptaciones morfológicas y funcionales de sus especies pueden servir tanto para superar el estrés hídrico estacional, como para sobrevivir a las quemas (Sarmiento et al. 1985; Frost & Robertson 1987).

En América del Sur, las sabanas estacionales forman un continuo fisionómico que abarca desde pastizales sin árboles hasta bosques abiertos. Las diferencias fisionómicas y estructurales ocasionadas por la densidad y cobertura de las especies leñosas parecen reflejar, ciertamente, cambios en el hábitat, pero que no son suficientes para inducir un cambio total en el carácter del ecosistema (Sarmiento 1990). Este autor plantea como hipótesis que la disponibilidad de agua y nutrientes fija la capacidad del ecosistema para desarrollar una cobertura de árboles, pero los valores reales de cobertura están mantenidos por debajo de esta capacidad potencial debido al efecto de las quemas recurrentes. De acuerdo a la visión de Medina & Silva (1990), los suelos de las sabanas del Orinoco, en general, en toda su extensión, presentan una baja condición nutricional, por lo que los patrones de variación en la estructura y productividad del ecosistema están más correlacionados con la duración de la humedad del suelo disponible para la planta y la frecuencia y momento de las quemas. Estos factores no sólo varían en el espacio, sino también en el tiempo, lo que da como resultado patrones espaciales de variación fisionómica de las sabanas. En este caso, ciclos climáticos más secos restringirían el avance de los elementos leñosos, mientras que ciclos más húmedos los favorecerían (van der Hammen 1983).

Algunos aspectos ecofisiológicos de las leñosas siempreverdes de la sabana que tienen que ver con sus relaciones hídricas, asimilación de carbono y fenología se pueden sintetizar en lo siguiente:

- La mayoría de las especies siempreverdes, no sólo pueden mantener toda la superficie de asimilación fotosintéticamente activa durante la estación seca, sino que además, es en este período climático que estas plantas renuevan estas estructuras. Esta aparente contradicción, de producir hojas nuevas en la época más desfavorable desde el punto de vista hídrico, se ha explicado en base a la generalización de que las leñosas siempreverdes tienen acceso al agua disponible en los horizontes profundos

del suelo mediante sistemas radicales profundos. Este costo, asociado a la distribución interna del carbono asimilado por las hojas, se compensa parcialmente por el beneficio que le brinda el alto grado de constancia hídrica estacional (Sarmiento et al. 1985). Por ejemplo, en sabanas estacionales de piedemonte, en el Estado Barinas, existe un gradiente de evasión al déficit hídrico entre las diferentes especies de leñosas dominantes, que seguramente está relacionado con la densidad, profundidad y arquitectura de las raíces, lo cual determina la disponibilidad de agua a lo largo del año (Goldstein et al. 1986). Para esta área, mediciones del contenido de agua en el suelo a diferentes profundidades en el perfil muestran que las fluctuaciones del potencial hídrico son más pronunciadas en los horizontes superficiales donde la densidad de raíces de gramíneas es alta. Estas fluctuaciones estacionales se amortiguan a mayor profundidad (aproximadamente a 40 cm), sugiriendo que la cantidad de agua disponible para las especies que poseen un sistema radical profundo es adecuada durante todo el año (Goldstein et al. 1986,1990). Sin embargo, cuando se analizan las fuentes de agua de algunas especies de árboles de la sabana tanto siempreverdes como decíduas, a la luz de estudios recientes en el cerrado brasileño (Jackson et al. 1999), el panorama se complica. Se encuentra que, en general, las especies siempreverdes dependen más del agua de los horizontes superficiales del suelo, en tanto que las deciduas parecen depender más del agua de los horizontes profundos.

Por otra parte, la gramíneas perennes en macolla se caracterizan por:

- Presentar el 80 % de su biomasa de raíces en los primeros 30 cm de suelo.
- Exhibir fuertes fluctuaciones del potencial hídrico, que coinciden con el cambio de disponibilidad de agua de los horizontes superficiales del suelo.
- El flujo transpiratorio es muy reducido en la estación seca y además, disminuye la biomasa verde total (Sarmiento 1992).

La alternancia de un período lluvioso y una temporada seca prolongada, que determinan una dinámica de agua diferente en las capas superficiales y profundas del suelo, así como la distribución de raíces de las plantas que constituyen la sabana, deben tener implicaciones muy importantes para la estructura y funcionamiento de la sabana. En efecto, los resultados de Goldstein et al. (1986, 1990) muestran que al nivel de los organismos adultos las dos formas de crecimiento más importantes de las sabanas neotropicales estacionales perciben de forma diferente las variaciones estacionales de la

disponibilidad de agua en el suelo. Este patrón en el uso del agua constituye la base del modelo de separación de nicho árbol-gramínea que explicaría su coexistencia (Walter 1971; Walker & Noy-Meir 1982). Este modelo plantea que los competidores evitan la competencia utilizando recursos ligeramente diferentes, obtenidos de diferentes lugares o en diferente tiempo. Se supone que el agua es el factor limitante y se hipotetiza que los árboles tienen raíces en ambos horizontes, superficial y subsuelo, mientras que las gramíneas tienen sus raíces sólo superficialmente. Sin embargo, en la fase de regeneración de las leñosas, las plántulas tendrían sus raíces al mismo nivel que las gramíneas, por lo que se esperaría que éstas ejerciesen un efecto negativo sobre el establecimiento de los árboles. Bajo esta óptica, las especies de leñosas que se propagan asexualmente tendrían menos restricciones para el intercambio de gases y el mantenimiento de un balance hídrico favorable tanto diaria como estacionalmente.

La comprensión de la naturaleza de la coexistencia entre los árboles y las gramíneas de la sabana es importante para el entendimiento de los procesos y mecanismos involucrados en las respuestas del ecosistema a las variaciones en las condiciones ambientales. Particularmente es relevante con relación a las estrategias de manejo implementadas en estos ecosistemas, y el efecto consecuente que las mismas podrían tener sobre la biodiversidad, así como con relación a sus respuestas a cambios globales. Estas dos consideraciones son de la mayor relevancia en la actualidad. Varios aspectos ecológicos, relacionados con la magnitud y el sentido de las interacciones entre los árboles y las gramíneas de la sabana, han sido revisados recientemente (Scholes & Archer 1997).

El tipo de regeneración y su dinámica, así como los procesos ecofisiológicos implicados en el establecimiento de plántulas de las leñosas siempreverdes, es un aspecto de la ecología de sabanas aún poco comprendido.

Considerando la alta frecuencia de quemas de las sabanas, y lo prolongado de la estación seca, se ha sugerido que la reproducción de las especies leñosas es principalmente vegetativa, debido a los efectos negativos del fuego y la sequía sobre las semillas y plántulas (Ferri 1961; Rizzini 1965; Rizzini & Heringer 1962; González 1967; Medina 1982; Hoffmann 1998, 1999). Los costos de la reproducción vegetativa, a menudo, son menores que los de la reproducción sexual (Abrahamsom 1980), por lo que se producirían menos restricciones a la reproducción vegetativa después del fuego. Además, los propágulos vegetativos tienden a ser más grandes que las plántulas de edad

similar y por lo general, tienen una mayor capacidad de supervivencia a los diferentes estreses ambientales (Grime 1979; Abrahamsom 1980).

Aunque existe poca información sobre el establecimiento de plántulas en las sabanas tropicales, los resultados de algunos estudios, realizados en el cerrado brasileño (Oliveira & Silva 1993; Franco et al. 1996a,b; Nardoto et al. 1998; Kanegae et al. 2000) evidencian que las plántulas son capaces de producir la suficiente cantidad de biomasa en su primera estación de crecimiento, permitiéndoles rebrotar y sobrevivir después del fuego durante la estación seca, lo cual constituye una demostración de la funcionalidad de la reproducción sexual en especies leñosas de la sabana.

Para los Llanos de Venezuela, estudios sobre la ecología reproductiva de algunas especies de leñosas siempreverdes muestran que éstas producen, aunque con gran variabilidad, cantidades considerables de semillas viables, con una depredación previa a la dispersión relativamente pequeña, y con la capacidad de germinar en condiciones de campo (Ataroff 1975; Ramírez 1993; García-Núñez et al. 1996, 2001). Sin embargo, el reclutamiento de nuevos individuos en las poblaciones parece ser pequeño, por lo que cabe preguntarse:

¿Cuál es el destino de estos propágulos, que se producen en mayor o menor medida anualmente?

¿Qué factores afectan el establecimiento de plántulas?

¿Cómo se comparan en términos de resistencia al estrés hídrico y el fuego los propágulos de especies que se reproducen sexualmente (plántulas) ó vegetativamente (rebrotos de raíz) ?

El establecimiento de plántulas depende en general de las condiciones del micrositio (sitios favorables) y es variable dependiendo de las especies (Harper 1977). La cobertura vegetal (Scholes & Archer 1997) y la cobertura del suelo por la hojarasca (Hoffmann 1996) son factores del micrositio que pueden favorecer las condiciones de humedad durante el establecimiento. Por otra parte, los efectos negativos del fuego sobre las plántulas y los individuos juveniles son determinantes de la regeneración de las especies de árboles siempreverdes.

En este trabajo se estudiaron algunos aspectos ecofisiológicos asociados con la productividad y las relaciones hídricas durante la fase de establecimiento en dos especies de árboles siempreverdes con estrategias contrastantes de regeneración, *Palicourea rigida* (reproducción sexual) y *Casearia silvestris* (reproducción vegetativa). El propósito

fue evaluar sus capacidades de establecer propágulos y los mecanismos que subyacen al proceso de reclutamiento en ambas estrategias. Asimismo, se examinó el efecto que ejercen el déficit hídrico y el fuego sobre la dinámica del ingreso de nuevos individuos a sus poblaciones. Esta información, junto con la existente en la literatura, se utilizó para discutir de manera general los principales factores, procesos y sus interacciones, que intervienen en la regeneración de las leñosas siempreverdes de la sabana.

Hipótesis General:

Las condiciones ambientales de la sabana, caracterizadas por una marcada estacionalidad hídrica, alta demanda evaporativa y fuegos recurrentes, son limitantes que restringen el establecimiento de plántulas en las especies leñosas que se reproducen sexualmente, por lo que, en este contexto, aquellas que se propagan vegetativamente serán más exitosas en establecer sus propágulos.

2. Descripción del Área de Estudio

2.1 Ubicación

El área de estudio está ubicada en la región colineana de sabanas vecina a la ciudad de Barinas (8°38' N - 70°12' W), a una altitud de 250 msnm. Políticamente pertenece al Distrito Barinas del Estado Barinas.

Las diferentes mediciones ecofisiológicas y poblacionales se realizaron en una parcela de aproximadamente dos Ha ubicada en el Hato Palma Sola. La topografía de la parcela es plana, con una pendiente muy suave en el sentido NE – SW (Figura 1). Estas sabanas se caracterizan por la abundancia de elementos leñosos, casi total ausencia de uso agrícola, un pastoreo muy extensivo ó ausente, la ocurrencia de fuegos casi anuales y un fácil acceso (Silva & Sarmiento 1976; Silva & Ataroff 1985).

2.2 Geomorfología y suelos

El área se encuentra en una gran unidad regional, llamada “pie de monte andino”, formada durante el Cuaternario; esta unidad está constituida por una franja paralela a la dirección general de la Cordillera Andina SW – NE, y tiene aproximadamente 10 Km de ancho. Concretamente el sitio de estudio se encuentra sobre terrazas Q_{IV} , que es la deposición más antigua del pleistoceno, la cual descansa sobre la Formación Río Yuca. La acumulación Q_{IV} ha sido afectada por movimientos tectónicos, siendo el principal una



Vista Panorámica del Sitio de Estudio



Detalle de la Terraza Q_{IV}, Hato "Palma Sola"



Figura 1. Ubicación del Área de Estudio en el Estado Barinas, Venezuela (8° 38' N – 70° 12' W)

gran falla longitudinal, paralela a la dirección general de la Cordillera Andina y que basculó el conjunto hacia el SE (Zinck & Stagno 1966).

Los materiales de depósito son gruesos y heterométricos, compuestos por cantos y bloques rodados de areniscas y cuarcitas que permiten la penetración profunda de las raíces del componente leñoso. Los procesos pedogenéticos más importantes que han originado los suelos sobre la acumulación Q_{IV} son la ferruginización y la lixiviación, siendo de textura franco arenosa – franco arcillosa, con una baja capacidad de retención de agua y extremadamente infértiles (Silva & Sarmiento 1976; Goldstein et al. 1986).

2.3 Clima

La precipitación promedio anual es de 1554 mm, con una distribución marcadamente estacional. Las lluvias se concentran en los meses de abril a noviembre, mientras que entre los meses de diciembre a marzo hay poca ó ninguna lluvia. La temperatura media anual es de 27 °C, con una variación de 3 °C entre el mes más frío y el mes más caliente (Figura 2).

2.4 Vegetación

El tipo de vegetación corresponde a lo que Sarmiento & Monasterio (1975) han definido como sabana estacional. Las especies dominantes en el estrato herbáceo son *Trachypogon plumosus*, *Trachypogon vestitus*, *Sporobolus cubensis*, *Leptocoryphium lanatum*, *Elyonurus adustus*, *Andropogon semiberbis*, *Axonopus canescens* y *Bulvostylis paradoxa*. La parte vegetativa de este estrato herbáceo alcanza una altura de 70 – 80 cm. El estrato leñoso está conformado por árboles esparcidos de tamaño pequeño a mediano (3 – 8 m), con troncos retorcidos, hojas esclerófilas y un sistema de raíces profundamente desarrollado. Las especies dominantes son *Byrsonima crassifolia*, *Curatella americana*, *Palicourea rigida*, *Bowdichia virgiliodes* y *Casearia silvestris* (Goldstein et al. 1986).

Los bosques de galería interrumpen la continuidad de la sabana, bordeando los cursos de agua, encontrándose también esporádicamente núcleos de bosques decíduos de pequeña superficie (Sarmiento et al. 1971).

Los bosques decíduos son aquellos en donde predominan árboles de follaje estacional, formando las llamadas “matas” ó islas forestales (Sarmiento et al. 1971; Farji 1992). Algunas especies de árboles dominantes en las “matas” son *Genipa caruto*,

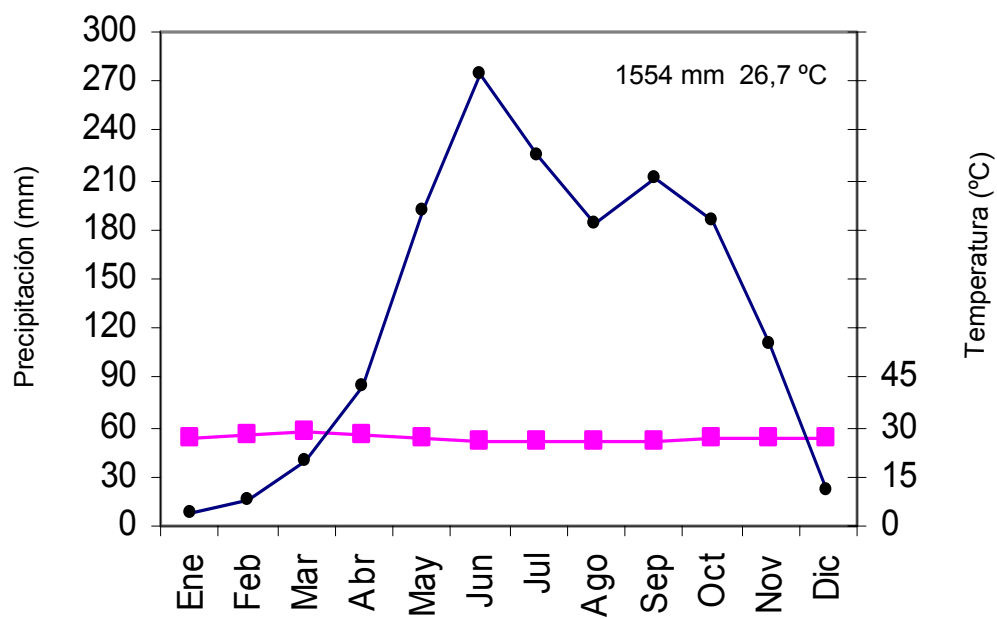


Figura 2. Climadiagrama del área de estudio en Barinas (8° 38' N - 70° 12' W), Venezuela, para el período 1989 - 2000. Promedio anual de precipitación y temperatura (parte superior derecha del diagrama).

Cochlospermum vitifolium, *Xylopia aromatica*, *Godmania macrocarpa* y *Tapirira velutinifolia* (Farji 1992).

El bosque de galería corresponde a las selvas semidecíduas bajas que se encuentran bordeando ríos y caños menores (Sarmiento et al. 1971). Algunas especies arbóreas comunes en este tipo de bosque son *Cassia moschata*, *Genipa caruto*, *Maprounea guianensis*, *Roupala montana*, *Pavonia sessifolia*, *Randia aculeata*, *Solanum bicolor* y *Davilla nítida* (Farji 1992).

Se utilizaron el campus y las instalaciones del Jardín Botánico de la Universidad Experimental de Los Llanos Ezequiel Zamora (UNELLEZ), para realizar experimentos en condiciones semicontroladas en el vivero y en el campo.

3. Descripción de las Especies

Las especies fueron seleccionadas tomando en consideración su modo de regeneración (sexual y/o vegetativa), su abundancia en el área de estudio, y la posibilidad de disponer de plántulas y propágulos vegetativos bajo condiciones de campo, con la finalidad de realizar diferentes experimentos y mediciones ecofisiológicas. Dadas estas premisas, seleccionamos a *Palicourea rigida* y *Casearia silvestris*, como especies de leñosas siempreverdes representativas de este grupo funcional, las cuales presentan mecanismos de regeneración contrastantes.

Palicourea rigida HBK (Rubiaceae), es un árbol siempreverde de porte bajo que usualmente no sobrepasa los 3 m de altura (Figura 3); su densidad en el área de estudio es alta (358 plantas/ha); el tallo es quebradizo, retorcido y cubierto de una gruesa capa de corcho color castaño; esta especie está ampliamente distribuida en las sabanas de Venezuela y de América del Sur; los frutos son bayas ovoideas, 5 mm de largo, 0,3 – 0,4 g de peso, de color morado muy oscuro, dispersados por aves principalmente (Wütherich et al. 2001); florece durante todo el año, con un máximo en toda la población entre febrero y mayo; la fructificación se extiende desde marzo hasta agosto, mes en el cual ya todos los frutos han sido dispersados; las semillas están caracterizadas por una cubierta muy dura, y se encuentran en una gama de tamaño entre 4 y 5 mm y 0,02 g de peso; las semillas presentan latencia innata, lo cual sincroniza la germinación un año después de su dispersión, entre los meses de mayo y junio. Observaciones en el campo evidencian que la regeneración de esta especie es principalmente a través de semillas, pudiéndose apreciar que las plántulas e individuos juveniles no presentan ninguna conexión entre sí;



Figura 3. Fotografías de las especies estudiadas en sus estadios adulto y juvenil

las plántulas se encuentran mayormente agrupadas alrededor de los árboles adultos (Schnee 1984; Ramia 1970; García-Núñez et al. 2001).

Casearia silvestris Sw. (Flacourtiaceae) es un árbol pequeño (alrededor de 2 m de altura máxima en el sitio de estudio) ampliamente distribuido en America Tropical, y en Venezuela es característico en la mayor parte de la tierra caliente (Figura 3); en el área de estudio su densidad es media, y se localiza principalmente en sitios intervenidos y en la sabana abierta, aunque también puede encontrarse en lugares sombreados; se caracteriza por un sistema radical poco profundo, con una profusa regeneración a través de rebrotes de raíz; presenta flores 1,5 - 2 mm de largo, generalmente glabras, a veces grisáceo-pubérulas, pétalos ausentes; fruto oviforme-globoso, capsular, 3-4 mm de largo, con 2-6 semillas (Schenee 1984); La caída y brote de nuevas hojas ocurre entre diciembre y febrero, y la floración entre febrero y marzo (Sarmiento et al. 1985).

CAPÍTULO 1

Intercambio de Gases y Relaciones Hídricas Durante la Fase del Establecimiento de Dos Especies de Árboles Siempreverdes de las Sabanas Estacionales

1. INTRODUCCIÓN

El período entre la germinación de las semillas y el establecimiento de una planta juvenil independiente constituye la fase más lábil del ciclo de vida de las plantas. La razón principal de la vulnerabilidad en la fase regenerativa, es que los procesos de germinación y establecimiento involucran una serie extraordinariamente compleja de transiciones estructurales y metabólicas, las cuales tienen lugar en los momentos cuando las condiciones ambientales externas sufren también cambios abruptos (Osmond et al. 1980). Las plántulas que recién emergen ya no poseen la capacidad de soportar las condiciones adversas toleradas por las semillas que aún no germinan, y todavía no tienen la robustez que adquirirán con la edad. La mortalidad en estos estadios tempranos puede ser debida a una amplia gama de factores bióticos y abióticos, los cuales varían de lugar en lugar y de un año al siguiente (Kitajima & Fenner 2000).

En un ambiente estacional como la sabana, caracterizado por una prolongada sequía (de 4 a 6 meses), y fuegos recurrentes, el establecimiento de plántulas es particularmente riesgoso. Los propágulos que recién emergen en una estación húmeda dada, están potencialmente sujetos a condiciones de estrés hídrico, determinadas por la alta demanda evaporativa del ambiente y por la superficialidad de su sistema radical. Bajo estas circunstancias, es de esperarse restricciones estomáticas al intercambio de gases, que limiten la capacidad de asimilar CO₂. Además, las características oligotróficas del ecosistema y las condiciones sombreadas del sitio donde se desarrollan las plántulas imponen limitaciones adicionales al proceso fotosintético. En este contexto, las especies de leñosas que se propagan asexualmente tendrían menos restricciones para el intercambio de gases y el mantenimiento de un balance hídrico favorable, tanto diaria como estacionalmente.

Los estudios sobre la respuesta fisiológica de los árboles a las condiciones ambientales estacionalmente secas de las sabanas tropicales son escasos,

concentrándose la mayor parte en los estadios adultos (Prior et al. 1997b; Eamus & Prior 2001).

Las leñosas de la sabana se caracterizan por presentar sistemas radicales profundos, que permiten el acceso al agua del subsuelo durante la estación seca. Esta propiedad determina que la mayor parte de las especies escasamente ejerzan un control estomático de las pérdidas de agua, y en todo caso, las tasas de transpiración pueden ser altas, incluso durante el pico de la época de sequía (Medina 1967, 1982; Sarmiento et al. 1985; Goldstein et al. 1986). Las tasas máximas de asimilación son comparativamente bajas, en relación a las máximas reportadas para especies C_3 (Sarmiento et al. 1985); tienden a ser mayores en la estación húmeda, mientras que en la estación seca, usualmente son más altas por la mañana que por la tarde (Le Roux & Mordelet 1995; Sobrado 1996; Eamus & Cole 1997; Prior et al. 1997a; Franco 1998).

Bajo las condiciones de déficit hídrico estacional de la sabana, es de esperarse que los patrones de asimilación (A) y conductancia estomática (Gs) de las plántulas e individuos jóvenes estén determinados principalmente por los cambios en la disponibilidad de agua de los horizontes superficiales del suelo, así como por los cambios tanto diarios como estacionales en la diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV). En este sentido, se han encontrado correlaciones negativas entre el potencial hídrico medido antes del amanecer (Ψ_{pd} ; es una medida indirecta de la disponibilidad de agua en la zona de enraizamiento) y la conductancia y asimilación máxima diaria, en individuos juveniles y adultos de especies leñosas de las sabanas del norte de Australia (Duff et al. 1997; Myers et al. 1997; Prior et al. 1997b).

Mediciones de la disponibilidad de agua en el suelo a diferentes profundidades en áreas de sabana en los Llanos Occidentales de Venezuela y en el cerrado (Goldstein et al. 1986; Franco 1998), muestran que el potencial hídrico del suelo de los horizontes superficiales (10 – 15 cm) disminuye durante la estación seca hasta -2,0 y -3,5 MPa (Llanos y cerrado respectivamente), lo cual sugiere que los individuos juveniles con sistemas radicales poco desarrollados pueden estar expuestos a déficit hídricos pronunciados que comprometerían su supervivencia. En el cerrado, plántulas de especies leñosas (*Dalbergia miscolobium*, *Anadenanthera falcata*, *Bauhinia rufa*, *Cybistax antisyphilitica* y *Serjania caracassana*) presentan bajos valores de potencial hídrico a los cuales la tasa fotosintética es cero (entre -2,4 y -3,9 MPa), indicando que estas plantas pueden resistir un estrés hídrico fuerte (Sato & Moraes 1992; Sasaki et al. 1997). Asimismo, la combinación de altas temperaturas y estrés hídrico son factores que pueden

inducir fotoinhibición en las plantas (Chaves 1991), sobre todo en individuos jóvenes localizados en sitios expuestos. Franco & Lüttge (2002) encuentran, para especies leñosas en el cerrado, que la DPV es el factor dominante en causar la disminución en las tasas de asimilación al mediodía. Además, datos de fluorescencia de la clorofila muestran que estas especies tienen una gran capacidad de disipación segura del exceso de energía de excitación, aunque las pérdidas en la ganancia potencial de carbono pueden ser significativas debido a altos costos fotorrespiratorios.

En este capítulo se estudian algunos procesos ecofisiológicos relacionados con el intercambio de gases y las relaciones hídricas durante la fase de establecimiento de dos especies de leñosas ampliamente distribuidas en las sabanas estacionales neotropicales, a saber: *Palicourea rigida* (reproducción sexual) y *Casearia silvestris* (reproducción vegetativa). Se utilizó un enfoque comparativo en cuanto al desenvolvimiento de la tasa fotosintética, de transpiración y los potenciales hídricos en los propágulos sexuales y vegetativos, y a su vez, estableciendo comparaciones con los individuos adultos. Con esta información se tratará de dar respuesta a las siguientes preguntas:

- ¿Cómo son afectados en términos del intercambio de gases y las relaciones hídricas tanto plántulas como propágulos vegetativos por el déficit hídrico diario y estacional?
- ¿Qué mecanismos ecofisiológicos les permiten a los propágulos que recién emergen sortear las condiciones estresantes de la sabana desde el punto de vista hídrico?
- ¿Son distintos los mecanismos ecofisiológicos en relación a la regulación del intercambio de gases y estado hídrico de la planta, entre individuos adultos y jóvenes?

Para intentar contestar estas preguntas se consideraron los siguientes objetivos específicos:

- Caracterizar estacionalmente las condiciones microclimáticas del nicho de regeneración de los propágulos.
- Caracterizar estacionalmente las tasas de fotosíntesis, transpiración y la conductancia estomática, en individuos adultos y en plántulas y propágulos vegetativos, durante la fase de establecimiento.
- Determinar estacionalmente el potencial hídrico foliar y los componentes del mismo, mediante curvas presión – volumen, en individuos adultos y juveniles (plántulas y propágulos vegetativos).

- Comparar la respuesta estacional de la tasa de asimilación de CO₂ a la concentración intercelular de CO₂, en las plántulas y los propágulos vegetativos.
- Comparar ambas especies en base a su contenido de nitrógeno foliar por unidad de peso seco.

Hipótesis específicas y predicciones sobre los aspectos ecofisiológicos del establecimiento de plántulas y propágulos vegetativos:

1. La germinación y establecimiento de plántulas de las especies que se regeneran sexualmente, como *Palicourea rigida*, ocurrirá a principios de la época lluviosa, en la matriz de gramíneas. Esto implicará que en el período de establecimiento, durante la época de lluvias, las plántulas podrían sufrir limitaciones hídricas en su capacidad de asimilar carbono debido a la alta demanda evaporativa del ambiente y a la competencia con las gramíneas. En la época seca subsiguiente, las plántulas que hayan desarrollado un sistema radical lo suficientemente profundo durante la época de lluvias (que les permita alcanzar el agua disponible en los horizontes húmedos del suelo), se establecerán, y mostrarán, al igual que los individuos adultos, tasas de intercambio de gases comparables con las de la época húmeda .
2. La producción de propágulos vegetativos de *Casearia silvestris* ocurrirá a lo largo de la estación lluviosa en la matriz de gramíneas. Dado que los rebrotes están conectados a la planta madre, tendrán menos restricciones desde el punto de vista hídrico para el intercambio de gases durante el día, en comparación con una plántula en su fase de establecimiento. En la época seca subsiguiente, los propágulos vegetativos podrán mantener tasas de intercambio de gases comparables a las de la época de lluvias, y en todo caso, mayores que las presentadas por plántulas recién establecidas de especies que se reproducen sexualmente (ej. *P. rigida*). Estos rebrotes jóvenes al igual que los individuos adultos se comportarán desde el punto de vista hídrico como plantas evasoras del déficit hídrico.

2. MATERIALES y MÉTODOS

2.1 Intercambio de Gases y Relaciones Hídricas

Con el fin de documentar bajo condiciones de campo los cambios estacionales en las características fotosintéticas y relaciones hídricas de individuos adultos y jóvenes de *P. rigida* y *C. silvestris*, se hicieron 22 cursos diarios de variables microclimáticas, intercambio de gases y potencial hídrico foliar. Para los individuos juveniles tanto de *P. rigida* como de *C. silvestris* se llevaron a cabo siete cursos diarios (cuatro correspondieron a la época húmeda y tres a la época seca), de los cuales, para cada especie, se seleccionaron dos representativos (uno de la época lluviosa y uno de la época seca) para mostrar las tendencias a lo largo del día de las distintas variables medidas, presentándose el resto de cursos en el anexo. Para las plántulas de *P. rigida* también se realizaron mediciones en condiciones semicontroladas en el Jardín Botánico de la UNELLEZ. En este caso, se hicieron dos parcelas experimentales con acceso a riego, en donde se sembraron plántulas de *P. rigida* espaciadas a 1 x 1 m entre individuos (n= 64; 8 filas x 8 columnas); en una de las parcelas se sembraron gramíneas entremezcladas entre filas y columnas, a una densidad aproximada de dos a tres macollas. Por otra parte, bajo malla de vivero se disponía de 120 plántulas de *P. rigida* sembradas en bolsas grandes de polietileno (0,0182 m³), las cuales se utilizaron para hacer mediciones en donde se controlaba el régimen hídrico. En los rebrotes jóvenes de *C. silvestris*, con el fin de estudiar la funcionalidad de la conexión con la planta, se realizaron experimentos en condiciones naturales (durante la época húmeda), donde se midió a través del tiempo el intercambio de gases y la condición hídrica de la planta cuando se interrumpe su conexión con el adulto. Las mediciones se realizaron a lo largo del día (en cinco individuos), en el momento de la separación y subsecuentemente a la semana, dos semanas y 7 semanas. Este experimento nos permitió evaluar la capacidad de recuperación que tienen los propágulos vegetativos. Para los individuos adultos de ambas especies se llevaron a cabo cuatro cursos diarios (dos correspondieron a la época húmeda y dos a la época seca), de los cuales, al igual que en los juveniles, se seleccionaron dos representativos (uno de la época lluviosa y uno de la época seca), presentándose el resto de cursos en el anexo. La información de estos cursos fue la utilizada para el cálculo de los promedios de las diferentes variables, así como para el análisis estadístico respectivo.

2.1.1 Medición del intercambio de gases

Durante la época lluviosa y de sequía, así como los períodos de transición entre épocas, se realizaron en el campo cursos diarios a intervalos regulares desde la madrugada hasta el atardecer (6:30 am – 6:30 pm), y cursos de 24 horas, de variables microclimáticas y fisiológicas. Para las mediciones de fotosíntesis, transpiración, conductancia estomática y densidad de flujo de fotones (DFF), se utilizó un sistema portátil de intercambio de gases, operado en modo abierto (ADC LCA-4, Hoddesdon, R.U.), consistente en una cámara foliar, una unidad abastecedora de aire y un analizador de gases infrarrojo. Las mediciones se realizaron en cinco individuos (n= 5), en hojas completamente expandidas (dos hojas por cada planta), haciendo tres registros por cada hoja.

En el modo abierto, el material foliar se coloca dentro de la cámara por la cual pasa un flujo de aire controlado, con concentraciones conocidas de vapor de agua y CO₂. Las tasas de intercambio de gases se determinan a través de las tasas de flujos de aire, del área foliar encerrada dentro de la cámara y de las diferencias de concentraciones de vapor de agua y CO₂ que entra y sale de la cámara (referencia y análisis).

Los cálculos de intercambio de gases fueron hechos de acuerdo con el modelo propuesto por von Caemmerer y Farquhar (1981). Se utiliza un factor de corrección en los cálculos finales de intercambio de gases, que toma en cuenta el efecto de dilución del vapor de agua transpiracional dentro de la cámara. La temperatura de la hoja, la DFF incidente y la diferencia de presión de vapor hoja–aire (DPV) fueron aquellas impuestas por el ambiente durante las mediciones. La concentración de CO₂ ambiental (C_a) fue de 341,6 ± 5,6 μmol mol⁻¹.

Ecuaciones utilizadas para el cálculo del intercambio de gases (manual del fabricante LCA4 – ADC):

1. Conversión de flujos molares a flujos volumétricos:

El LCA-4 mide los flujos de aire utilizando flujímetros de masa, así pues, los flujos medidos son flujos molares.

$$V = u * V_{m20} * (273 + T_{ch}) / 293 * p * 60 \quad (\text{unidades: ml min}^{-1});$$

donde: V: flujo volumétrico de aire

V_{m20} : volumen de 1 mol de aire a 20 °C y 1 bar (m³)

T_{ch} : temperatura de la cámara foliar (°C)

p : presión ambiental (bar)

2. Flujo molar de aire por m² de superficie foliar:

$$u_s = u / \text{area} ;$$

donde: u : flujo molar de aire (mol s^{-1})

area : área foliar proyectada (m^2)

3. Tasa de transpiración:

$$E = u_s * \Delta W$$

donde: ΔW : diferencia de concentración de vapor de agua (vapor de agua que entra y sale de la cámara; mol mol^{-1}) (efecto de dilución por transpiración, corregido)

u_s : flujo molar de aire hacia dentro de la cámara por m^2 de área foliar ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

4. Resistencia estomática al vapor de agua:

$$r_s = (W_{\text{hoja}} - W_{\text{an}}) / (\Delta W * u_s) - r_b$$

donde: W_{hoja} : concentración de vapor de agua a saturación a la temperatura de la hoja (mol mol^{-1}); $W_{\text{hoja}} = e_s / p$

e_s : presión de vapor a saturación a la temperatura de la cámara foliar (mbar)

p : presión atmosférica (mbar)

ΔW : diferencia de concentración de vapor de agua a través de la cámara foliar (mol mol^{-1})

W_{an} : concentración de vapor del vapor de agua que sale de la cámara (mol mol^{-1})

r_b : resistencia en capa límite al vapor de agua ($\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}$)

u_s : flujo molar de aire por m^2 de área foliar ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

5. Conductancia estomática al vapor de agua:

$$g_s = 1 / r_s \text{ (mol m}^{-2} \text{s}^{-1}\text{)}$$

donde: r_s resistencia estomática al vapor de agua ($\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{mol}^{-1}$)

6. Tasa fotosintética (tasa de intercambio de CO_2 en la cámara foliar):

$$A = u_s * \Delta C \text{ (}\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}\text{)}$$

donde: ΔC diferencia en la concentración de CO_2 a través de la cámara ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)

u_s : flujo molar de aire por m^2 de área foliar ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

7. Concentración de CO_2 en la cavidad sub-estomática (C_i):

$$C_i = [((g_c - E/2) c'_{\text{an}}) - A] / (g_c + E/2) \text{ (}\mu\text{mol mol}^{-1}\text{)}$$

donde: $g_c = 1 / (1,6r_s + 1,37r_b)$

c'_{an} : Flujo de CO_2 hacia afuera de la cámara ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) (efecto de dilución corregido)

E : tasa de transpiración ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

A : tasa fotosintética de intercambio de CO_2 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)

r_b : resistencia en capa límite al vapor de agua ($\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{mol}^{-1}$)

r_s : resistencia estomática al vapor de agua ($\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{mol}^{-1}$)

2.1.2 Medición del potencial hídrico foliar

La condición hídrica de la planta se evaluó, midiendo la tensión del agua en el xilema, la cual es aproximadamente igual al potencial hídrico foliar (Ψ_L) (Taiz & Zeiger 1991), utilizando una bomba de presión (PMS mod. 600, Corwallis, Oregon, E.U.A.). El principio de operación de este instrumento, consiste en introducir tallos u hojas cortadas en una cámara hermética, a los cuales se les aplica una presión positiva (gas nitrógeno) de manera tal que se venza la presión negativa (tensión) de la columna de agua que se encuentra en el sistema de conducción de la planta. La presión de nitrógeno es controlada mediante una válvula, hasta que sea lo suficiente para hacer retornar la columna de agua a la superficie cortada expuesta a la presión atmosférica. La medición de la presión de compensación se realiza en un manómetro integrado al aparato. Para los individuos adultos, en cada curso diario, se midió el potencial hídrico foliar en cinco plantas (dos hojas por planta), comenzando entre las 6:30 y 7:30 am (potencial máximo), al mediodía (potencial mínimo) y en la tarde, entre las 17:30 y 18:30 hrs, al final de las mediciones de intercambio de gases. En el caso de las plántulas y rebrotes vegetativos jóvenes se midió el potencial hídrico utilizando la planta completa ($n=5$).

2.1.3 Curvas presión - volumen

Los componentes osmóticos ($\Psi\pi$) del potencial hídrico foliar (potencial osmótico a saturación, $\Psi\pi^{100}$, y en el punto de pérdida de turgencia, $\Psi\pi^0$, se evaluaron estacionalmente a través de curvas presión – volumen. Estas curvas se determinaron con el uso de la bomba de presión siguiendo el método sugerido por Tyree & Hammel (1972). En esta técnica una rama u hoja es rehidratada hasta saturación. Luego se mide a intervalos periódicos la declinación del Ψ_L expresado en relación al contenido relativo de agua (CRA) ó el volumen extraído (V_e), hasta después de alcanzar la plasmólisis incipiente ($\Psi\pi^0$). Gráficamente se determina la relación entre el $1/\Psi_L$ y el CRA ó V_e . De esta relación se puede predecir que la pendiente $d(1/\Psi_L)/d\text{CRA}$ ó $d(1/\Psi_L)/dV_e$, será lineal cuando la presión de turgencia (P) es cero. La línea ajustada es por lo tanto una expresión de la relación entre el inverso del potencial osmótico ($1/\Psi\pi$) y el CRA, siendo la

intersección con la ordenada cuando el CRA=1, igual a $1/\Psi\pi$ a plena turgencia ($\Psi\pi^{100}$). El valor calculado de $\Psi\pi$ puede ser substraído de los valores medidos de Ψ_L para obtener el potencial de turgencia. Así puede ser obtenida la relación entre P vs CRA y P vs Ψ_L . Otro parámetro importante de las relaciones hídricas que permite estimar esta técnica, es el módulo de elasticidad (ε), el cual es un parámetro de proporcionalidad entre las variaciones de la presión de turgencia (P) con cambios en el volumen celular relativo ($\Delta V/V$), lo cuales están determinados por la rigidez de las paredes celulares ($\varepsilon=\Delta P/\Delta V/V$) (Tyree & Jarvis 1982).

2.1.4 Variables microclimáticas

Durante cada curso diario se midieron las siguientes variables microclimáticas: temperatura del aire y humedad relativa del aire. Para realizar estas mediciones, se utilizaron termómetros digitales (OMEGA, mod. HH-23) con termopares cobre-constantan (calibre 36), higrómetros digitales (OMEGA mod. RH-200F) y psicrómetros ventilados (tipo Assman). Se colocaron tres termopares de aire en tres plantas. La humedad relativa (HR) se midió colocando los higrómetros a 1,5 m de altura en dos sitios diferentes. Estas variables, junto con la temperatura foliar (se colocaron tres termopares en tres plantas diferentes), permitieron estimar la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), la cual es la diferencia entre la presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (ρ_h) y la presión de vapor ambiental (ρ_a). El cálculo se hace a través de la humedad relativa ambiental y tablas de presión de vapor a saturación: $DPV = \rho_h - (\rho_a * HR/100)$ (Pearcy et al. 1989).

2.1.5 Contenido de nitrógeno foliar

En diferentes etapas de desarrollo de las plántulas de *P. rigida* (durante los muestreos de análisis de crecimiento), se tomaron muestras de material foliar para hacer determinaciones del peso foliar específico y el contenido de nitrógeno foliar, lo cual permite apreciar cómo evoluciona el grado de escleromorfía de la hoja con el desarrollo de las plántulas. En el caso de los individuos adultos de ambas especies y en los rebrotes jóvenes de *C. silvestris* se midió el contenido de nitrógeno foliar y el peso foliar específico estacionalmente. Las determinaciones de nitrógeno total en las hojas se hicieron a través del método micro Kjeldahl, de digestión ácida, destilación y titulación con HCL 0,01 N (Müller 1961). Los contenidos se expresaron en mg de N total / g de peso seco de muestra.

2.1.6 Curvas A-c_i

Curvas de respuesta de la asimilación variando la concentración interna de CO₂ (Curvas A-c_i), se realizaron estacionalmente en plántulas de *P. rigida* y rebrotes de *C. silvestris*.

La respuesta de la tasa fotosintética a la concentración de CO₂ es la principal herramienta para analizar la demanda por el CO₂ en el proceso de fotosíntesis (Farquhar & Sharkey 1982). La gráfica que relaciona la tasa de asimilación de CO₂ (A) en función de la presión parcial de CO₂ intercelular (C_i), es referida normalmente como curva A-c_i, cuando la concentración de CO₂ es dada como una fracción molar en aire (Figura 4). La pendiente inicial de la curva en el punto de compensación (donde no hay asimilación neta de CO₂, hasta que la producción de CO₂ de la respiración, principalmente fotorrespiración y algo de respiración mitocondrial que ocurre en la luz, es completamente compensada por la fijación de CO₂ en la fotosíntesis) es una medida del sistema para asimilar CO₂ a máxima eficiencia e independientemente de la limitación de luz (eficiencia de carboxilación: $dA/dc_i = V_{\text{Rubisco}}$, donde: V_{Rubisco} = velocidad de carboxilación de RuBP ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). En esta porción de la curva A-c_i, el CO₂ limita la tasa de funcionamiento de Rubisco, mientras que RuBP este presente en cantidades saturantes (región RuBP-saturada ó CO₂-limitada). A saturación de luz, con una enzima completamente activada, la pendiente inicial gobierna la capacidad de carboxilación de la hoja, la cual depende de la cantidad de Rubisco activada. La curva que relaciona la fotosíntesis con la luz y el C_i es llamada función de demanda; ella representa los requerimientos de CO₂ resultantes del metabolismo fotosintético. La función de abastecimiento es la tasa a la cual el CO₂ es disponible al sistema, y está determinado por la conductancia estomática junto con la concentración de CO₂ ambiental. En la región a alto C_i, el incremento en A con el incremento en C_i termina. El CO₂ no restringe más la reacción de carboxilación, pero ahora la tasa a la cual RuBP está disponible limita la actividad de Rubisco (región RuBP-limitada). En esta región, A depende de la actividad del ciclo de Calvin, el cual en última instancia depende de la tasa a la cual ATP y NADPH son producidos en las reacciones de luz. En esta región A está limitada por la tasa de transporte de electrones (J). Esto puede ocurrir ya sea por limitaciones de luz, ó por saturación de luz, debido a una capacidad limitada de transporte de electrones. Incluso a alto C_i, en la región donde J no incrementa más con aumentos en el C_i, la tasa neta de asimilación de CO₂ continua incrementando ligeramente debido a que la reacción de oxigenación de Rubisco es progresivamente suprimida con aumentos en la presión parcial de CO₂ a favor de la reacción de carboxilación. Las plantas operan típicamente a un C_i donde el CO₂ y el transporte de electrones co-limitan la tasa de

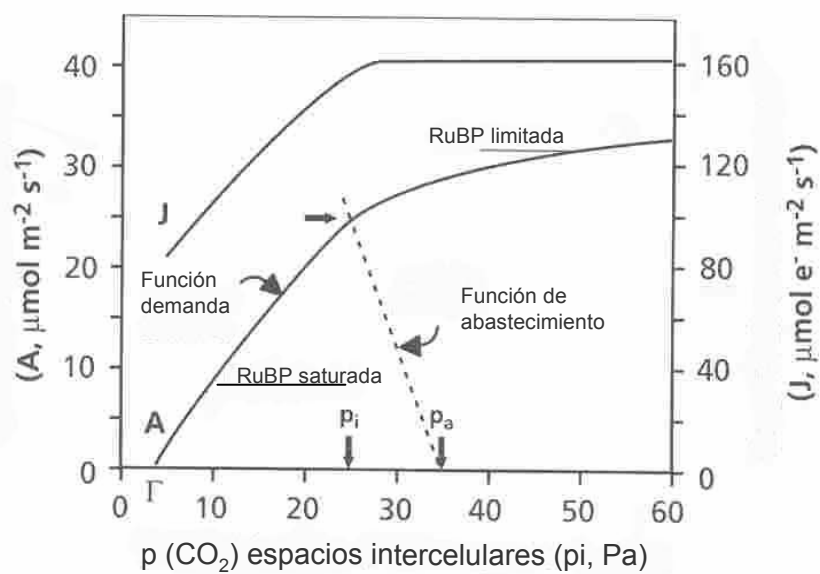


Figura 4. Relación entre la tasa de asimilación de CO₂, A, y la presión parcial de CO₂ en los espacios intercelulares, p_i, para una hoja de una planta C₃. La tasa de transporte de electrones, J, está dada por la curva superior en la figura. Tomado de Lambers et al. (1998).

asimilación de CO₂ (el punto donde se intersectan la parte RuBP-saturada y RuBP-limitada en la curva de respuesta al CO₂). Esto permite una efectiva utilización de todos los componentes de las reacciones de luz y oscuras de la fotosíntesis (Long & Hällgren 1987; Lawlor 1993; Lambers et al. 1998).

Farquhar & Sharkey (1982) desarrollaron un método simple para la separación de las limitaciones estomáticas y mesofilares de la fotosíntesis utilizando la respuesta entre la tasa fotosintética (A) y la concentración o fracción molar de CO₂ en la superficie de las células del mesófilo (C_i). La tasa de asimilación (A), medida a la concentración atmosférica normal de CO₂, es sustraída de A₀, la tasa que ocurriría si no hubiesen limitaciones estomáticas (el valor de interpolado de la curva de respuesta a un c_i≅ 340 μmol mol⁻¹). Las limitaciones relativas que imponen los estomas (LER) pueden ser entonces calculadas: LER= (A₀ - A)/A₀ donde:

LER es proporcional a la disminución en A que pueden ser atribuidas a los estomas y a otras limitaciones en fase gaseosa.

Por otra parte, cuando A se aproxima a A_{max}: A = J_{max}

donde J_{max} = máxima tasa de regeneración de RuBP (asumida como igual a la máxima tasa de transporte fotosintético acoplado de electrones (μmol m⁻² s⁻¹).

Se calculó un índice de limitación mesofilar relativa (LMR) de acuerdo a Jacob & Lawlor (1991), como: LMR= 100 (A_H-A_S)/A_H, donde: A_H es la tasa de fotosíntesis en hojas en buena condición hídrica a C_i saturante (1300 vpm), y A_S es la tasa en hojas sometidas a déficit hídrico al mismo C_i.

En el caso de *P. rigida* las mediciones se realizaron en plántulas cultivadas en bolsas de polietileno (volumen= 0.0182 m³ de capacidad), mantenidas en buena condición hídrica (riego diario) y sometidas a sequía prolongada (30 días sin riego). En los propágulos vegetativos de *C. silvestris* las mediciones se realizaron estacionalmente en el campo. Para ambas especies, se midieron tres plantas, dos hojas por planta y tres registros por hoja. Las curvas A-c_i fueron ajustadas a la ecuación de una hipérbola rectangular:

$P_n = A_{max} * (I + C_i) / (I + C_i + K)$; donde: P_n= tasa de fotosíntesis neta; A_{max}= tasa máxima de fotosíntesis; I= intercepto eje y; K= es el valor de C_i en el cual A= A_{max}/2

Las mediciones fueron hechas a intensidades de luz saturantes (PPFD > 800 μmolm⁻² s⁻¹).

2.1.7 Ganancia de carbono y costos respiratorios de plántulas y propágulos vegetativos

Se estimó estacionalmente, la relación asimilación / respiración a nivel de las hojas (A/R), integrando curvas de asimilación y respiración nocturna, medidas a través del intercambio de gases.

Por otra parte, utilizando por un lado, la tasa de asimilación neta (NAR) durante la época de lluvias, calculada a través de técnicas de análisis de crecimiento (representa la ganancia neta diaria de carbono de las plantas), y por el otro, los totales integrados de asimilación (A_{int}) y respiración nocturna de la hojas (R_{NH}), se hizo un estimado de la fracción de todos los carbohidratos producidos en la fotosíntesis por día que son invertidos para el crecimiento y consumidos en la respiración (R_{TOT}). La R_{TOT} corresponde: a la respiración nocturna de las hojas (R_{NH}), y a la respiración diurna y nocturna de los tejidos no fotosintéticos, más la fotorrespiración y respiración diurna de las hojas (R_{TNF}).

Para este cálculo, se utilizó la tasa de asimilación neta (NAR), calculada entre los extremos del período de crecimiento considerado (diferencia de biomasa entre individuos de 150 y 30 días de edad), y los totales integrados de asimilación y respiración nocturna de hojas, medidos para plántulas y rebrotes de aproximadamente 150 días de edad.

Ecuaciones utilizadas para esta estimación:

$$NAR = A_{int} - R_{TOT} ;$$

$$\text{de donde: } R_{TOT} = A_{int} - NAR ;$$

$$R_{TOT} = R_{TNF} + R_{NH} ;$$

$$\text{de allí que: } R_{TNF} = R_{TOT} - R_{NH}$$

3. RESULTADOS

3.1 Cursos Diarios Estacionales de Variables Microclimáticas, Intercambio de Gases y Relaciones Hídricas

3.1.1 Plántulas de *Palicourea rigida*

Considerando los diferentes cursos diarios de variables microclimáticas y parámetros ecofisiológicos medidos a lo largo del año, se encontraron marcadas diferencias estacionales en el patrón de respuesta de las plántulas de *Palicourea rigida* ante el déficit hídrico.

En cuanto a las variables microclimáticas, no se encontraron diferencias entre épocas tanto en los promedios como en los máximos de DFF (Tabla 1). La DPV promedio a lo largo del día evidenció una mayor demanda evaporativa del ambiente durante la época seca, aunque los máximos fueron similares en ambas épocas (2,4 – 2,6 KPa, para la época seca y de lluvias respectivamente).

Tomando en cuenta que la distribución de las plántulas es principalmente agrupada alrededor de los árboles padres, el patrón de sombreado de cada individuo cambia a lo largo del día durante los diferentes cursos diarios dependiendo de su ubicación (distancia de la base del árbol adulto) y del grado de cobertura (principalmente de gramíneas), por lo tanto, la DFF y su distribución a lo largo del día, en los diferentes cursos, fue variable, pudiéndose alcanzar en algunos días de medición (Figura 5; Figuras 4 y 5 del anexo) los máximos hacia las horas del mediodía, ó a media mañana y a media tarde en otros cursos (Figura 6; Figuras 1, 2 y 3 del anexo). Asimismo, la temperatura foliar y la DPV durante el día variaron cercanamente a la DFF, dado que estas variables dependen parcialmente de los pulsos de radiación directa interceptada por las hojas. El tamaño relativamente pequeño de las hojas de las plántulas, determinó que la temperatura foliar estuviera acoplada estrechamente a la temperatura del aire, mostrando pequeñas desviaciones por encima o por debajo de ésta en la mayor parte de los cursos.

Durante la época húmeda las plántulas protegidas por el dosel de los árboles adultos mostraron pocas restricciones estomáticas de las pérdidas de agua por transpiración, alcanzando valores promedio de G_s y E relativamente altos ($279,6 \pm 48,7$ mmol m⁻² s⁻¹; $2,7 \pm 0,2$ mmol m⁻² s⁻¹ respectivamente). Sin embargo, se observó, la tendencia a un cierre estomático parcial en las horas de mayor DPV, con recuperación de

Tabla 1. Tasa promedio de asimilación de CO₂ (A), conductancia estomática (Gs), transpiración (E), eficiencia de uso de agua (EUA), relación entre la concentración del CO₂ intercelular y el ambiental (Ci/Ca), diferencia de presión de vapor hoja - aire (DPV) y densidad de flujo de fotones (DFF), para todos los cursos realizados durante la época de lluvias y de sequía (n = 7 para los individuos juveniles; n = 4 para los adultos). Se presenta la media ± 1 ES; los máximos promedio entre paréntesis.

Especie	Época	A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Gs ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	EUA (mmol/mol)	Ci/Ca	DPV (KPa)	DFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
<i>P. rigida</i> Juvenil	Lluvias	2,05 ± 0,22 *** ** (5,0)	279,56 ± 48,74 * ** (1150)	2,71 ± 0,24 * (6,4)	0,83 ± 0,10 *** ** (2,5)	0,88 ± 0,01 *** ** (0,95)	0,92 ± 0,17 * ** (2,6)	386 ± 66 ** (1447)
	Sequía	0,68 ± 0,13 *** ** (1,5)	32,38 ± 4,97 *** ** (76)	1,01 ± 0,11 *** ** (1,8)	0,78 ± 0,20 *** ** (3,4)	0,82 ± 0,02 ** (0,93)	1,50 ± 0,16 *** ** (2,4)	553 ± 89 (1028)
<i>P. rigida</i> Adulta	Lluvias	4,46 ± 0,88 (7,3)	98,43 ± 16,77 **** (172,4)	2,68 ± 0,30 (4,1)	1,64 ± 0,32 (3,3)	0,62 ± 0,08 **** (0,96)	2,02 ± 0,31 **** (3,1)	934 ± 213 (1617)
	Sequía	3,90 ± 0,56 (6,7)	85,01 ± 7,65 (118,9)	2,83 ± 0,37 (4,9)	1,49 ± 0,25 (2,9)	0,66 ± 0,04 (0,89)	2,00 ± 0,18 (2,8)	894 ± 182 (1773)
<i>C. silvestris</i> Juvenil	Lluvias	4,06 ± 0,32 (7,9)	301,08 ± 56,72 (1263)	3,13 ± 0,42 (7,6)	1,43 ± 0,16 (3,2)	0,81 ± 0,02 (0,98)	1,12 ± 0,13 * (2,0)	535 ± 77 (1689)
	Sequía	4,20 ± 0,51 (8,3)	162,36 ± 27,42 ** (434)	3,10 ± 0,34 (5,2)	1,57 ± 0,25 (4,0)	0,78 ± 0,04 ** (0,96)	2,36 ± 0,24 (3,9)	509 ± 105 (1477)
<i>C. silvestris</i> Adulta	Lluvias	4,50 ± 0,41 (5,7)	322,95 ± 51,92 * (564,2)	3,39 ± 0,35 (5,0)	1,38 ± 0,15 (2,4)	0,83 ± 0,01 * (0,89)	1,10 ± 0,22 * (2,2)	632 ± 76 (982)
	Sequía	4,05 ± 0,43 (5,8)	75,53 ± 9,03 (111,7)	2,50 ± 0,38 (4,1)	1,88 ± 0,32 (4,0)	0,61 ± 0,04 (0,84)	2,01 ± 0,21 (2,9)	892 ± 210 (2052)

* diferencias significativas (P < 0,05; Prueba U Mann-Whitney), entre épocas para un mismo estado.

** diferencias significativas (P < 0,05; Prueba U Mann-Whitney), entre estados para una misma época.

*** diferencias significativas (P < 0,05; Prueba U Mann-Whitney), entre especies para una misma época (estado juvenil).

**** diferencias significativas (P < 0,05; Prueba U Mann-Whitney), entre especies para una misma época (estado adulto).

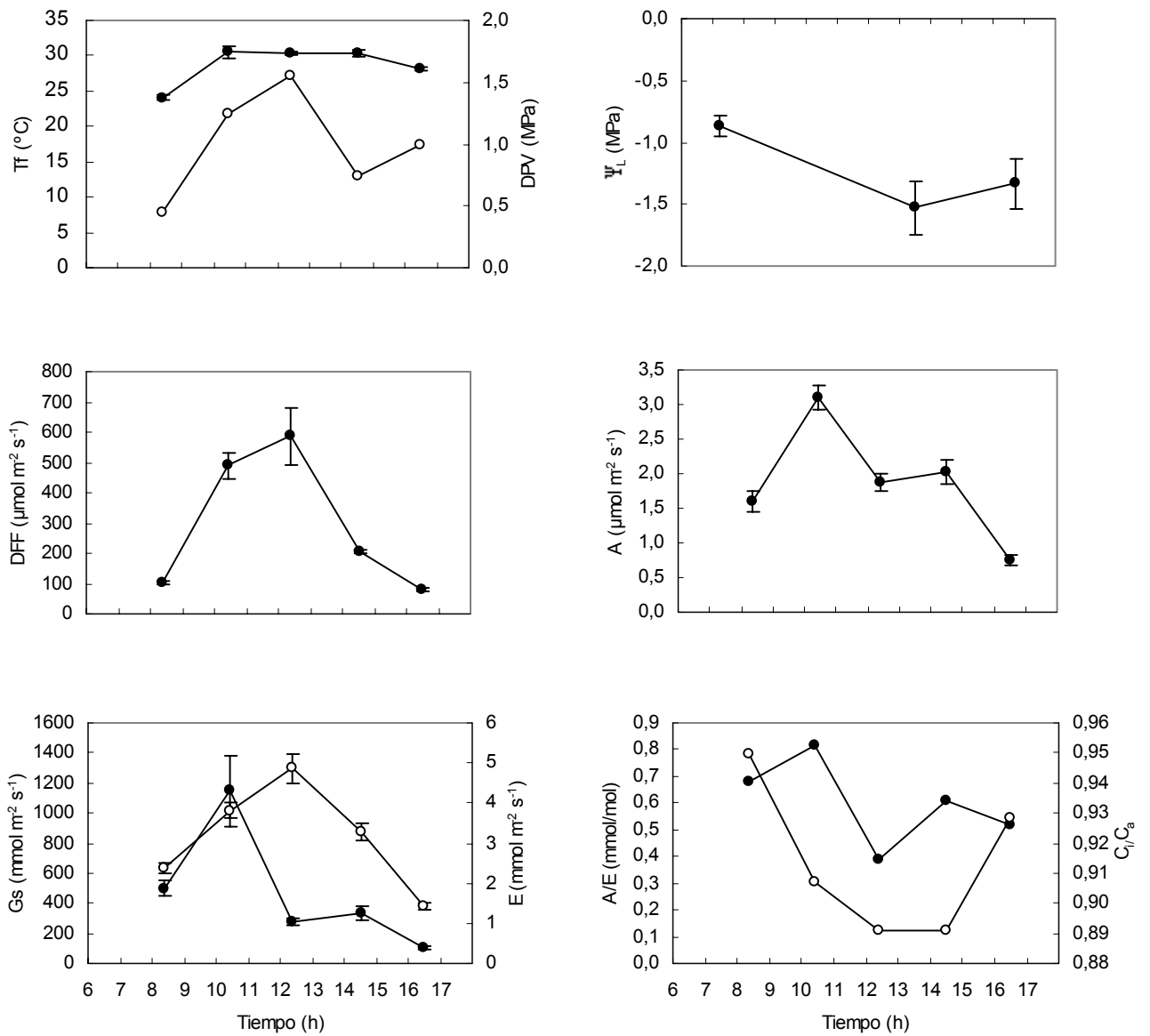


Figura 5. Curso diario de temperatura foliar (Tf ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (Gs ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época de lluvias (13 de noviembre 1998) para individuos juveniles de *P. rigida*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

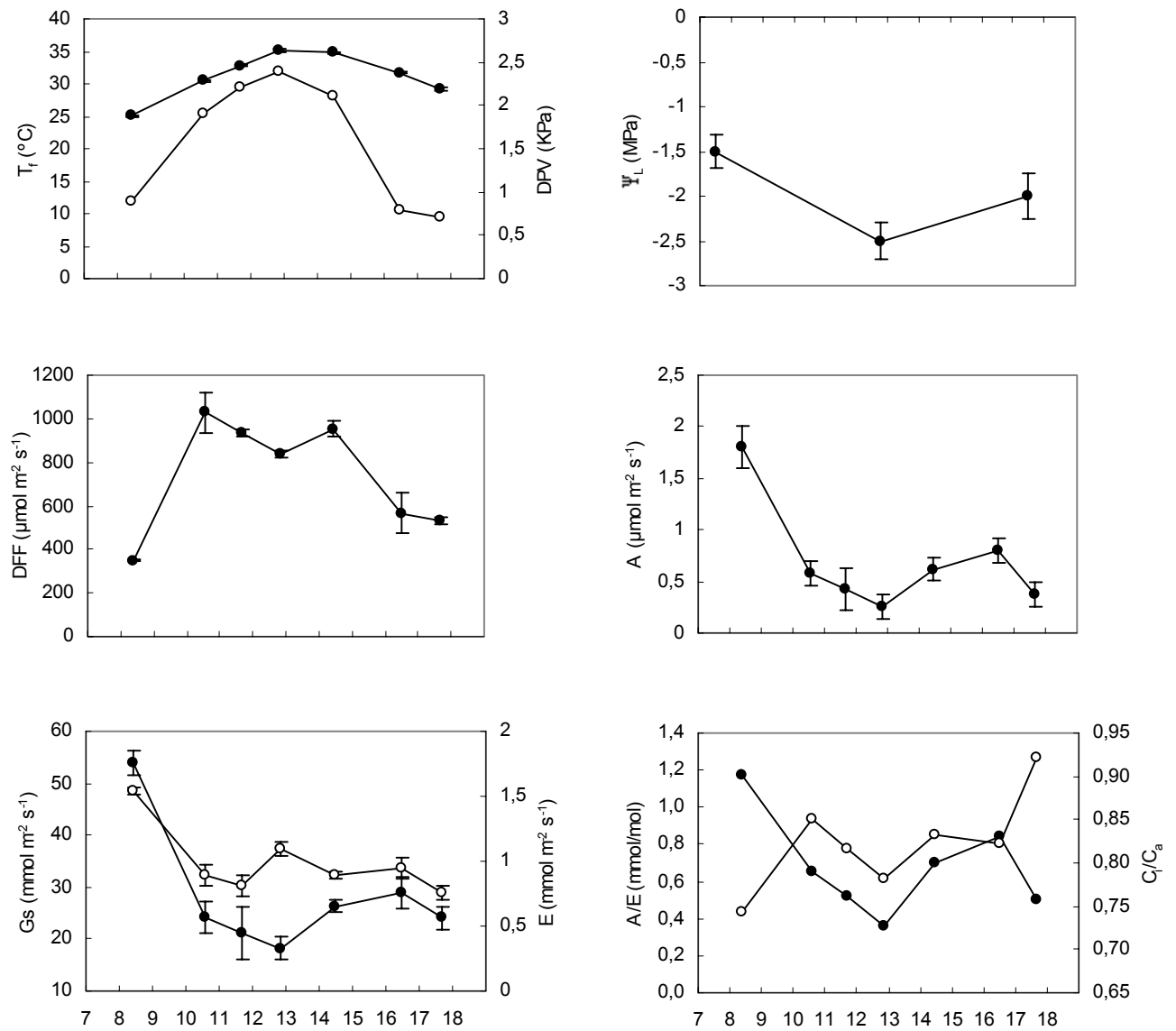


Figura 6. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), potencial hídrico foliar (Ψ_L), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (Gs ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época seca (02 de febrero de 1999), para individuos juveniles de *P. rigida*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

la Gs a medida que disminuyó la demanda evaporativa. Esto determinó que el patrón de Gs durante el día en los diferentes cursos fuera variable, encontrándose los máximos tanto en las horas de la mañana como hacia finales de la tarde, dependiendo de la demanda evaporativa del ambiente y de la disponibilidad de agua en las capas superficiales del suelo. Al inicio de la época seca (Diciembre 98), Gs alcanzó los valores máximos en las primeras horas de la mañana para luego disminuir paulatinamente a lo largo del día (Figura 3 del anexo). La relación entre la DPV y Gs (Figura 7) correspondiente a los diferentes cursos estacionales sugiere que valores mayores a 1,5 KPa son el umbral para que ocurra un cierre estomático parcial. Ambas, Gs y E, tendieron a marchar paralelamente a lo largo del día, sin embargo, en la época húmeda, en horas de máxima demanda evaporativa, el cierre estomático parcial, no impidió que las pérdidas de agua por transpiración siguieran aumentando de acuerdo a la DPV (Figuras 5 y 8). Durante la época seca, las restricciones estomáticas fueron mayores, habiendo una significativa reducción de la Gs y E, alcanzándose valores promedio de $32,4 \pm 5,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $1,0 \pm 0,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente. Los valores máximos de Gs tendieron a presentarse durante las horas de la mañana, cuando las condiciones hídricas de la planta son las más favorables y cuando la DPV es menor (Figura 6; Figura 5 del anexo). En ambas épocas, el cierre estomático durante la noche no fue completo, continuando las pérdidas de agua por transpiración a tasas relativamente pequeñas ($0,4 \pm 0,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

El potencial hídrico foliar medido en las primeras horas de la mañana (6:30 am – 7:30 am) es un indicativo de la condición hídrica de la planta durante el período de máxima hidratación, y es una referencia de las condiciones hídricas del suelo en la zona de enraizamiento de las plántulas, mostró una disminución estacional significativa (Tabla 2). En el transcurso de la mañana el Ψ_L disminuyó progresivamente alcanzando valores mínimos en las horas del medio día ($-1,4 \pm 0,1 \text{ MPa}$ y $-2,3 \pm 0,2 \text{ MPa}$ para la época húmeda y seca respectivamente) período por lo general de mayor demanda evaporativa. En la época de lluvias, el Ψ_L mostró una marcada recuperación hacia finales de la tarde, sin embargo, no alcanzó los valores del potencial medido temprano en la mañana. Por el contrario, en la época seca, casi no se evidenció recuperación del Ψ_L hacia el atardecer (Figura 6; Figuras 2 y 5 del anexo). La marcha estacional de la Gs promedio diaria y del potencial hídrico máximo evidenció el efecto pronunciado del desecamiento de las capas superficiales del suelo sobre la respuesta estomática a medida que avanzó la estación seca (Figura 9).

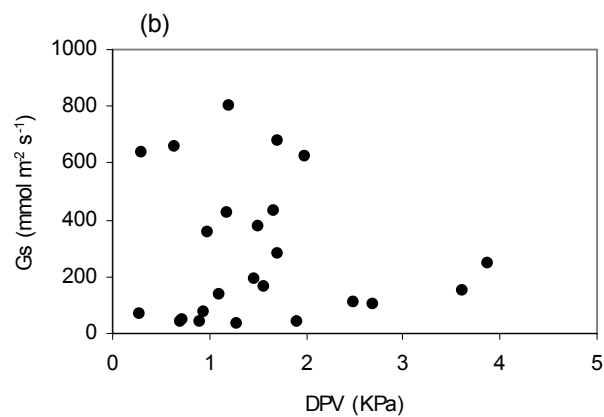
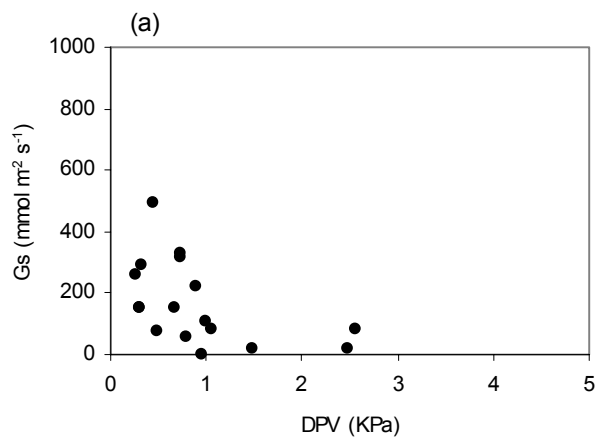


Figura 7. Relación entre la conductancia estomática (G_s) y la diferencia de presión de vapor hoja - aire (DPV) para (a) plántulas de *P. rigida* y (b) rebrotes jóvenes de *C. silvestris*. Datos correspondientes a siete cursos realizados tanto en la época lluviosa como en la de sequía.

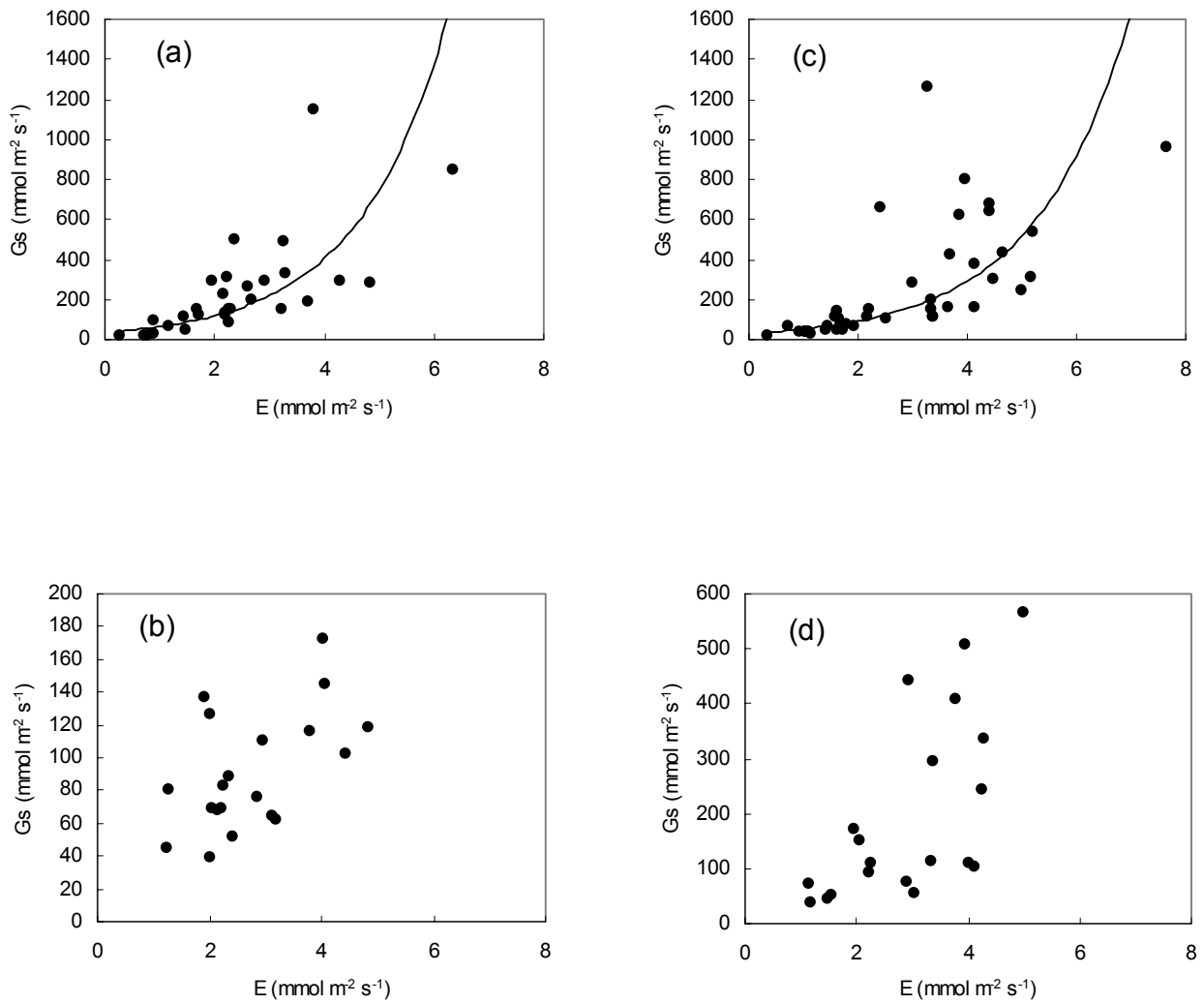


Figura 8. Relación entre la conductancia estomática (G_s) y la tasa de transpiración (E) para (a) plántulas de *P. rigida* ($R^2= 0,62$), (b) individuos adultos de *P. rigida*, (c) rebrotes jóvenes de *C. silvestris* ($R^2= 0,68$) y (d) individuos adultos de *C. silvestris*. Datos correspondientes a siete cursos realizados tanto en la época lluviosa como en la de sequía.

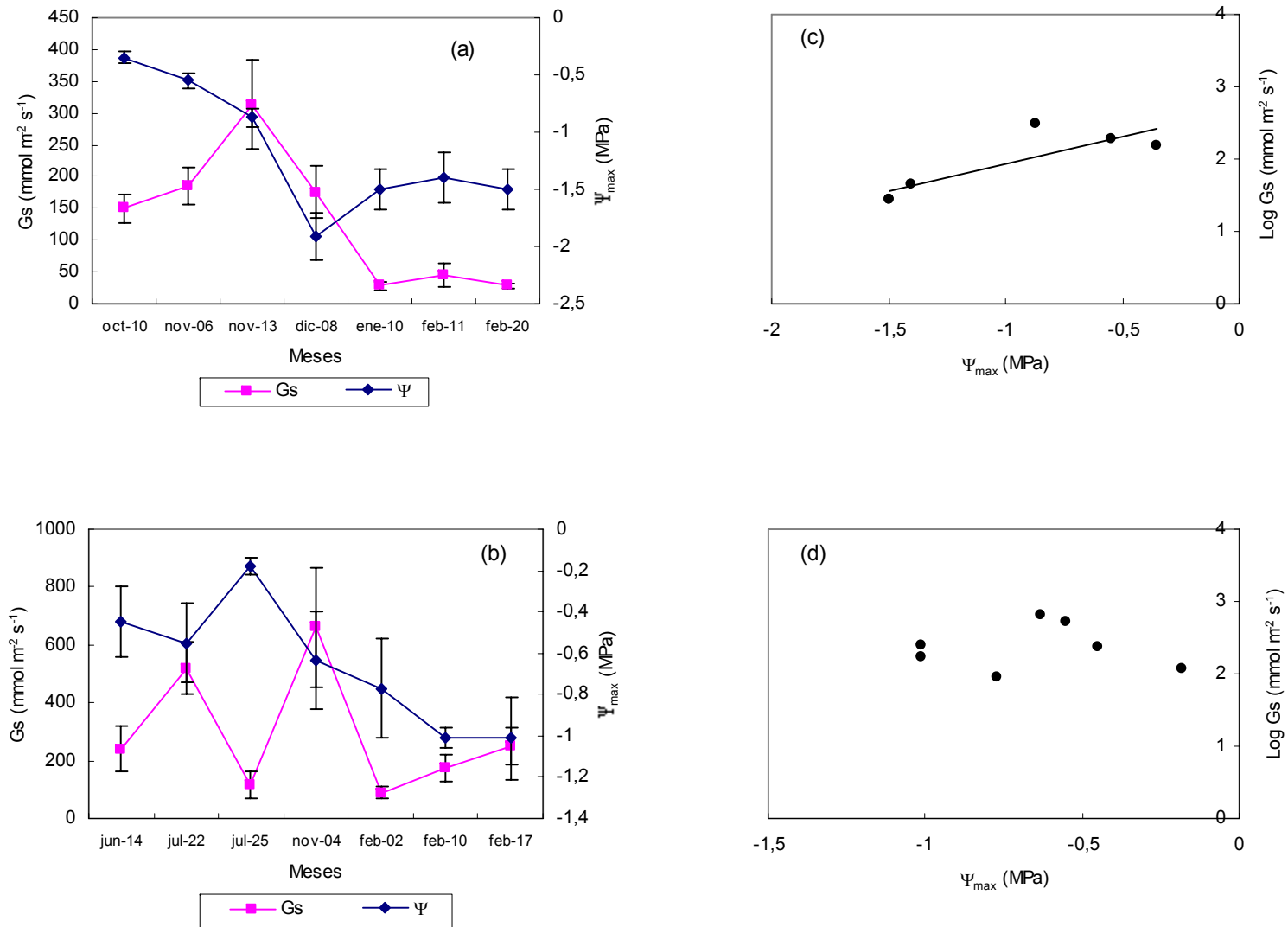


Figura 9. Marcha estacional de la conductancia estomática (Gs) y del potencial hídrico máximo medido al amanecer (Ψ_{max}) para (a) plántulas de *P. rigida* y (b) rebrotes jóvenes de *C. silvestris*; y relación entre Log de la conductancia estomática y el Ψ_{max} para (c) plántulas de *P. rigida* ($y = 0,75x + 2,69$; $R^2 = 0,71$) y (d) rebrotes juveniles de *C. silvestris*.

Tabla 2. Variación estacional del potencial hídrico foliar en las dos especies estudiadas. Potencial hídrico foliar promedio ($\Psi_{L \text{ prom.}}$), potencial máximo ($\Psi_{L \text{ max.}}$) y potencial mínimo ($\Psi_{L \text{ min.}}$). Se presenta la media \pm 1 ES.

Parámetro / Época	<i>P. rigida</i> juvenil	<i>P. rigida</i> adulta	<i>C. silvestris</i> juvenil	<i>C. silvestris</i> adulta
$\Psi_{L \text{ prom.}}$ (MPa)				
Época Lluvias	-1,20 \pm 0,13 *	-0,91 \pm 0,15	-1,03 \pm 0,20 *	-1,15 \pm 0,22
Época Sequía	-2,05 \pm 0,20 **	-0,90 \pm 0,22	-1,66 \pm 0,24	-1,48 \pm 0,27
$\Psi_{L \text{ max.}}$ (MPa)				
Época Lluvias	-0,63 \pm 0,15 *	-0,46 \pm 0,09	-0,45 \pm 0,17	-0,57 \pm 0,02 *
Época Sequía	-1,60 \pm 0,19 ** ***	-0,44 \pm 0,09	-0,77 \pm 0,17 **	-0,48 \pm 0,01
$\Psi_{L \text{ min.}}$ (MPa)				
Época Lluvias	-1,40 \pm 0,12 *	-1,20 \pm 0,07 * ****	-1,58 \pm 0,32 *	-1,66 \pm 0,21 *
Época Sequía	-2,30 \pm 0,19 **	-1,52 \pm 0,01 ****	-2,51 \pm 0,11 **	-2,28 \pm 0,03

* diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba U Mann-Whitney), entre épocas para un mismo estado.

** diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba U Mann-Whitney), entre estados para una misma época.

*** diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba U Mann-Whitney), entre especies para una misma época (estado juvenil).

**** diferencias significativas ($P < 0,05$; Prueba U Mann-Whitney), entre especies para una misma época (estado adulto).

La tasa fotosintética a lo largo del día tendió a seguir estrechamente la marcha de la apertura estomática. A pesar de los altos valores promedio de G_s que se registraron durante la época de lluvias, en las horas de alta DPV, cuando ocurrió cierre estomático parcial, al mismo tiempo se produjo una disminución significativa de la tasa de asimilación de CO_2 . Dicha tendencia, en buena medida, es acompañada por una reducción de la relación C_i/C_a , en las horas de máxima demanda evaporativa (Figura 5; Figuras 2 y 3 del anexo). Sin embargo, en condiciones de alta radiación y alta DPV, puede ocurrir el cierre estomático, acompañado por un descenso en A , pero con aumento en la relación C_i/C_a , tal como se evidenció en la medición realizada el 05-11-98 (Figura 1 del anexo). Las tasas máximas de asimilación ($6,2 \pm 0,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se alcanzaron principalmente durante los períodos de iluminación directa, siguiendo un patrón estrechamente relacionado con la DFF y la G_s . La tasa de fotosíntesis calculada tanto por unidad de área como por unidad de peso disminuyó significativamente durante la época seca, oscilando entre 0 y $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a lo largo del día (Tablas 1 y 3; Figura 6; Figuras 4 y 5 del anexo), y de igual forma, las tasas máximas ($3,0 \pm 0,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se registraron en momentos en que se conjugaron alta DFF y alta G_s . La relación entre la tasa de fotosíntesis y la DFF, para la época de lluvias (Figura 10), correspondiente a datos tomados en el campo, mostró que los puntos de compensación y de saturación de luz se encontraron entre 30 y $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y entre 300 y $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente. Durante la época seca, hay poca correlación entre ambas variables, registrándose incluso tasas negativas a altos valores de DFF (Figura 10). El rendimiento cuántico aparente, calculado a partir de la pendiente inicial de las curvas de saturación de luz, fue relativamente bajo y similar en ambas épocas (Tabla 3). A pesar del paralelismo en la tendencia de la marcha diaria de la fotosíntesis y la G_s , encontrada en las diferentes épocas, al graficar la relación entre ambas variables juntando los datos de diferentes cursos diarios, no se detectó ninguna relación, sin embargo, cuando se hacen diagramas de dispersión de días de medición separadamente, se encuentran tendencias que tienden a la linealidad entre A y G_s , y entre G_s a A_{max} y A_{max} , con relaciones que pasan por el origen, como en el curso realizado el 05-11-98 (Figura 11). La conjunción de tasas de asimilación relativamente bajas a lo largo del día, con valores altos de apertura estomática y de pérdida de agua por transpiración, determinaron una baja EUA durante la época de lluvias ($0,83 \pm 0,10 \text{ mmol/mol}$). Durante la época seca, la EUA fue similar ($0,78 \pm 0,20 \text{ mmol/mol}$), debido a tasas de asimilación significativamente inferiores, combinado con pérdidas moderadas de agua por transpiración (Tabla 1).

Tabla 3. Características fotosintéticas de hojas completamente expandidas en individuos juveniles y adultos de *P. rigida* y *C. silvestris*. Se presenta la media \pm 1 ES.

Parámetro / Época	<i>P. rigida</i> juvenil	<i>P. rigida</i> adulta	<i>C. silvestris</i> juvenil	<i>C. silvestris</i> adulta
Respiración Oscuridad ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)				
Época Lluvias	0,73 \pm 0,10 *		0,83 \pm 0,12	1,02 \pm 0,08
Época Sequía	0,41 \pm 0,18 ** ***	0,81 \pm 0,09	0,96 \pm 0,04	0,83 \pm 0,11
Pto. Compensación de Luz ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)				
Época Lluvias	30 - 60	40 - 70	20 - 50	20 - 50
Época Sequía	30 - 60	40 - 70	20 - 50	20 - 50
Rendimiento Cuántico (mol CO ₂ / mol fotones)				
Época Lluvias	0,016 \pm 0,003	0,0273 \pm 0,01	0,0261 \pm 0,004	0,0189 \pm 0,001
Época Sequía	0,013 \pm 0,01	0,0156 \pm 0,01	0,0252 \pm 0,001	0,0189 \pm 0,001
Tasa Fotosintética Máxima ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)				
Época Lluvias	6,20 \pm 0,39 * ** ***	10,07 \pm 1,09	9,52 \pm 0,49	8,85 \pm 0,92
Época Sequía	2,99 \pm 0,76 ** ***	8,52 \pm 0,74	11,23 \pm 1,77 **	7,24 \pm 0,39
Tasa Fotosintética Máxima (nmol g ⁻¹ s ⁻¹)				
Época Lluvias	111,12 \pm 6,94 * ** ***	108,37 \pm 11,74	131,97 \pm 6,80 **	110,59 \pm 11,48
Época Sequía	53,51 \pm 13,63 ** ***	91,66 \pm 7,93	155,61 \pm 24,56 **	90,47 \pm 4,84
Tasa Fotosintética Máxima ($\mu\text{mol mol N}^{-1} \text{s}^{-1}$)				
Época Lluvias	118,56 \pm 7,40 * ** ***	101,43 \pm 10,99	93,84 \pm 4,83	89,03 \pm 9,24
Época Sequía	46,93 \pm 11,96 ** ***	87,94 \pm 7,61	88,97 \pm 14,04	79,70 \pm 4,26
Contenido de Nitrógeno Foliar (mg/g)				
Época Lluvias	13,27 \pm 0,06 * ** ***	14,97 \pm 0,16 ****	19,97 \pm 0,18 ** *	17,43 \pm 0,18 *
Época Sequía	15,97 \pm 0,15 ** ***	14,60 \pm 0,14 ****	24,63 \pm 0,23 **	15,90 \pm 0,28
Eficiencia Intrínseca de Uso de Agua ($\mu\text{mol/mol}$)				
Época Lluvias	25,50 \pm 8,63 **	94,17 \pm 21,84 ****	31,84 \pm 10,98	32,42 \pm 2,96 *
Época Sequía	61,77 \pm 28,94	117,16 \pm 19,02	53,48 \pm 8,44	81,10 \pm 13,41

* diferencias significativas (P < 0,05; Prueba U Mann-Whitney), entre épocas para un mismo estado.

** diferencias significativas (P < 0,05; Prueba U Mann-Whitney), entre estados para una misma época.

*** diferencias significativas (P < 0,05; Prueba U Mann-Whitney), entre especies para una misma época (estado juvenil).

**** diferencias significativas (P < 0,05; Prueba U Mann-Whitney), entre especies para una misma época (estado adulto).

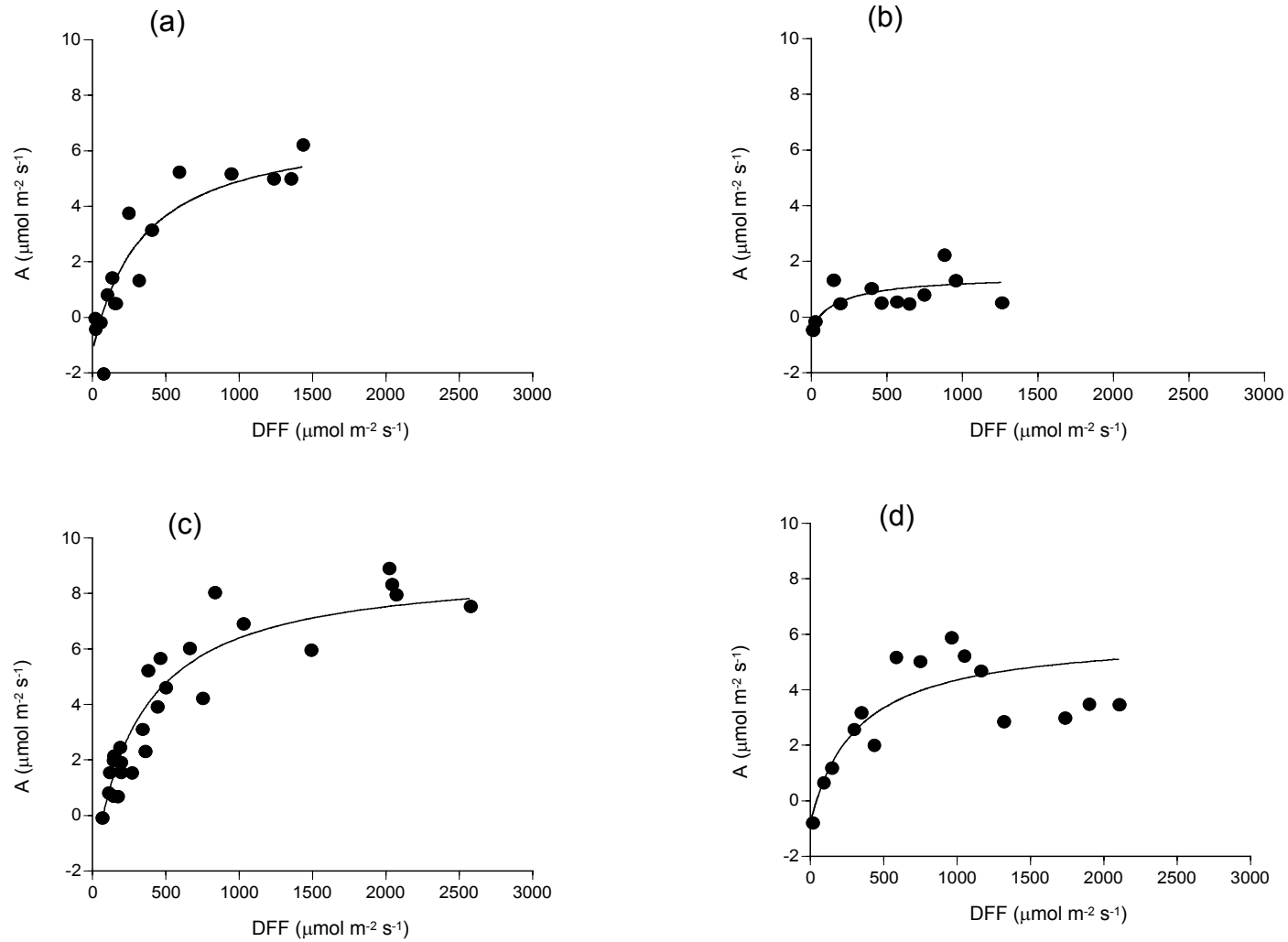


Figura 10. Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ (A) a la densidad de flujo de fotones (DFF) para (a) plántulas de *P. rigida* durante la época de lluvias ($R^2= 0,86$), (b) plántulas de *P. rigida* durante la época seca ($R^2= 0,50$), (c) individuos adultos de *P. rigida* durante la época de lluvias ($R^2= 0,89$) y (d) individuos adultos de *P. rigida* durante la época seca ($R^2= 0,61$). Datos correspondientes a 4 cursos realizados en el campo.

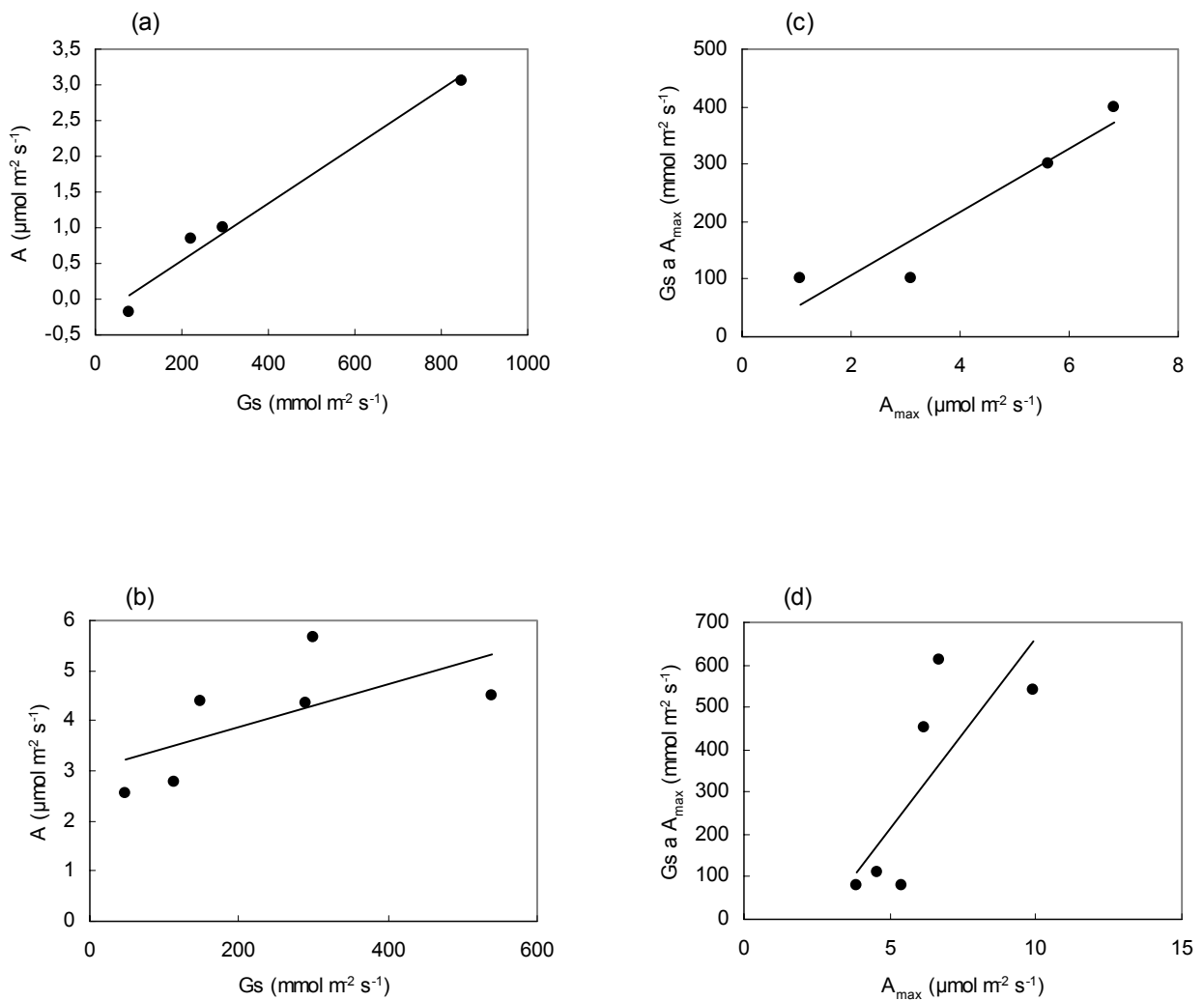


Figura 11 . Relación entre las tasas promedio de asimilación (A) y la conductancia estomática (G_s), para (a) plántulas de *P. rigida* ($R^2= 0,98$) y (b) rebrotes juveniles de *C. silvestris* ($R^2= 0,41$); y entre la tasa máxima de asimilación (A_{max}) y la G_s medida a A_{max} para (c) plántulas de *P. rigida* ($R^2= 0,89$) y (d) rebrotes juveniles de *C. silvestris* ($R^2= 0,60$). Datos correspondientes a dos cursos realizados durante la época lluviosa. En (a) y (b) los puntos corresponden a promedios de A y G_s medidos a lo largo del día.

Por otra parte, durante la época seca se produce un aumento (aunque no significativo) en la eficiencia intrínseca de uso de agua (EIUA= A/G_s ; este índice tiene la ventaja de apartar los efectos de DPV en el cálculo de la eficiencia de uso de agua, permitiendo comparaciones entre especies), calculada como la relación promedio de la tasa fotosintética máxima y la conductancia estomática ($25,50 \pm 8,63 \mu\text{mol/mol}$ y $61,77 \mu\text{mol/mol}$ para la época de lluvias y seca respectivamente) (Tabla 3).

Cursos de intercambio de gases realizados durante 24 horas en plántulas bajo condiciones experimentales, mantenidas con riego, y sometidas a déficit hídrico, mostraron diferencias marcadas en la relación asimilación/respiración al nivel de las hojas (A/R) entre ambos tratamientos. La A/R disminuyó a la mitad en las plantas estresadas hídricamente ($A/R= 1,9 \pm 0,1$; $\Psi_{\text{min}}= -2,0 \pm 0,06 \text{ MPa}$), en comparación con las plantas en buena condición hídrica ($A/R= 3,9 \pm 0,1$; $\Psi_{\text{min}}= -1,0 \pm 0,07 \text{ MPa}$). Esta disminución en la A/R en las plantas sometidas a déficit hídrico, estuvo determinada principalmente por el descenso en las tasas de fotosíntesis, dado que sus tasas de respiración nocturna fueron significativamente menores ($0,41 \pm 0,18 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), que en las plantas en condición hídrica favorable ($0,73 \pm 0,10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Figura 12).

Al nivel de la plántula entera, la fracción de todos los carbohidratos producidos en la fotosíntesis por día que son invertidos en el crecimiento, fue de aproximadamente 28 %, mientras que el consumo en la respiración fue de un 72 %, de los cuales alrededor de un 35 % corresponde a la respiración nocturna de las hojas y 65 % a la respiración diurna y nocturna de los tejidos no fotosintéticos, más la fotorrespiración y respiración diurna de las hojas (Figura 13).

3.1.2 Individuos adultos de *Palicourea rigida*

Los individuos adultos de *P. rigida* no mostraron diferencias estacionales significativas en las variables de respuesta de las plantas, así como en las condiciones microclimáticas (Tabla 1; Figuras 14 y 15; Figuras 6 y 7 del anexo). Para los diferentes días de medición, la DFF en ambas épocas alcanzó valores promedio similares ($934 \pm 213 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $894 \pm 182 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, para la época de lluvias y seca respectivamente) con máximos de $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. De igual modo, la demanda evaporativa del ambiente no presentó diferencias entre épocas, con valores promedio de la DPV alrededor de 2,0 KPa y máximos de 3,0 KPa.

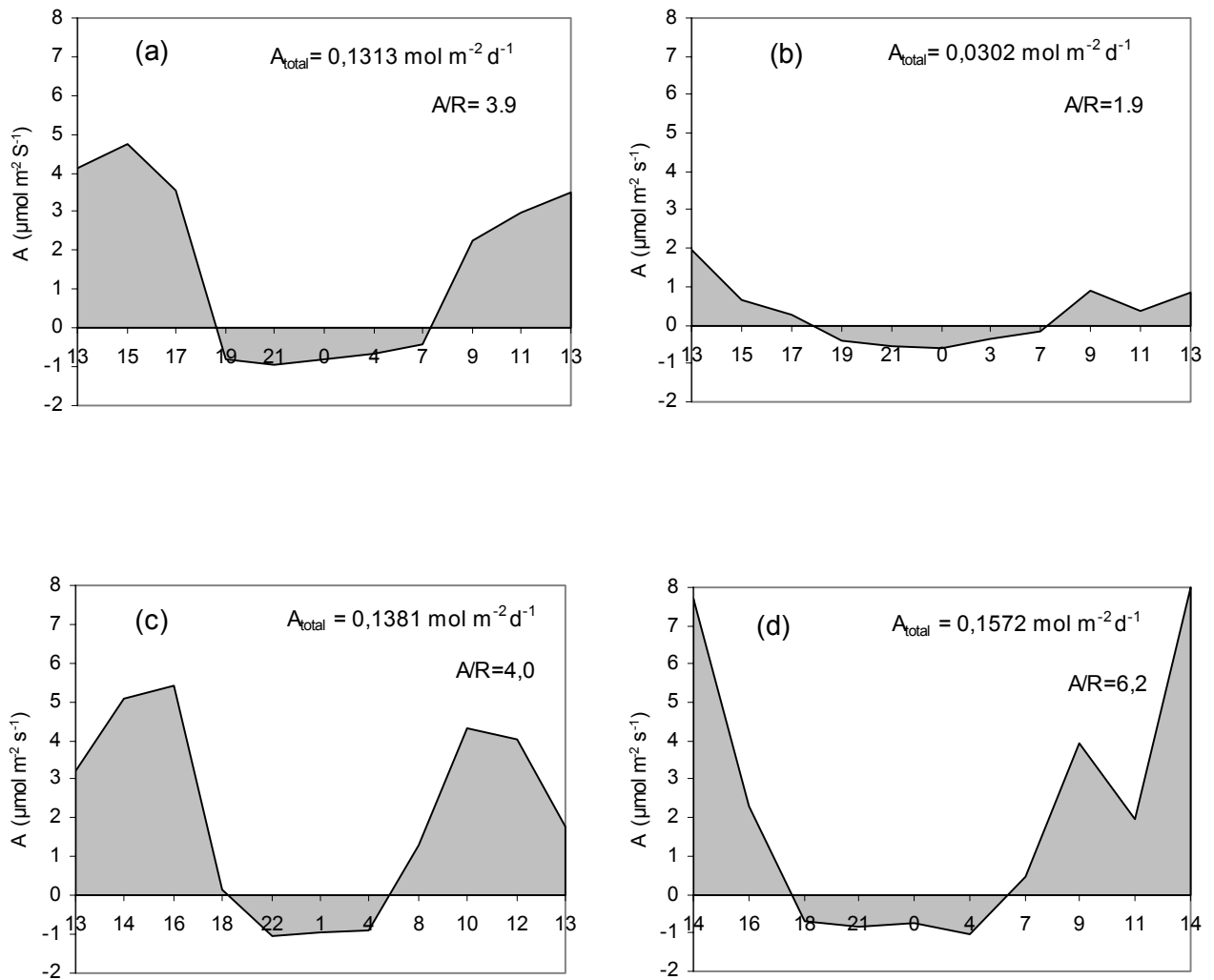
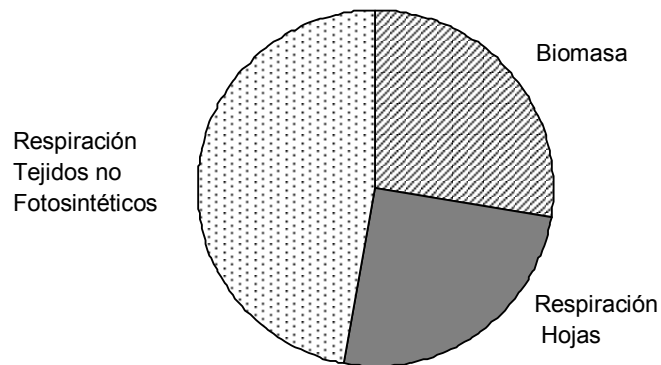


Figura 12. Relación entre la tasa de asimilación de CO₂ y la respiración nocturna en hojas de (a) plántulas de *P. rigida* con riego diario ($\Psi_{\text{min}} = 1,0 \pm 0,07$ MPa), (b) plántulas de *P. rigida* sometidas a sequía ($\Psi_{\text{min}} = -2,0 \pm 0,06$ MPa), (c) rebrotes jóvenes de *C. silvestris* durante la época de lluvias ($\Psi_{\text{min}} = -1,78 \pm 0,43$ MPa), y (d) rebrotes jóvenes de *C. silvestris* durante la época seca ($\Psi_{\text{min}} = -2,08 \pm 0,23$ MPa).

Plántulas *P.*



Rebrotos *C.*

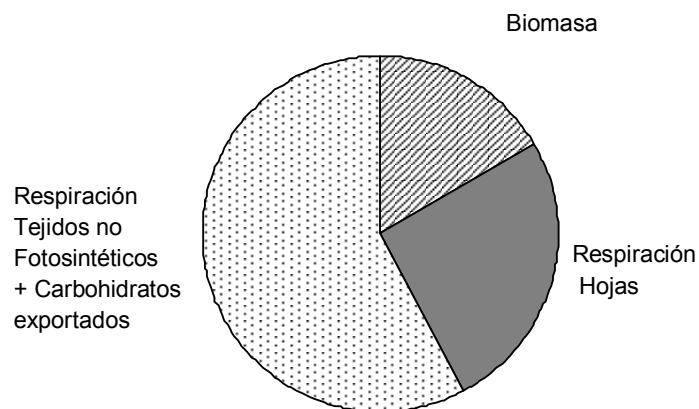


Figura 13. Fracción de todos los carbohidratos producidos en la fotosíntesis por día que son invertidos para el crecimiento (área rayada), consumidos en la respiración nocturna de las hojas (área gris), y en la respiración diurna y nocturna de los tejidos no fotosintéticos más la fotorrespiración y respiración diurna de las hojas, más los carbohidratos exportados en el caso de *C. silvestris* (área punteada). Cálculos correspondientes a la fase de establecimiento (época de lluvias) de la plántulas y propágulos vegetativos de *P. rigida* y *C. silvestris*.

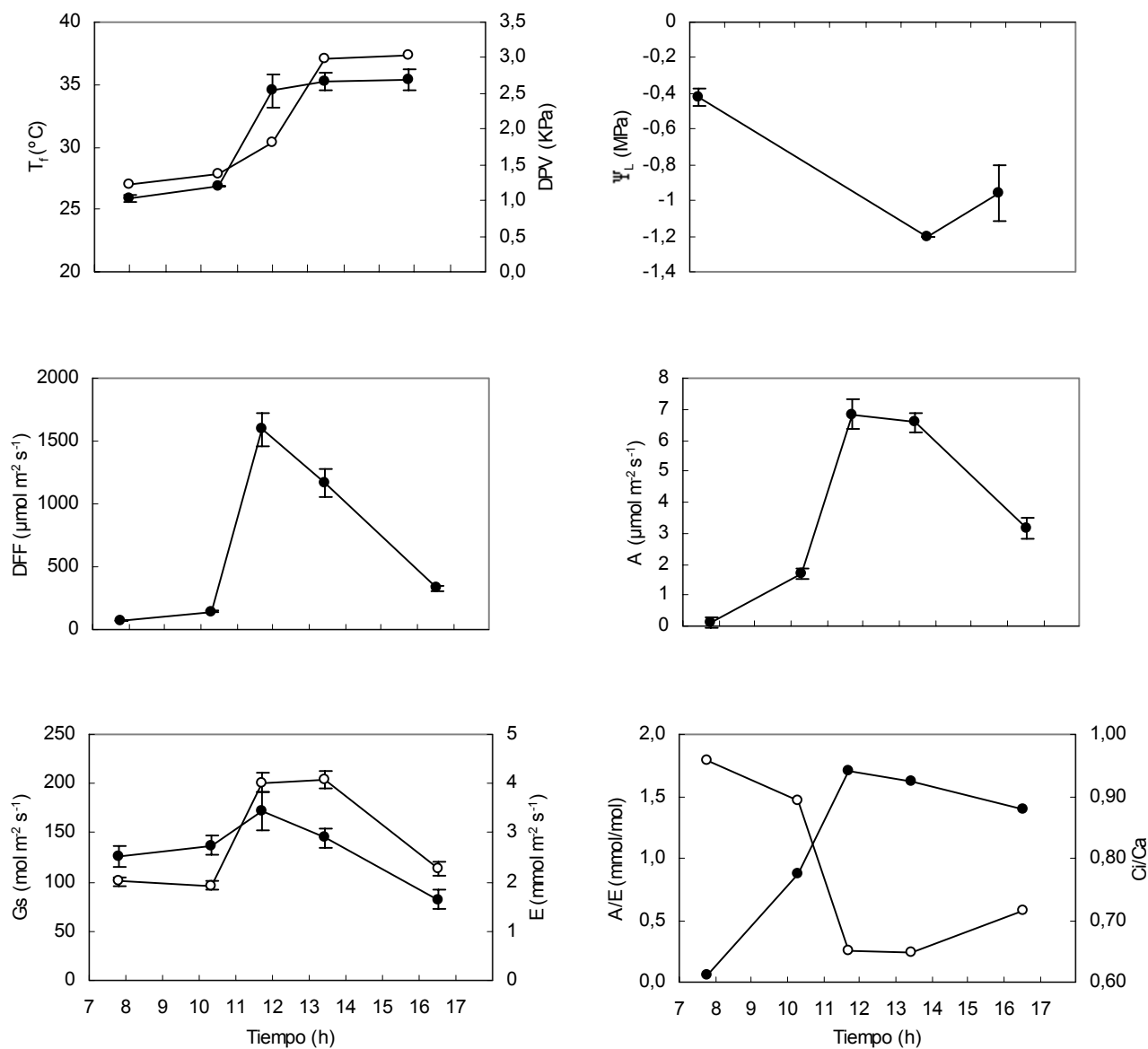


Figura 14. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (Gs ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época de lluvias (17 de marzo 1999) para individuos adultos de *P. rigida*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

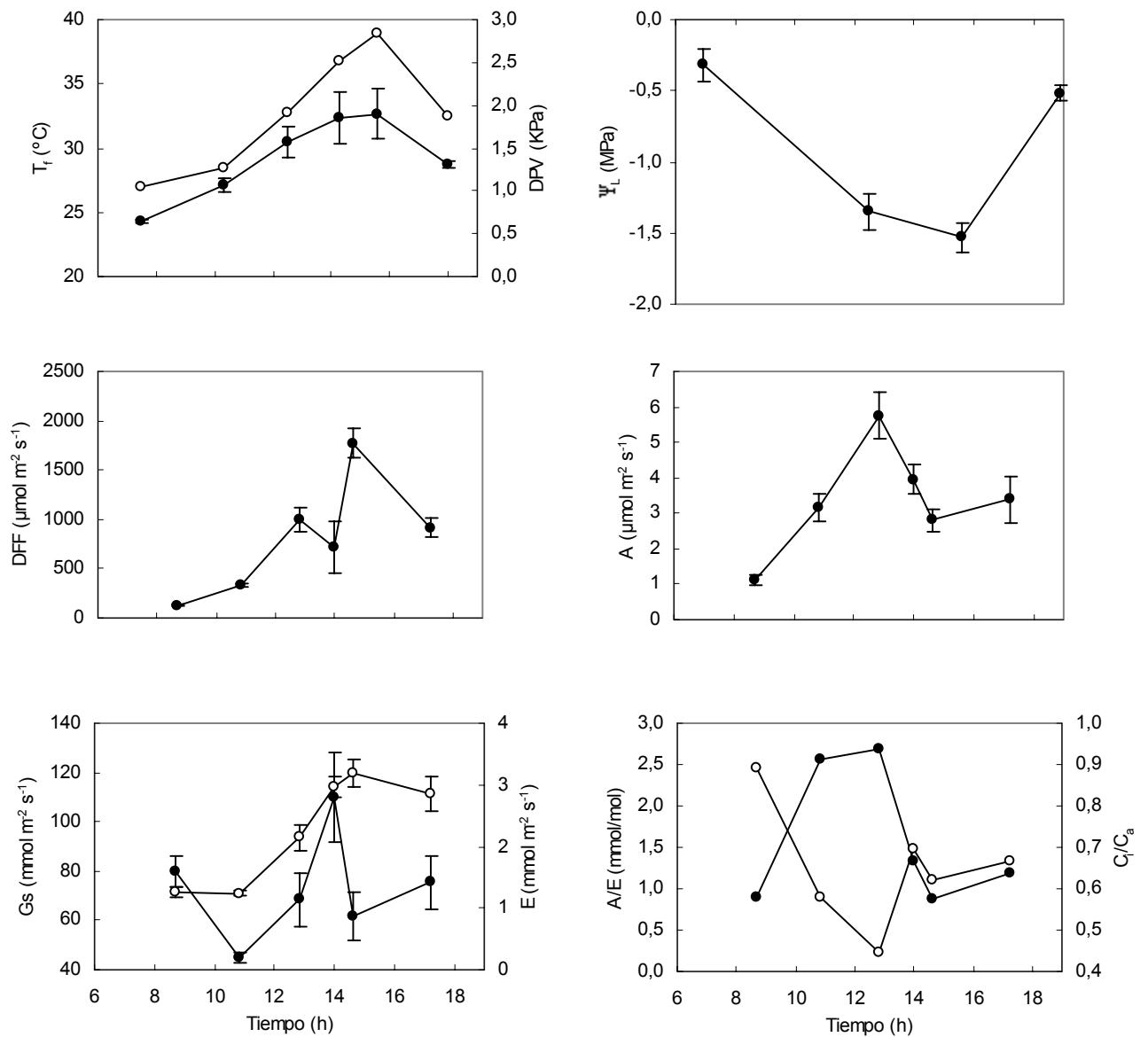


Figura 15. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (G_s ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época seca (03 de febrero 2000) para individuos adultos de *P. rigida*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

En cuanto a los diferentes parámetros de intercambio de gases medidos, tanto el grado de apertura estomática, como las pérdidas de agua por transpiración mostraron valores promedio y máximos iguales para ambas estaciones. La G_s a lo largo del día mostró una relativa constancia, no habiendo una sensibilidad tan marcada por la DPV, tal como sucede con las plántulas, pudiéndose encontrar los máximos en horas de alta demanda evaporativa, incluso en la época seca ($G_{s_{max}} = 172,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $118,9 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente). Por otro lado, la E tiende a seguir la marcha de la G_s y la DPV, con máximos que coincidieron con las horas de máxima demanda evaporativa del ambiente ($E_{max} = 7,6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $5,2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente).

El potencial hídrico foliar máximo, no presentó diferencias estacionales, y oscila entre $-0,4$ y $-0,5$ MPa. En las horas del medio día se registraron los mínimos, los cuales se encuentran entre $-1,2$ y $-1,5$ MPa, para la época húmeda y seca respectivamente. Hacia finales de la tarde, se evidenció una recuperación total del Ψ_L en relación con los valores alcanzados temprano en la mañana (Tabla 3; Figura 15; Figura 7 del anexo).

A igual que la tasa de transpiración y la conductancia estomática, la tasa de asimilación de CO_2 mostró valores similares en ambas épocas tanto en los promedios ($4,5 \pm 0,9$ y $3,9 \pm 0,6 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente) como en los máximos ($7,3$ y $6,7 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente). El patrón de la fotosíntesis a lo largo del día tendió a seguir la DFF, con pocas restricciones de tipo estomático. Los máximos de asimilación coincidieron con los máximos de DFF, sin embargo, pudieron encontrarse durante la época seca, disminuciones en la tasa de asimilación a altos valores de radiación y DPV, sin que halla un descenso significativo de la G_s y de la relación C_i/C_a . Curvas de luz realizadas en el campo durante la época de lluvias mostraron que los puntos de compensación y de saturación de luz se encuentran alrededor de 70 y $600 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente, con tasas máximas de asimilación entre 6 y $8 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En la época seca, los puntos de compensación y saturación de luz fueron similares, sin embargo, se observó la tendencia a una caída de los máximos de asimilación a intensidades de luz por encima de los $1200 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 10). El rendimiento cuántico aparente es ligeramente mayor durante la época de lluvias ($0,027 \pm 0,01 \text{ mol CO}_2/\text{mol fotones}$) que en la sequía ($0,016 \pm 0,01 \text{ mol CO}_2/\text{mol fotones}$). La semejanza estacional en los diferentes parámetros de intercambio de gases determina que no haya diferencias significativas en la EUA entre épocas, alcanzando valores

promedio entre 1,49 y 1,64 mmol CO₂/mol H₂O para la época seca y de lluvias respectivamente (Tabla 1). La EIUA no varió con la estación (Tabla 3).

3.1.3 Propágulos vegetativos de *Casearia silvestris*

De los diferentes cursos de variables microclimáticas y de respuesta de las plantas realizados a lo largo del año, se pudo evidenciar que a pesar de que existen diferencias considerables entre épocas en parámetros del intercambio de gases como el grado de apertura estomática y el potencial hídrico foliar, no hay diferencias en la respuesta fotosintética de las plantas ante los contrastes ambientales estacionales. La variable microambiental, en donde se detectaron cambios acentuados entre estaciones fue la demanda evaporativa del ambiente, medida como la diferencia de presión de vapor hoja aire (DPV), la cual durante la época seca fue significativamente mayor ($2,4 \pm 0,2$ KPa) que durante la época de lluvias ($1,1 \pm 0,1$ KPa). La DFF no mostró, en promedio, variaciones entre épocas (535 ± 77 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 509 ± 143 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente) en los diferentes cursos realizados (Tabla 1). El patrón de DFF a lo largo del día en ambas épocas, en general, tuvo forma de una curva parabólica, registrándose los máximos hacia las horas del medio día (1689 y 1477 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente). De igual forma, la marcha de la DPV durante el día tuvo una tendencia similar a la DFF, encontrándose los máximos hacia el medio día (2,0 KPa y 3,9 KPa para la época de lluvias y seca respectivamente), en las horas donde fue mayor la carga de radiación directa sobre las hojas, y por lo tanto, donde se registraron las temperaturas foliares también más altas, las cuales sobrepasaron generalmente los 30 °C (Figuras 16 y 17; Figuras 8, 9, 10, 11 y 12 del anexo).

En cuanto a la regulación del intercambio de gases por los estomas, el grado de apertura estomático relativamente alto encontrado tanto en la época de lluvias como en la sequía ($301,1 \pm 56,7$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $162,4 \pm 27,4$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), con máximos que sobrepasan los 1000 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en la estación favorable, indica pocas restricciones de las pérdidas de agua por transpiración (E) en los rebrotes jóvenes, registrándose valores de E, en promedio, similares para ambas épocas (alrededor de 3,0 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Tabla 1). El patrón diario de la Gs reveló, en forma general, que los máximos tendieron a presentarse durante las horas de mañana con la propensión hacia un cierre estomático en los períodos de máxima demanda evaporativa y mínimo potencial hídrico, principalmente durante las horas del medio día, sobretodo en la época seca donde la DPV alcanzó

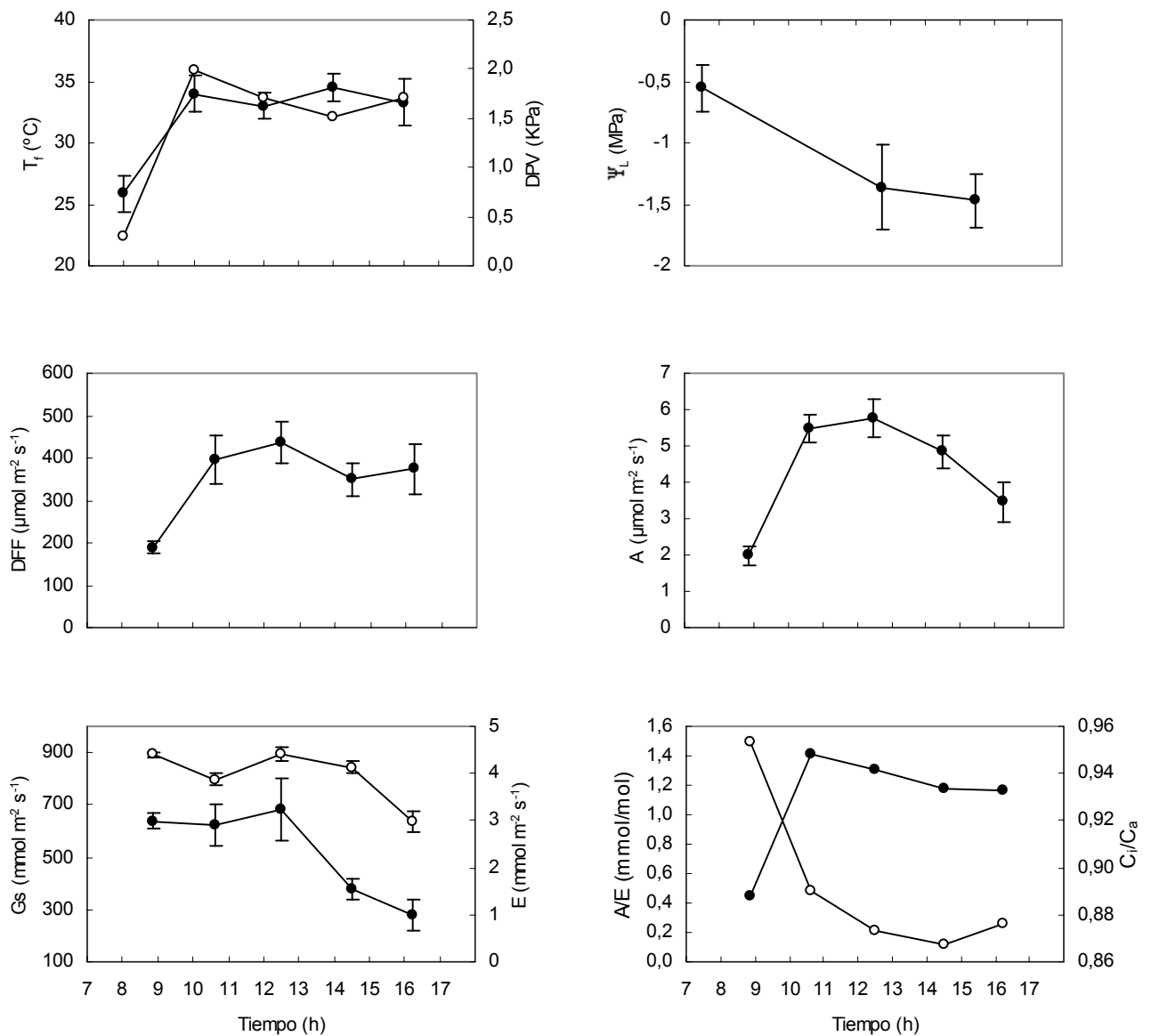


Figura 16. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (Gs ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época de lluvias (22 de julio 1999) para rebrotes jóvenes de *C. silvestris*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

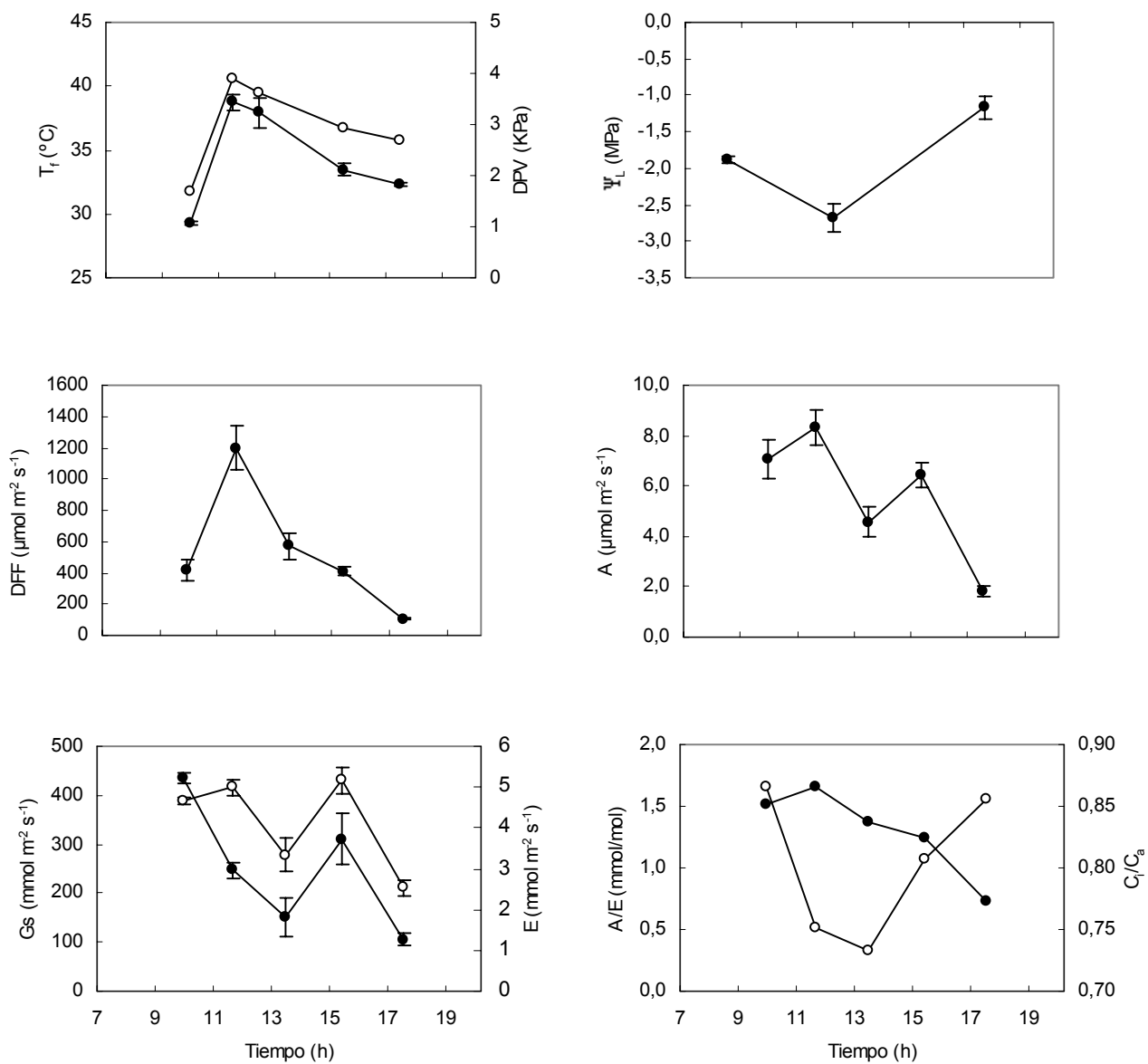


Figura 17. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (G_s ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época seca (17 de febrero 2000) para rebrotes jóvenes de *C. silvestris*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n= 5$).

valores máximos por encima de los 3 KPa. En la época de lluvias el patrón de la G_s fue menos claro, pudiéndose presentar los máximos en horas del medio día, sin embargo, esto ocurrió con valores de la DPV relativamente bajos (por debajo de 1 KPa), tal como se registró en el curso realizado el 25 de julio del 2000 (Figura 9 del anexo). A pesar de que no se encontró una buena correlación entre la G_s y la DPV, el diagrama de dispersión realizado con los valores promedio registrados durante el día en ambas épocas (Figura 7), sugiere que valores de la DPV por encima de 2,0 KPa constituyeron el umbral para el cierre estomático. La tasa de transpiración a lo largo del día, tendió a seguir la G_s estrechamente, sin embargo, en períodos de alta demanda evaporativa la E es guiada por la marcha de la DPV, no siendo suficiente el cierre estomático para restringir las pérdidas de agua por transpiración (Figura 8 del anexo). A pesar de la dispersión de los datos, cuando se realiza la gráfica de la relación entre E y G_s (Figura 8), encontramos que ésta tiende a ser exponencial, correspondiéndose altos valores de G_s y E por lo general a las horas de menor DPV, en donde la transpiración no estuvo regulada por los estomas a medida que la DPV se incrementó. Esto puede ser posible, si la arquitectura hidráulica de la planta permite el abastecimiento de agua a una tasa lo suficientemente alta para soportar ese valor de E . A medida que aumenta la DPV, los estomas tendieron a responder de una manera "feedforward" (Schulze & Hall 1982), de tal modo que E disminuyó con incrementos en la DPV, sobretodo durante la época seca. Existe, por lo tanto, una interacción entre el estatus hídrico de la planta y la DPV en la determinación de la respuesta estomática a la demanda evaporativa del ambiente.

Al igual que las plántulas de *P. rigida*, el cierre estomático durante las horas de la noche no fue completo, permaneciendo los estomas parcialmente abiertos con valores de G_s sorprendentemente altos durante ambas épocas (119 ± 16 y 115 ± 16 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente), continuando las pérdidas de agua por transpiración a tasas también relativamente altas (hasta de $1,0 \pm 0,1$ $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

La combinación de un mayor potencial de evaporación durante la estación seca, con la desecación pronunciada de las capas superficiales del suelo, determinaron condiciones potencialmente estresantes para el estado hídrico de los rebrotes jóvenes de *C. silvestris*, dada la relativa superficialidad de su sistema radicular. Efectivamente, existieron diferencias estacionales significativas en los potenciales hídricos foliares (Ψ_L), registrándose valores mínimos entre $-1,6 \pm 0,3$ y $-2,5 \pm 0,1$ MPa para la época de lluvias y seca respectivamente. Los potenciales hídricos máximos registrados al amanecer no mostraron diferencias significativas entre épocas, encontrándose entre $-0,4 \pm 0,2$ y $-0,8 \pm$

0,2 MPa para la época de lluvias y seca respectivamente (Tabla 3). Los potenciales mínimos se alcanzaron durante las horas del medio día, que por lo general coincidieron con el período de mayor demanda evaporativa. En ambas épocas se evidenció, a finales de la tarde (entre la 17:00 y 18:00 horas), una recuperación total de los potenciales hídricos con respecto a los registrados al amanecer. La relación entre Ψ_L y G_s , que se aprecia en los diferentes cursos diarios y en el diagrama de dispersión de ambas variables, construido con los promedios por horas de los diferentes cursos estacionales (Figura 18), muestra que ocurre cierre estomático cuando se alcanzaron valores de Ψ_L por debajo de $-1,5$ MPa. La marcha estacional de la $G_{s_{prom}}$ y del potencial hídrico máximo, muestra que a pesar de que hay una tendencia (no significativa) a la disminución del potencial máximo en la época seca, la G_s presentó un patrón muy variable, registrándose valores de $G_{s_{prom}}$ durante la época de lluvias muy altos (ej. $661,8 \pm 206,9 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), ó tan bajos ($117,7 \pm 47,9 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) como en la época seca, lo cual puede estar relacionado con la ocurrencia de veranitos durante la estación de lluvias (Figura 9).

Como se mencionó anteriormente, la respuesta fotosintética no experimentó cambios estacionales, a pesar de las condiciones ambientales estresantes que representan una alta demanda evaporativa y bajos potenciales hídricos foliares durante la estación seca. Las tasas de asimilación de CO_2 (A) en promedio se encontraron alrededor de $4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, con máximos de $8 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en ambas épocas (Tablas 1 y 2). El patrón diario de la fotosíntesis siguió estrechamente la DFF y la G_s , registrándose los máximos de A , en general, hacia el medio día durante la época de lluvias, en ocasiones cuando se conjugaron niveles de DFF relativamente altos y DPV que no sobrepasaron los 1,5 KPa. En la época seca, los máximos se alcanzaron hacia la mitad de la mañana o media tarde, cuando las condiciones ambientales no fueron tan extremas, pudiéndose distinguir en los cursos diarios, por un lado, períodos donde hubieron restricciones estomáticas marcadas de A por efectos del cierre estomático (a la par se produjo un descenso de la relación C_i/C_a), y por el otro, disminuciones pronunciadas de las tasas de asimilación, en condiciones de alta G_s (acompañado por un aumento de la relación C_i/C_a) y altos niveles de radiación (Figura 17; Figura 11 del anexo). La curva de respuesta a la DFF, fue la típica de las especies C_3 (Figura 19). La curva de saturación de luz, se caracterizó por puntos de compensación entre 20 y $50 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, alcanzando la saturación entre 400 y $500 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, en ambas épocas.

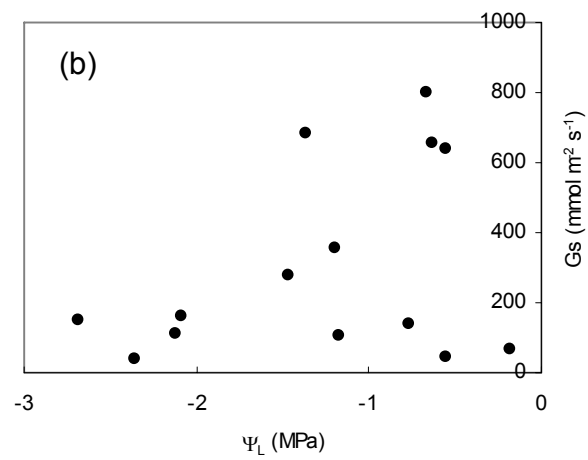
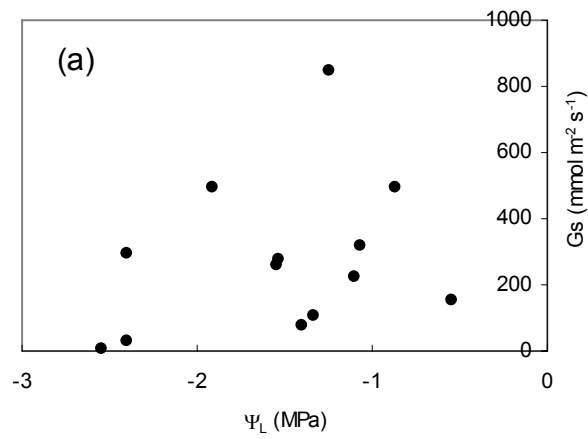


Figura 18. Relación entre la conductancia estomática (G_s) y el potencial hídrico foliar (Ψ_L) para (a) plántulas de *P. rigida* y (b) rebrotes jóvenes de *C. silvestris*. Datos correspondientes a siete cursos realizados tanto en la época lluviosa como en la de sequía.

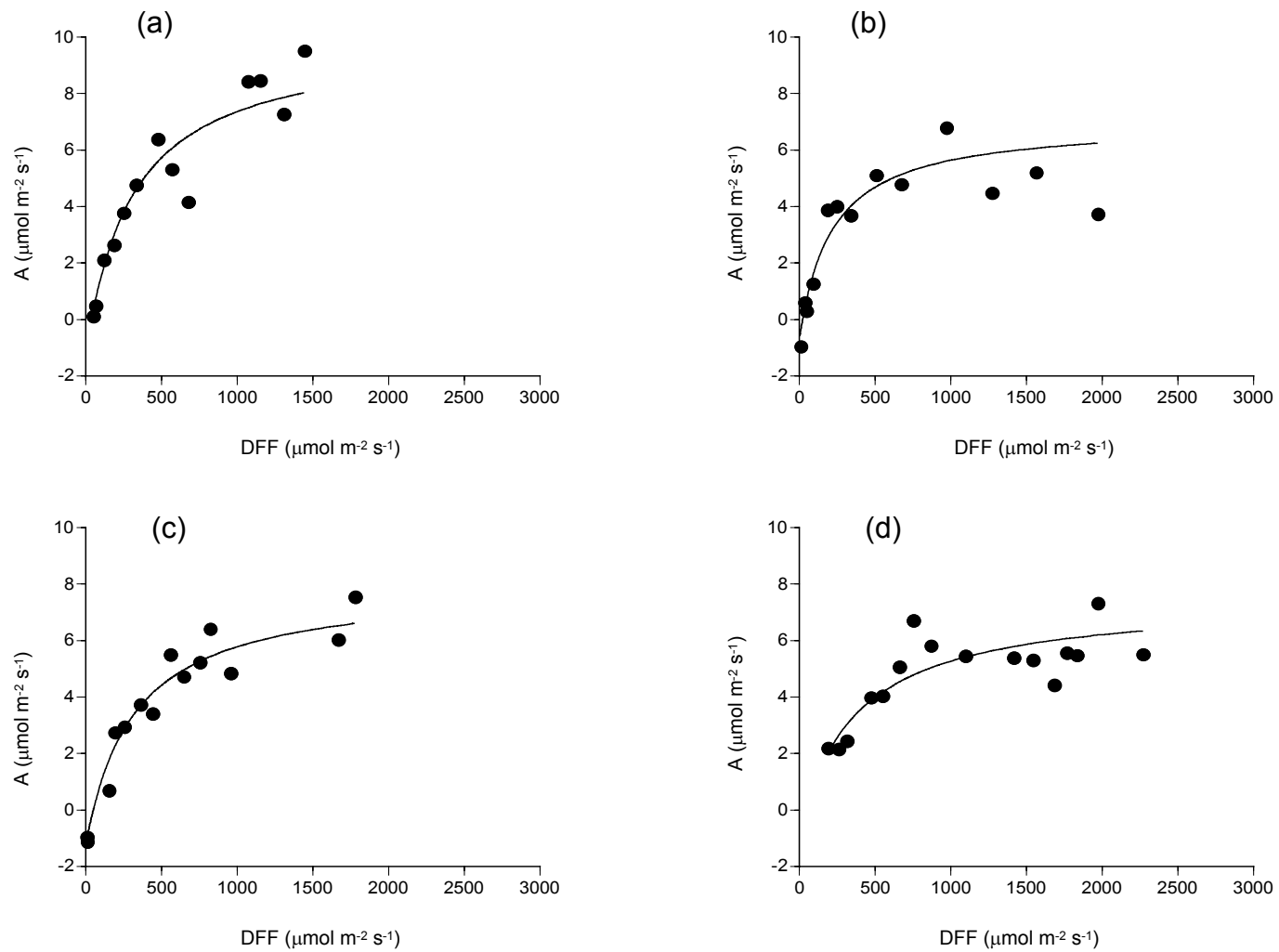


Figura 19. Curva de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ (A) a la densidad de flujo de fotones (DFF) para (a) rebrotes jóvenes de *C. silvestris* durante la época de lluvias ($R^2= 0,90$), (b) rebrotes jóvenes de *C. silvestris* durante la época seca ($R^2= 0,82$), (c) individuos adultos de *C. silvestris* durante la época de lluvias ($R^2= 0,94$) y (d) individuos adultos de *C. silvestris* durante la época seca ($R^2= 0,69$). Datos correspondientes a 4 cursos realizados en el campo.

Sin embargo, durante el período seco, se observó la tendencia a una caída en las tasas de asimilación en el *plateau* de la curva, a altas intensidades de luz, describiendo la curva una forma parabólica (Figura 19). Las tasas fotosintéticas alcanzan el 50, 75 y 90 % del máximo a un estimado de DFF de 300, 600 y 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en la época de lluvias, mientras que en la época seca, se alcanzó a intensidades de radiación un poco mayores, 350, 750, 950 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El rendimiento cuántico aparente, calculado como la pendiente inicial de la curva de saturación de luz, también fue idéntico en ambas épocas (entre 0,0261 y 0,0252 mol CO_2 /mol fotones para la época de lluvias y seca respectivamente). A pesar de la tendencia de que A siguiera el patrón de Gs a lo largo del día, no se detecta una buena correlación entre ambas variables al graficar los diagramas de dispersión con los valores promedio por hora de los diferentes cursos realizados, sobre todo durante la época de lluvias. No obstante, al graficar cursos por separado de ambos períodos, se observa ciertas tendencias de linealidad entre A vs Gs y entre A_{max} vs Gs a A_{max} (Figura 11). La eficiencia de uso de agua (EUA= A/E) fue ligeramente superior durante la época seca tanto en los promedio como en los máximos, dado que las tasas de asimilación y transpiración fueron muy parecidas en los dos períodos. No obstante, si la expresamos como eficiencia intrínseca de uso de agua (EIUA= A/Gs), se observan diferencias significativas entre épocas, debido al mayor control estomático que ocurre durante la época seca (Tabla 3).

La relación entre la asimilación y la respiración nocturna (A/R) al nivel de las hojas, calculada integrando las curvas de intercambio de gases, no mostró cambios estacionales significativos, siendo incluso superior durante la época seca ($A/R= 4,0 \pm 0,7$ y $A/R= 6,0 \pm 1,2$ para la época de lluvias y seca respectivamente). Este resultado estuvo determinado por ambas, tasas de asimilación ligeramente superiores registradas en los cursos realizados durante la estación seca, junto con tasas más bajas de respiración nocturna ($0,035 \pm 0,004$ y $0,025 \pm 0,001$ mol $\text{m}^{-2} \text{n}^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente) (Figura 12). El balance entre la ganancia neta de carbono y las pérdidas respiratorias de los rebrotes jóvenes, arrojó que la cantidad de fotosintetatos invertidos en el crecimiento fue modesta (17 %), habiendo una fracción substancial del carbono asimilado diariamente que fue consumido por respiración (83 %), del cual alrededor de un 30 % correspondió a la respiración nocturna de las hojas. Tomando en cuenta que la fracción subterránea de los rebrotes se encuentra unida funcionalmente a la red de propágulos y adultos interconectados, no fue posible determinar cuánto de los carbohidratos respirados por la porción no fotosintética de la planta (70 %), correspondió

al consumo del rebrote individual, y cuánto de los asimilados fueron exportados (Figura 13).

3.1.4 Experimento de desconexión de rebrotes jóvenes de *Casearia sivestris*

La funcionalidad de la conexión de los rebrotes jóvenes de *C. silvestris* con la planta madre, así como la capacidad de los rebrotes de recuperación al interrumpirse la conexión, se investigaron realizando cursos diarios de intercambio de gases y potencial hídrico en el momento de cortar la conexión, y sucesivamente 1, 2, y 7 semanas después de la separación (Figura 20). Se realizó un seguimiento de la supervivencia de las plantas desconectas ($n= 50$) durante 1 año. La desconexión de las plantas se realizó entre las 9:00 y 10:00 h, pudiéndose observar inmediatamente un marcado cierre estomático al comienzo del experimento, con G_s y E máximas de $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $1,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente, para luego llegar a valores mínimos al medio día ($G_s= 6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $E= 0,3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Hacia finales de la tarde se evidenció una cierta recuperación de la G_s , alcanzando valores máximos de $20 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 20). Los potenciales hídricos de las plantas desconectadas 1 hora después de la separación (11:30 h), alcanzaron valores tan bajos como $-2,0 \pm 0,2 \text{ MPa}$, mientras que las plantas control mantuvieron potenciales notablemente mayores ($-1,2 \pm 0,3 \text{ MPa}$). Consecuentemente las tasas de asimilación de CO_2 experimentaron un descenso gradual desde el momento de la desconexión, con tasas máximas de $1,4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, hasta alcanzar valores cercanos a cero ó negativos a partir del mediodía (entre $0,2$ y $-0,5 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). La respuesta del intercambio de gases después de 1 y 2 semanas de la desconexión fue muy parecida. Tanto la G_s como la E alcanzaron los valores máximos al principio del día (G_s : entre 32 y $56 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; E : entre $0,9$ y $0,8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, para 1 y 2 semanas de desconexión respectivamente), experimentando un descenso sostenido hasta las primeras horas de la tarde, donde se alcanzaron los valores mínimos (G_s : entre 5 y $7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; E : entre $0,2$ y $0,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, para 1 y 2 semanas de desconexión respectivamente). En este mismo sentido, el patrón de la asimilación a lo largo del día fue similar tanto para 1 y 2 semanas de desconexión, registrándose máximos de igual magnitud al comienzo del día ($\cong 1,3 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), y luego, en respuesta al grado de apertura estomático, se produjo una disminución significativa a media mañana, alcanzándose valores mínimos entre $0,6$ y $-0,3 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante el resto del día. Ya, a la séptima semana, después de la separación, se evidenció una franca recuperación de las plantas en todos los parámetros de intercambio de gases medidos.

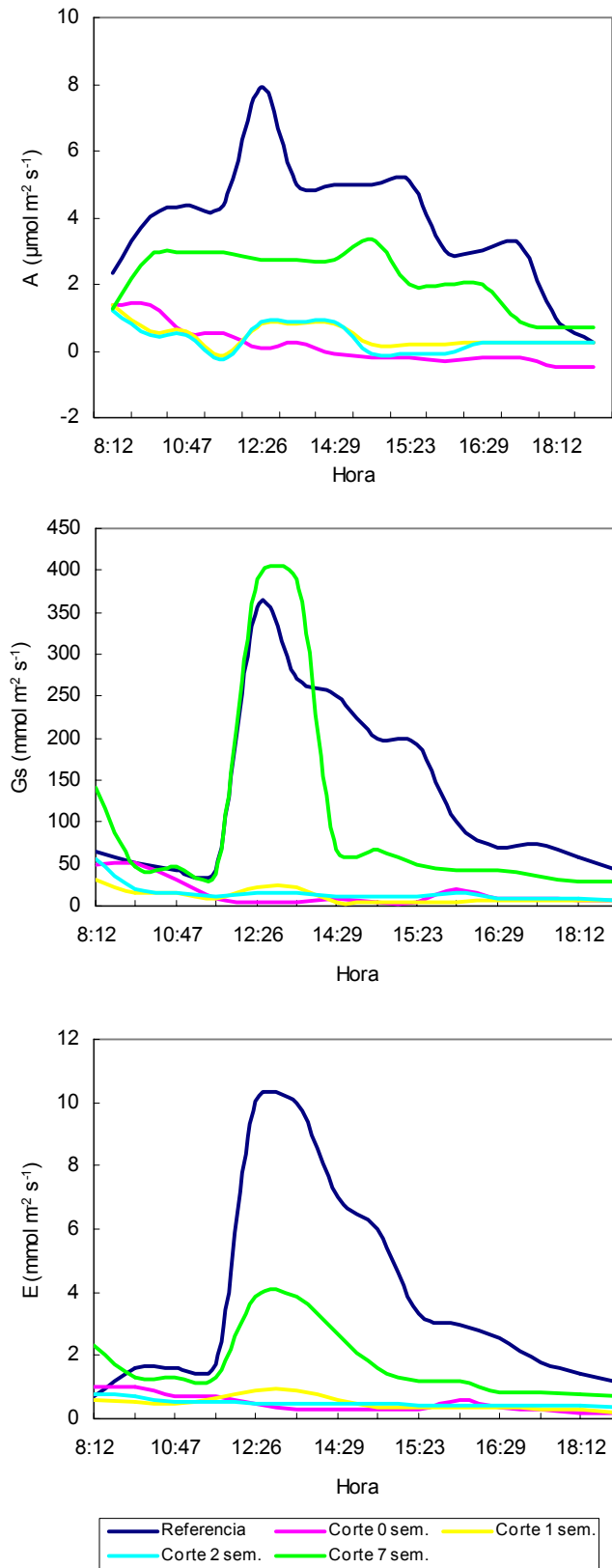


Figura 20. (a) Tasa de asimilación de CO₂ (A), (b) Conductancia estomática (Gs) y (c) tasa de transpiración (E), para rebrotes jóvenes de *C. silvestris* durante el experimento de separación de la planta madre.

El grado de apertura estomático y la tasa de transpiración aumentaron significativamente, alcanzando valores similares a los de las plantas control, desde las primeras horas de la mañana, hasta el medio día ($G_{s_{max}} = 390 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $E_{max} = 3,8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), para luego disminuir a valores que equivalen aproximadamente a la mitad de los control durante el resto del día. La misma tendencia fue seguida por la tasa fotosintética, con máximos temprano en la mañana (entre 3 y 4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), manteniéndose tasas durante el resto del día equivalentes aproximadamente en un 50 % a las registradas en las plantas control (Figura 20). Los potenciales hídricos a lo largo del día fueron significativamente más bajos que en los control, con valores al amanecer de $-0,9 \pm 0,3 \text{ MPa}$ ($-0,18 \pm 0,04 \text{ MPa}$ en plantas control), y potenciales mínimos al medio día de $2,0 \pm 0,2 \text{ MPa}$ ($-1,2 \pm 0,3 \text{ MPa}$ en plantas control).

En la dinámica de la supervivencia de los rebrotes desconectados se pueden distinguir claramente dos fases: una primera fase, inmediatamente después de la separación en donde la mayoría de las plantas muestra signos visibles de afectación, tales como la pérdida de turgencia de las hojas ó incluso marchitamiento, alcanzando la supervivencia un 52 % después de 7 semanas de la separación. Para este tiempo, se observa la aparición de raicillas en los rebrotes desconectados. Esta proporción permanece sin cambios hasta que ocurren las quemas al comienzo de la época seca (enero 2001), para luego entrar en una segunda fase después del fuego, donde la supervivencia al cabo de un año alcanza un valor que representa aproximadamente 1/3 (30 %) de la cantidad de individuos marcados inicialmente (Figura 21).

3.1.5 Individuos adultos de *Casearia silvestris*

Desde el punto de vista del balance de carbono e hídrico, las plantas adultas de *C. silvestris* mostraron una relativa constancia estacional en su respuesta fotosintética y en los potenciales hídricos de base, mientras que los parámetros relacionados con la regulación del intercambio de gases y la condición hídrica de la planta, como son el grado de apertura estomática, las tasas de pérdida de agua por transpiración y la capacidad de ajuste osmótico presentaron marcadas diferencias entre épocas (Tablas 1 y 2; Figuras 22 y 23; Figuras 13 y 14 del anexo).

En relación a las variables microclimáticas, se observó la tendencia a una mayor cantidad de radiación durante la época seca, sin embargo en promedio las diferencias no son significativas (Tabla 1).

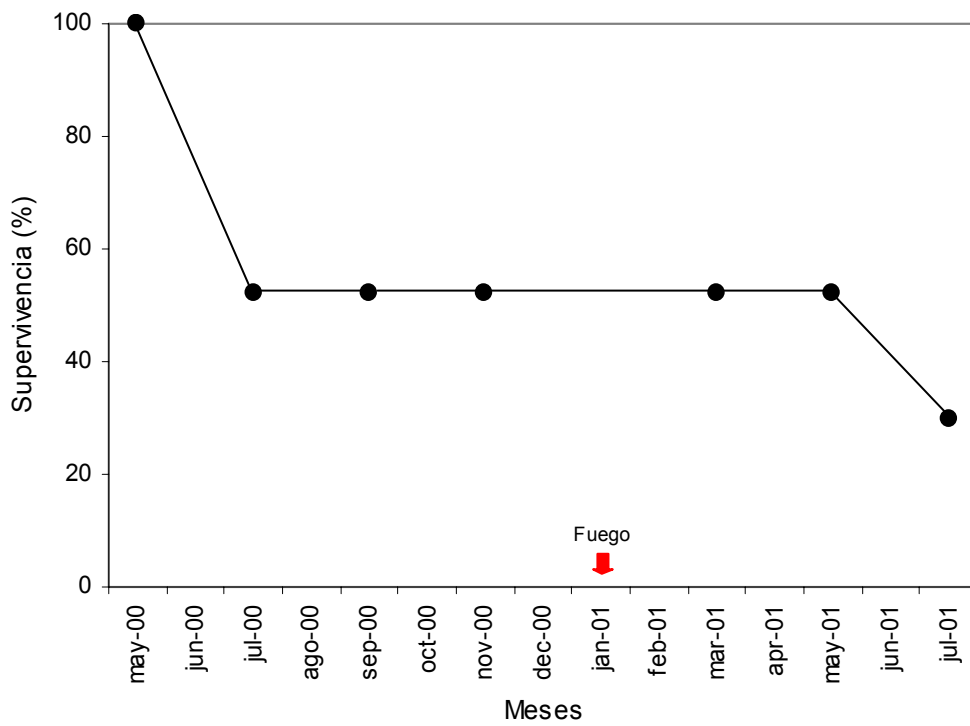


Figura 21. Curva de supervivencia de propágulos vegetativos desconectados de la planta madre a lo largo de 14 meses.

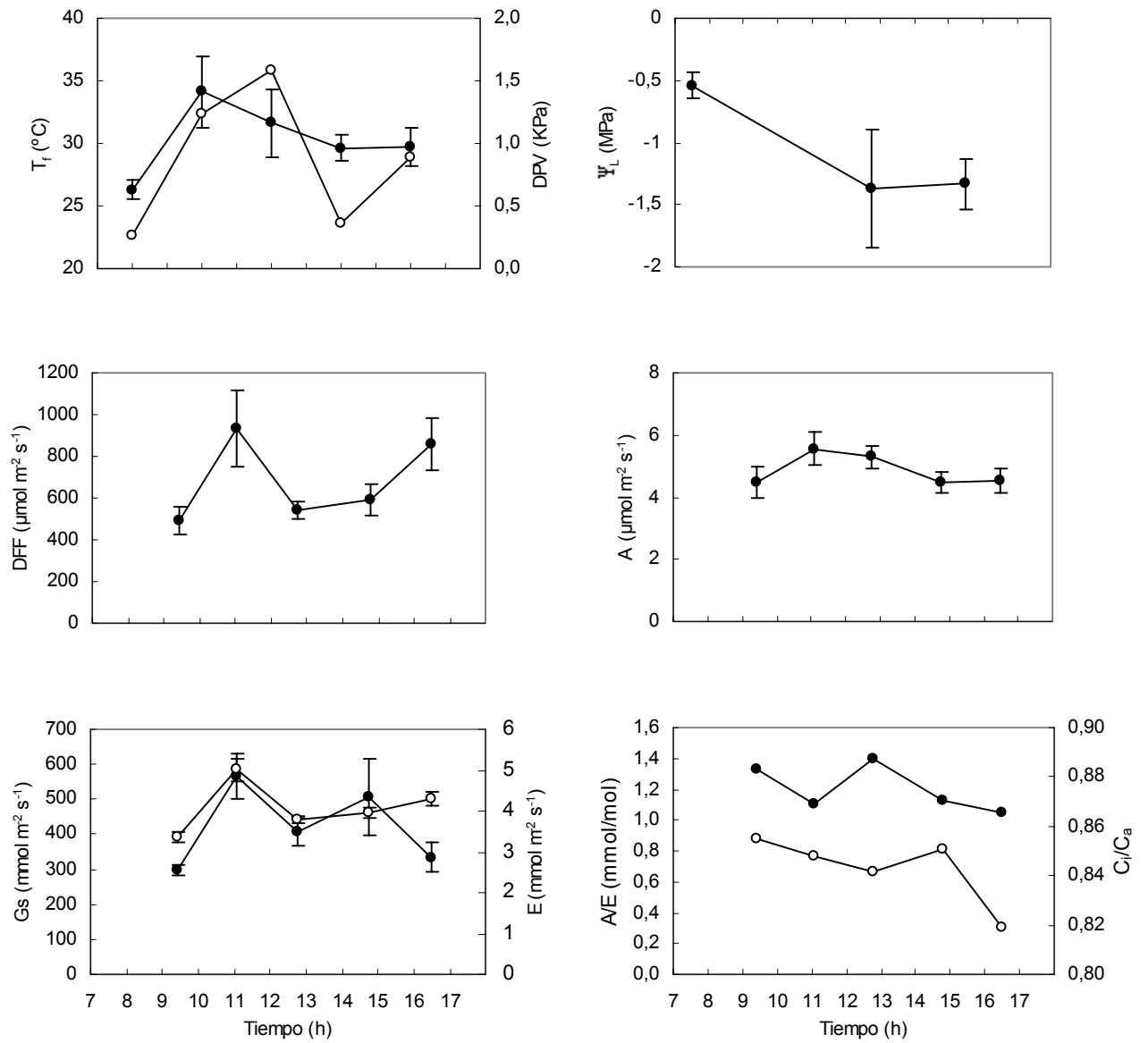


Figura 22. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (G_s ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época de lluvias (22 de julio 1999) para individuos adultos de *C. silvestris*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

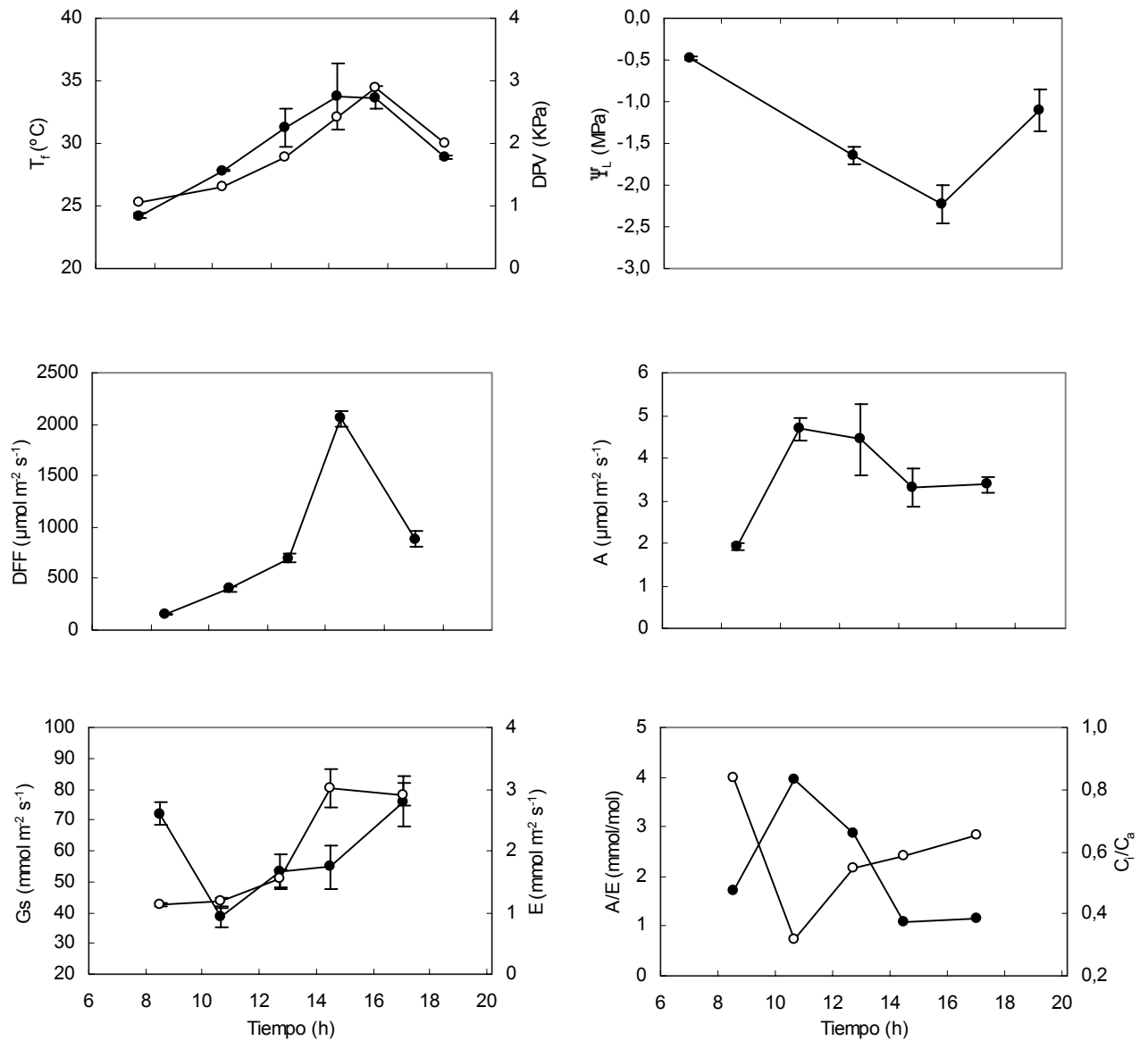


Figura 23. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (Gs ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época seca (03 de febrero 2000) para individuos adultos de *C. silvestris*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

La DPV denota un mayor (significativo) potencial de evaporación del ambiente durante la época seca, alcanzándose valores máximos entre 2 y 3 KPa durante la época de lluvias y seca respectivamente.

Durante la época de lluvias tanto la Gs como la E alcanzaron valores en promedio altos (Gs: $323,0 \pm 52,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; E: $3,4 \pm 0,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) durante todo el día, evidenciándose la tendencia de un cierre estomático en las horas del medio día, donde convergen alta DPV y bajos Ψ_L . En la época seca ocurrió una significativa reducción del grado de apertura estomático, manteniéndose la Gs con valores relativamente bajos y constantes a lo largo del día, lo que determinó una significativa reducción de las pérdidas de agua por transpiración (Gs: $76,0 \pm 9,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; E: $2,5 \pm 0,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Tabla 1). En ambas épocas, la E a lo largo del día siguió estrechamente la Gs y la DPV, alcanzándose los máximos en los momentos de mayor demanda evaporativa. La relación entre la Gs en función de la E, describe una curva que tiende a ser exponencial, alcanzándose tasas máximas de transpiración ($4 - 5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a valores altos de Gs (por encima de $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Figura 8). De nuevo, al igual que en los rebrotes jóvenes, la relación entre la DPV y Gs, indican que DPV mayores a 2 KPa fueron el umbral para un pronunciado cierre estomático. Análogamente, durante la noche el cierre estomático no fue completo, registrándose Gs y E significativos en ambas épocas (Gs: $86,2 \pm 3,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; E: $0,9 \pm 0,04 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la época de lluvias, y, Gs: $38,2 \pm 5,2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; E: $0,6 \pm 0,03 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la época seca).

El potencial hídrico máximo, medido al amanecer mostró valores incluso ligeramente más altos durante la época seca ($-0,6 \pm 0,02 \text{ MPa}$ y $-0,5 \pm 0,01 \text{ MPa}$ para la época de lluvias y seca respectivamente). Sin embargo, a las horas de máxima demanda evaporativa, durante la época seca se registraron potenciales mínimos significativamente más negativos ($-1,7 \pm 0,4 \text{ MPa}$ y $-2,3 \pm 0,1 \text{ MPa}$ para la época de lluvias y seca respectivamente) (Tabla 2). Durante ambas épocas, ocurrió la recuperación de los potenciales hacia finales de la tarde, llegando a valores similares a los medidos al comienzo del día. De igual modo que sucede con los rebrotes juveniles, por debajo de Ψ_L de $-1,5 \text{ MPa}$ se produjo un marcado cierre estomático.

La tasa de asimilación de CO_2 no presentó diferencias estacionales, registrándose valores promedio alrededor de $4,3 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y máximos de $6 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante ambas épocas. Las tasas de respiración nocturna, aunque tendieron a ser ligeramente inferiores en la época seca, las diferencias no fueron significativas ($1,02 \pm 0,08 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}$

s^{-1} y $0,83 \pm 0,11 \mu\text{mol m}^{-2} s^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente). De igual modo, las curvas de saturación de luz, construidas con datos obtenidos en el campo, no muestran cambios estacionales en los puntos de compensación (entre 20 y $50 \mu\text{mol m}^{-2} s^{-1}$) y saturación de luz (entre 500 y $600 \mu\text{mol m}^{-2} s^{-1}$), así como en el rendimiento cuántico aparente ($0,0189 \text{ mol CO}_2/\text{mol fotones}$) (Figura 19; Tabla 3). El patrón diario de la respuesta fotosintética siguió estrechamente el curso de la DFF y Gs a lo largo del día, principalmente en la época de lluvias, donde se alcanzaron los máximos en los momentos donde convergen altos valores de DFF y Gs. En la época seca, el curso de la asimilación fue muy parecido a la marcha de la Gs, caracterizándose por mantener valores de A relativamente altos (alrededor de $4 \mu\text{mol m}^{-2} s^{-1}$) y poco fluctuantes la mayor parte del día. También fue clara la tendencia de no responder positivamente a pulsos intensos de radiación, lo cual va acompañado por un aumento en la relación Ci/Ca. La A/R de las hojas, no mostró diferencias estacionales ($A/R = 4,5$ y $A/R = 4,3$ para la época de lluvias y seca respectivamente), lo cual corrobora los resultados obtenidos con los valores promedio diarios de asimilación y respiración nocturna. A pesar de que existió un mayor control de las pérdidas de agua por transpiración durante la época seca, las tasas de asimilación se ven poco afectadas, lo cual determina mayores valores de ambos, $EUA = A/E$ ($1,4 \pm 0,2 \text{ mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ y $1,9 \pm 0,3 \text{ mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ para la época de lluvias y seca respectivamente) y $EIUA = A_{\text{max}}/Gs$ ($32,4 \pm 3,0 \mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ y $81,1 \pm 13,4 \mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ para la época de lluvias y seca respectivamente). No se detectó ninguna correlación entre A y Gs, ó entre Gs a A_{max} y A_{max} .

3.2 Componentes del Potencial Hídrico Foliar

El significado fisiológico de los potenciales hídricos foliares medidos en el campo fue interpretado en base a los componentes del mismo, a partir de curvas presión – volumen (Tyree & Hammel 1972), con el fin de conocer algunas propiedades hídricas de los tejidos foliares que podrían explicar posibles adaptaciones para superar deficiencias hídricas de las especies estudiadas.

En las tabla 4 y figura 24 se muestran las variaciones estacionales de algunos parámetros del potencial hídrico foliar obtenidos a través de las curvas presión – volumen, como son: el potencial osmótico a saturación (Ψ_{π}^{100}) y en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0), los cuales se utilizan como indicadores de la capacidad de osmorregulación de los tejidos vegetales.

Tabla 4. Variación estacional de los parámetros derivados de las curvas presión – volumen en las dos especies estudiadas. Potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{π}^0), capacidad de ajuste osmótico pasivo ($\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$), contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA^o) y módulo de elasticidad (ε). Se presenta la media \pm 1 ES.

Especie / Estado	Época	Ψ_{π}^{100} (MPa)	Ψ_{π}^0 (MPa)	$\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$ (MPa)	CRH ^o (%)	ε (MPa)
<i>P. rigida</i> juvenil	Lluvias	-1,21 \pm 0,06 **	-1,72 \pm 0,07	0,51 \pm 0,05 **	72,84 \pm 1,73 ** ***	5,33 \pm 0,66 ** ***
	Sequía	-1,14 \pm 0,14	-1,71 \pm 0,09	0,57 \pm 0,18 **	69,97 \pm 5,25 **	5,50 \pm 0,89 ** ***
<i>P. rigida</i> adulto	Lluvias	-1,55 \pm 0,08	-1,78 \pm 0,09 ****	0,23 \pm 0,08 ****	86,93 \pm 1,61 * ****	19,42 \pm 1,86 * ****
	Sequía	-1,34 \pm 0,13 ****	-1,61 \pm 0,15 ****	0,27 \pm 0,03 ****	81,35 \pm 0,71	10,21 \pm 2,29 ****
<i>C. silvestris</i> juvenil	Lluvias	-1,43 \pm 0,13	-1,87 \pm 0,14	0,44 \pm 0,03 * **	81,88 \pm 2,32 *	11,23 \pm 1,64
	Sequía	-1,56 \pm 0,38	-2,33 \pm 0,43	0,78 \pm 0,14 **	71,35 \pm 4,50 **	10,44 \pm 1,10 **
<i>C. silvestris</i> adulto	Lluvias	-1,40 \pm 0,10 *	-2,04 \pm 0,11 *	0,64 \pm 0,08	81,69 \pm 2,33	8,98 \pm 1,77 *
	Sequía	-1,90 \pm 0,03	-2,39 \pm 0,05	0,49 \pm 0,05	85,42 \pm 2,78	17,19 \pm 1,76

* diferencias significativas (P< 0,05; Prueba U Mann-Whitney), entre épocas para un mismo estado.

** diferencias significativas (P< 0,05; Prueba U Mann-Whitney), entre estados para una misma época.

*** diferencias significativas (P< 0,05; Prueba U Mann-Whitney), entre especies para una misma época (estado juvenil).

**** diferencias significativas (P< 0,05; Prueba U Mann-Whitney), entre especies para una misma época (estado adulto).

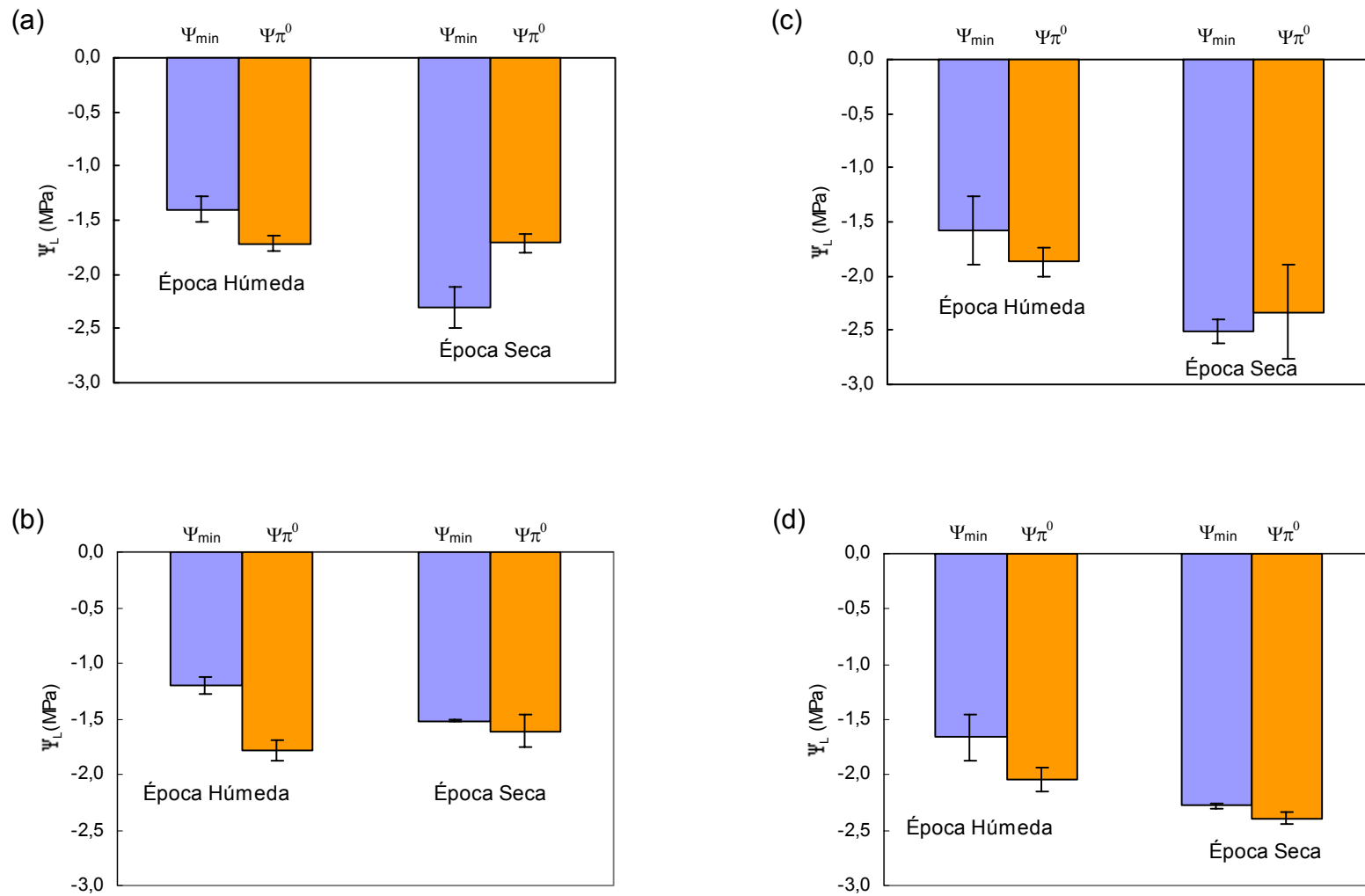


Figura 24. Variación estacional del potencial hídrico foliar mínimo (Ψ_{min}) y del potencial osmótico en el punto de pérdida del turgor para (a) plántulas de *P. rigida*, (b) individuos adultos de *P. rigida*, (c) rebrotes jóvenes de *C. silvestris* y (d) individuos adultos de *C. silvestris*. Se presenta la media ± 1 ES.

Valores más negativos en el Ψ_{π}^{100} durante el período de sequía, se consideran como una medida de la capacidad de la planta para ajustarse osmóticamente y por lo tanto mantener parcialmente el turgor de sus tejidos (Morgan 1984). Una alta capacidad de mantenimiento de la turgencia está asociada con bajos potenciales osmóticos y una diferencia grande entre los potenciales osmóticos de saturación y en el punto de pérdida de turgor (Jones & Turner 1978). Por otra parte, el grado de elasticidad ó 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 agua (Lambers et al. 1998). En un tejido elástico, las células se encogen rápidamente con la pérdida de agua, lo que resulta en una lenta disminución de la turgencia con la pérdida de agua. Comparativamente, para un valor particular de potencial hídrico, un tejido con paredes más elásticas tiene menor contenido relativo de agua, potenciales osmóticos más negativos, y por lo tanto, potenciales de turgor más altos (Goldstein et al. 1989a). Los valores del módulo de elasticidad 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 de las condiciones ambientales (Roberts et al. 1981; Calkin & Pearcy 1984). Un aumento en la elasticidad durante el período de sequía puede ayudar a mantener la turgencia en los tejidos foliares dado que a valores similares de contenidos relativos de agua en la hoja, tejidos más elásticos van a promover potenciales de turgor relativamente mayores que tejidos con paredes celulares más rígidas. Por otro lado, un aumento en la rigidez también puede ser beneficioso para promover un balance hídrico favorable. Altos módulos de elasticidad 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 relativa poca pérdida de agua por parte de la planta y sin que tener que modificar significativamente su potencial osmótico (Bolaños & Longstreth 1984).

En *P. rigida*, tanto en las plántulas como en los adultos, el Ψ_{π}^{100} y Ψ_{π}^0 permanecieron prácticamente sin variaciones entre épocas (Tabla 4) por lo que no se evidenció ajuste osmótico estacional. En las plántulas, durante la época húmeda, el Ψ_L mínimo (Ψ_{\min}), alcanzó valores cercanos al punto de pérdida de turgencia ($\Psi_{\pi}^0 = -1,7 \pm 0,1$ MPa), pero no disminuyó muy por debajo de éste, en tanto que durante la época seca, el

Ψ_{\min} alcanzó valores significativamente por debajo del punto de pérdida de turgencia. En los adultos, no se presentó pérdida de turgencia en las horas de mayor demanda evaporativa, permaneciendo el Ψ_{\min} por encima del Ψ_{π}^0 entre 0,2 y 0,6 MPa para la época seca y de lluvias respectivamente (Figura 24). Para el estadio adulto de *C. silvestris* ocurrió una pronunciada disminución en los componentes del potencial hídrico foliar, lo cual evidenció ajuste osmótico estacional (Tabla 4). En los rebrotes jóvenes, a pesar de la disminución estacional en el Ψ_{π}^{100} , eventualmente se alcanzaron potenciales hídricos mínimos por debajo del Ψ_{π}^0 en ambas épocas (Figura 24). En los individuos adultos este ajuste osmótico estacional (0,5 MPa), permite que el Ψ_{\min} no alcance el punto de pérdida de turgencia en las horas críticas del medio día.

Otros dos parámetros obtenidos a través de las curvas presión volumen que son útiles para evaluar la naturaleza de las adaptaciones al estrés hídrico son la $\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$ y el contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA°). La diferencia entre el potencial osmótico de saturación y en el punto de pérdida de turgencia ($\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$), definida por Meinzer et al. (1983) como la capacidad de ajuste osmótico pasivo durante la deshidratación del tejido, no presentó diferencias marcadas entre épocas en las plántulas de *P. rigida* (0,51 ± 0,05 MPa y 0,57 ± 0,18 MPa para la época de lluvias y seca respectivamente). De igual modo, el CRA°, el cual es una medida de la capacidad de la planta para mantener la turgencia en presencia de un incremento en el déficit hídrico foliar, no presentó diferencias significativas entre épocas (72,84 ± 1,73 y 69,97 ± 5,25 para la época de lluvias y seca respectivamente). Estos resultados indican que no hubo cambios significativos en la elasticidad de las paredes celulares, como efectivamente lo demuestra la invariabilidad estacional del módulo de elasticidad (ϵ : 5,33 ± 0,66 MPa y 5,50 ± 0,89 MPa para la época de lluvias y seca respectivamente) (Tabla 4). En los adultos de *P. rigida* ocurrió un aumento estacional significativo en la elasticidad de las paredes celulares (ϵ : 19,4 ± 1,9 MPa y 10,2 ± 2,3 MPa para la época de lluvias y seca respectivamente), lo cual determinó por un lado, el aumento en la capacidad de ajuste osmótico pasivo, y la disminución en el CRA° durante la época seca (Tabla 4). De igual modo, en los rebrotes juveniles de *C. silvestris*, el incremento de la elasticidad de las paredes celulares (ϵ : 11,2 ± 1,6 MPa y 10,4 ± 1,1 MPa para la época lluvias y seca respectivamente), así como un menor potencial osmótico durante la época seca, favoreció el mantenimiento de la turgencia a medida que incrementa el déficit hídrico, aumentando concertadamente la ($\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$), y disminuyendo el CRA°. En los adultos de *C. silvestris*,

ocurrió lo contrario que en los rebrotes jóvenes, dado que disminuye el ajuste osmótico pasivo y aumenta el CRA°, producto de un aumento significativo (ϵ : $9,0 \pm 1,8$ MPa y $17,2 \pm 1,8$ MPa para la época de lluvias y seca respectivamente) de la rigidez de las paredes celulares en la época seca.

3.3 Contenido de Nitrógeno Foliar y Eficiencia Instantánea de Uso de Nitrógeno

La maquinaria fotosintética constituye más de la mitad del nitrógeno foliar, por lo que el proceso de asimilación de carbono es marcadamente afectado por la disponibilidad de nitrógeno. La tasa fotosintética máxima (A_{max}) incrementa linealmente con la concentración de nitrógeno, independientemente de si la variación en el nitrógeno foliar es causada por diferencias en la disponibilidad de nitrógeno del suelo, edad de la hoja ó composición de especies (Figuras 25 y 26). Bajo condiciones limitantes de nitrógeno, el proceso fotosintético como un todo muestra una regulación descendente, concomitantemente con disminuciones de Rubisco, clorofila, y conductancia estomática (Field & Mooney 1986). Existe una relación estrecha entre la disponibilidad de nitrógeno y la estructura de la hoja. En ambientes con deficiencias nutricionales y/o hídricas, las plantas se aclimatan y adaptan a bajos contenidos de nitrógeno y humedad en el suelo, produciendo hojas de larga duración, gruesas, de alto peso foliar específico y bajo contenido de nitrógeno foliar. Ambos, un mayor espesor de lámina y bajas concentraciones de nitrógeno por unidad de peso, dan como resultado bajas tasas de fotosíntesis por unidad de peso en hojas de larga duración. Asimismo, la relación entre el nitrógeno foliar y la tasa de fotosíntesis es mucho más débil en base al área foliar, dado que ambas variables varían mucho menos entre las especies en base al área que en base al peso (Field & Mooney 1986; Reich et al. 1991)

En las plántulas de *P. rigida* se midió la evolución del contenido de nitrógeno foliar y del área foliar específica durante su período de establecimiento: aproximadamente al mes de haber germinado (julio 1998), 3 meses (septiembre 1998) y 5 meses (noviembre 1998). Ambas variables cambiaron con una tendencia lineal (Figura 27) durante la fase de establecimiento, en la época de lluvias, pudiéndose observar una disminución significativa del contenido de nitrógeno foliar, a medida que disminuyó la relación área/peso de las hojas, durante los primeros cinco meses de edad de las plántulas. Por otra parte, se calculó la variación estacional de la eficiencia instantánea de uso de nitrógeno (EIUN),

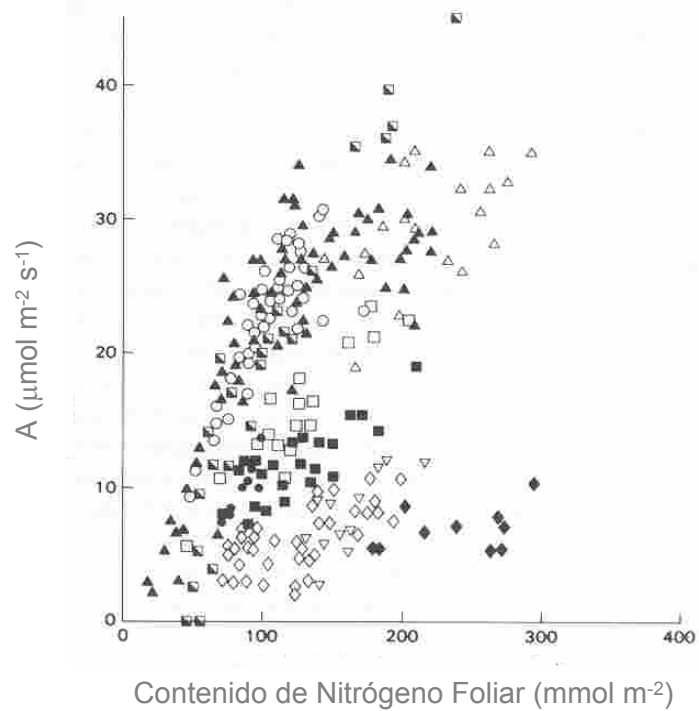


Figura 25. Relación entre el contenido de nitrógeno foliar total y la tasa de asimilación de CO_2 , ambos expresados por unidad área, para diferentes formas e historias de vida de diferentes Ecosistemas (\blacktriangle *Triticum aestivum*; \circ *Oryza*, \blacksquare *Rhaphanus raphanistrum*, \triangle anuales del valle de la muerte, \square anuales de Illinois, \bullet *Alocasia macrorrhiza*, \blacksquare *Lepechinia calycina*, \diamond árboles y arbustos siempreverdes de California y árboles de bosques húmedos tropicales, ∇ arbustos de Sur Africa, \blacklozenge *Prunus ilicifolia*) (tomado de Evans 1989).

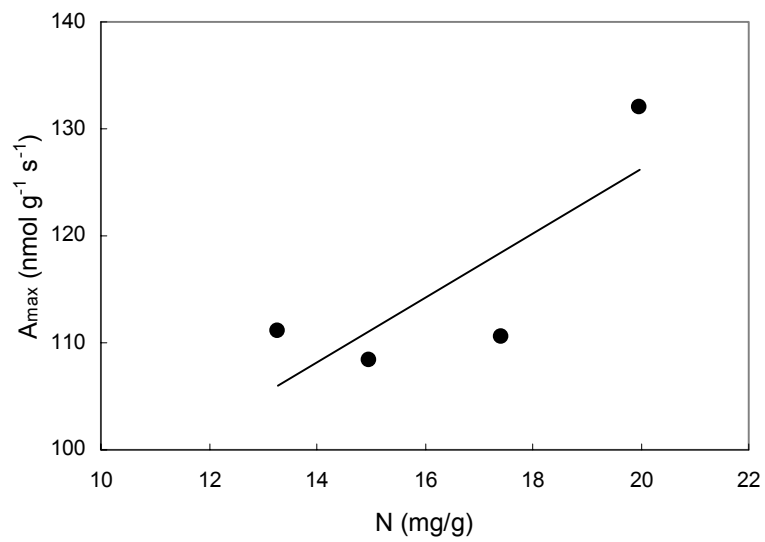


Figura 26. Relación entre la tasa fotosintética máxima (A_{max}) y el contenido de nitrógeno foliar ($y = 3,02x + 65,87$; $R^2 = 0,64$) para individuos tanto juveniles como adultos de *P. rigida* y *C. silvestris*. Los puntos representan promedios de los máximos de asimilación obtenidos de los cursos de intercambio de gases ($n = 4$ para los individuos juveniles; $n = 2$ para los adultos) realizados durante la época de lluvias.

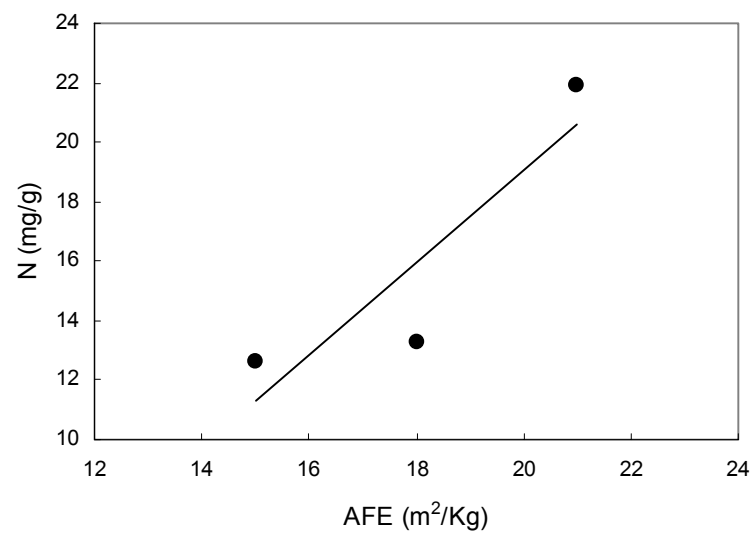


Figura 27. Relación entre el contenido de nitrógeno foliar y el área foliar específica en plántulas de *P. rigida* durante el período de establecimiento ($y = 1,55x - 11,97$; $R^2 = 0,81$).

definida como la relación promedio entre la tasa máxima de fotosíntesis y la concentración de nitrógeno foliar. Este índice puede ser utilizado como un indicativo del funcionamiento potencial bajo condiciones definidas, el cual permite comparaciones directas entre las especies ó entre diferentes estadios de una misma especie, ya que se disminuyen las variaciones en la tasa fotosintética máxima (A_{max}) alcanzada para un contenido dado de nitrógeno, debidas a diferencias en el peso foliar específico (Field et al. 1983; Field & Mooney 1986). En las plántulas de *P. rigida*, durante la época seca ocurrió una disminución significativa de la EIUN en respuesta a la disminución de la A_{max} , dado que el contenido de nitrógeno foliar presentó incluso un incremento significativo en plantas sometidas a déficit hídrico prolongado (EIUN: $118,56 \pm 7,40 \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{s}^{-1}$ y $46,93 \pm 11,96 \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{s}^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente). En la plantas adultas de *P. rigida* tanto el contenido de nitrógeno foliar como la EIUN no presentaron diferencias estacionales significativas (EIUN: $101,43 \pm 10,99 \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{s}^{-1}$ y $87,94 \pm 7,61 \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{s}^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente). Durante la época de lluvias la EIUN de los individuos adultos y de las plántulas fue similar (Tabla 3).

En *C. silvestris* los rebrotes vegetativos jóvenes presentaron un contenido de nitrógeno foliar significativamente superior durante ambas épocas en comparación con las hojas de los adultos. En los rebrotes jóvenes la concentración de nitrógeno foliar fue mayor durante la época seca mientras que en los individuos adultos ocurrió lo contrario, registrándose valores significativamente superiores en la época de lluvias (Tabla 3). Para ambos estadios de *C. silvestris*, el contenido de nitrógeno foliar fue significativamente mayor que en *P. rigida*. Con respecto a la EIUN de *C. silvestris*, tanto los rebrotes jóvenes (EIUN: $93,84 \pm 4,83 \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{s}^{-1}$ y $88,97 \pm 14,04 \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{s}^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente) como los adultos (EIUN: $89,03 \pm 9,24 \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{s}^{-1}$ y $79,70 \pm 4,26 \mu\text{mol mol N}^{-1} \text{s}^{-1}$ para la época de lluvias y seca respectivamente) presentaron valores similares tanto estacionalmente como entre sí (Tabla 3). Asimismo, en términos comparativos, la EIUN de *C. silvestris* (ambos estadios), fue similar a la de los individuos adultos de *P. rigida* durante ambas épocas.

3.4 Curvas AC_i

El efecto del estrés hídrico sobre la respuesta fotosintética de las plántulas de *P. rigida*, evaluado a través de las curvas AC_i , evidenció un incremento significativo en la limitación

estomática relativa, y una disminución significativa en la eficiencia de carboxilación con la sequía (Tabla 5; Figura 28). A su vez, la tasa de asimilación calculada a C_i saturante (A_{sat}) muestra una reducción significativa en las plantas sometidas a déficit hídrico, lo cual se refleja en el aumento significativo del índice relativo de limitación mesofilar. En los rebrotes vegetativos de *C. silvestris* no se observó ningún efecto de la sequía sobre la eficiencia de carboxilación y la limitación estomática relativa. Sin embargo, se produjo una disminución significativa de A_{sat} , lo cual se refleja en el pronunciado aumento del índice relativo de limitación mesofilar, así como en el aumento significativo del C_i operacional ($C_i = 288,8 \pm 3,8$ vpm y $327,7 \pm 12,9$ vpm para la época húmeda y seca respectivamente) (Tabla 5; Figura 28).

Tabla 5. Parámetros fotosintéticos derivados de curvas AC_i realizadas durante la época de lluvias y de sequía, en plántulas y propágulos vegetativos de *Palicourea rigida* y *Casearia silvestris* respectivamente (n= 3). Se presenta la media ± 1 ES.

Especies	Época	Eficiencia Carboxilación (mol m ⁻² s ⁻¹)	Limitación Estomática Relativa (%)	Limitación ^a Mesofilar Relativa (Ci saturante) (%)	A _{sat} ^b (μmol m ⁻² s ⁻¹)
<i>P. rigida</i>	Lluvias	0,0581 ± 0,0041 *	17,71 ± 2,02 *	0,0	15,51 ± 0,61 *
	Sequía	0,0246 ± 0,0005	28,25 ± 3,76	45,0	5,67 ± 1,47
<i>C. silvestris</i>	Lluvias	0,0380 ± 0,0003	35,64 ± 0,78	0,0	20,17 ± 0,78 *
	Sequía	0,0444 ± 0,0072	32,80 ± 7,63	61,5	8,97 ± 2,61

^aLimitación Mesofilar Relativa (LMR): $LMR = 100 (A_H - A_s) / A_H$, donde: A_H es la tasa de fotosíntesis en hojas durante la época de lluvias a C_i = 1300 vpm, y A_s es la tasa en hojas durante la época seca al mismo C_i (Jacob & Lawlor 1991).

^bAsimilación máxima a C_i saturante.

* diferencias significativas (P < 0,05; Prueba U Mann-Whitney) entre épocas.

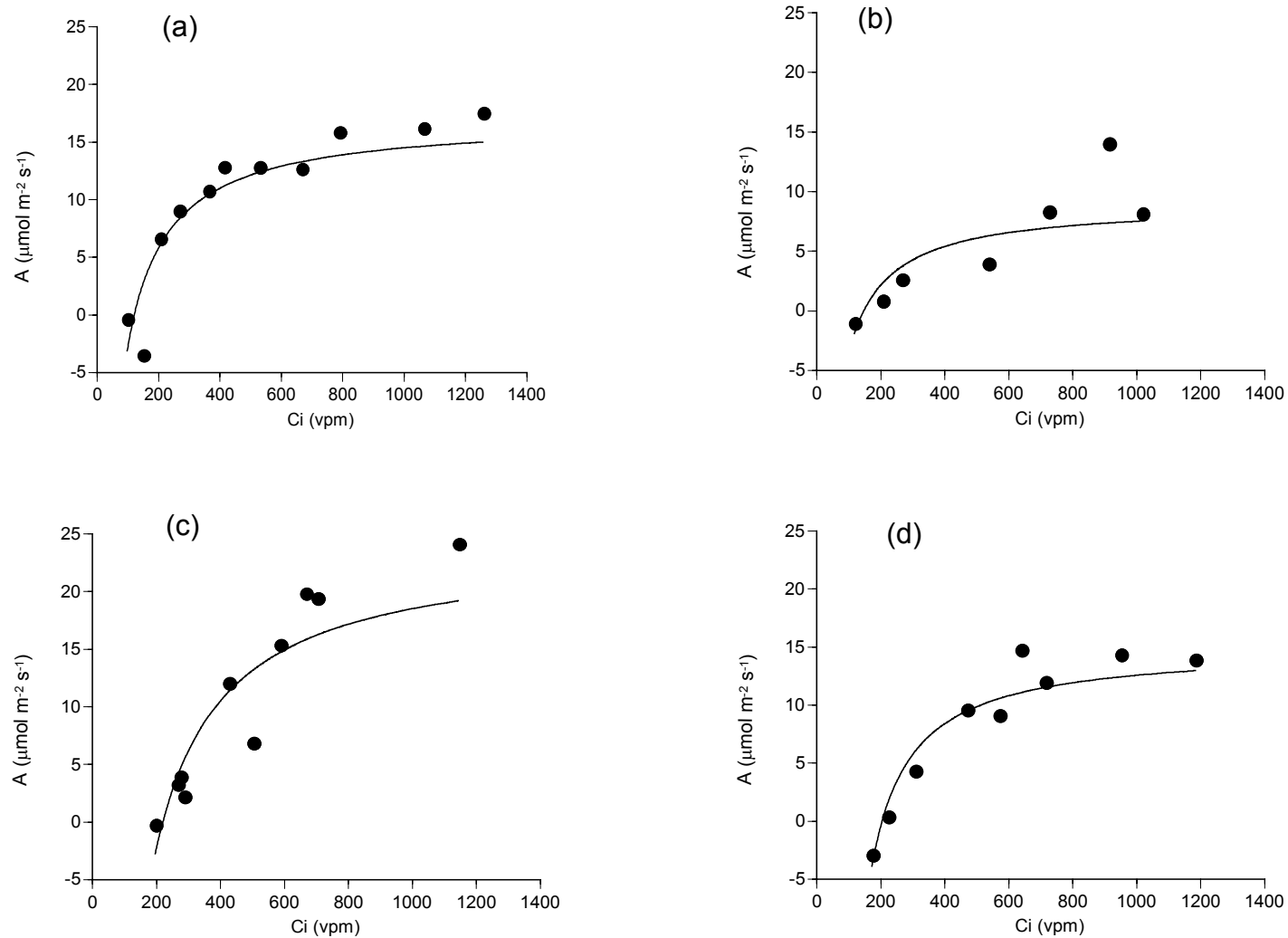


Figura 28. Curvas de respuesta de la tasa de asimilación de CO₂ (A) a la concentración intercelular de CO₂ (Ci) para (a) plántulas de *P. rigida* con riego diario ($R^2= 0,88$), (b) plántulas de *P. rigida* sometidas a sequía ($R^2= 0,69$), (c) rebrotes jóvenes de *C. silvestris* durante la época húmeda ($R^2= 0,85$) y (d) rebrotes jóvenes de *C. silvestris* durante la época seca ($R^2= 0,93$).

4. DISCUSIÓN

4.1 Tasas de Transpiración y Mecanismos de Regulación Estomática

Las primeras investigaciones sobre el intercambio de gases de los árboles esclerófilos siempreverdes de la sabana mostraron que la mayor parte de las especies escasamente ejercían un control estomático de las pérdidas de agua, y en todo caso, las tasas de transpiración podían ser altas incluso durante el pico de la época de sequía. Por otra parte, la pequeña variación entre épocas en las tasas transpiratorias indicaba que éstas plantas tenían acceso al agua del subsuelo durante la estación seca (Medina 1967, 1982; Sarmiento et al. 1985; Goldstein et al. 1990). Este patrón en el uso del agua sirvió de base para el planteamiento de hipótesis que explicaban la coexistencia de aparentes competidores en la sabana, los árboles y las gramíneas. El hecho de que el sistema radical de las gramíneas explota intensivamente una pequeña porción del perfil de suelo, mientras que las plantas leñosas exploran extensivamente un mayor volumen, extendiéndose a mayor profundidad, constituye la base del modelo de separación de nicho árbol-gramínea que explicaría su coexistencia (Walter 1971; Walker & Noy-Meir 1982). Con esta perspectiva, las plántulas de las leñosas tendrían sus raíces al mismo nivel que las gramíneas, por lo que se esperaría competencia por el agua entre ambas formas de vida, habiendo un efecto negativo sobre el establecimiento de los árboles. Por otra parte, las restricciones para el intercambio de gases y el mantenimiento de un balance hídrico favorable serían menores en los rebotes de las leñosas que se propagan asexualmente.

La apertura estomática es afectada tanto por controles internos (condición hídrica de las raíces y de las hojas; contenido de ácido absícico (ABA) en el xilema y en las hojas; concentración interna de CO₂) como por factores externos (densidad de flujo de fotones; temperatura; contenido de agua del suelo y la atmósfera) (Jones 1998). En las sabanas los factores más importantes que influyen en la apertura estomática (aparte de los patrones diarios normales de apertura y cierre impuestos por la transición día/noche) son el contenido de agua en el suelo y la atmósfera, y la temperatura (Eamus & Prior 2001).

Los resultados del presente trabajo muestran que efectivamente la demanda evaporativa del ambiente y el contenido de humedad en las capas superficiales del suelo son las principales variables ambientales a la que están respondiendo las especies

estudiadas en relación al control de las pérdidas de agua por transpiración. Los patrones del intercambio de gases en relación a la conductancia estomática encontrados, tanto en los juveniles como en los adultos, indican que la apertura estomática responde al incremento en la diferencia de presión de vapor hoja - aire (DPV) que ocurre tanto diaria como estacionalmente, lo cual induce cierre estomático parcial en las horas de máxima demanda evaporativa. Por otra parte, las pérdidas de agua por transpiración permanecen sin cambios estacionales significativos, a excepción de las plántulas de *P. rigida*, en donde la conductancia foliar y la tasa de transpiración disminuyen marcadamente durante la estación seca. La variación estacional de ambos componentes del intercambio de gases en las plántulas de *P. rigida* estuvieron acopladas cercanamente al contenido de agua en los horizontes superficiales del suelo, lo cual se deduce de la disminución significativa del potencial hídrico foliar máximo (registrado al amanecer) a medida que progresa la estación seca. Este tipo de respuesta se ha encontrado en individuos adultos de especies leñosas siempreverdes y deciduas de las sabanas del norte de Australia, donde la conductancia máxima declina a medida que disminuye el potencial hídrico medido antes del amanecer (Ψ_{pd}) de manera log-lineal, tendiéndose a incrementar la pendiente de esta relación con el aumento en el grado de caducidad foliar (Duff et al. 1997; Myers et al. 1997).

Hay dos mecanismos que acoplan la respuesta estomática a la disponibilidad del agua en el suelo (Eamus & Prior 2001): 1) el desecamiento del suelo causa un incremento en la síntesis de ácido absísico (ABA) en las raíces que subsecuentemente se transporta en el torrente transpiratorio a las hojas, produciéndose el cierre estomático en respuesta al incremento de ABA, y 2) a medida que la disponibilidad de agua en el suelo disminuye, incrementan las tensiones de la columna de agua en el xilema pudiendo ocurrir cavitación. La disminución de la conductividad hidráulica del tallo a medida que declina el Ψ_{pd} se ha observado en *Eucalyptus tetradonta*, especie de árbol siempreverde de las sabanas del norte de Australia (Thomas & Eamus 1999), y en varias otras especies de árboles (Franks et al. 1995; Williams et al. 1997). Asimismo, una reducción en la conductividad hidráulica del tallo puede producir la disminución de la conductancia estomática (Sperry & Pockman 1993). Thomas & Eamus (1999) sugieren que es posible que el incremento en los embolismos y la disminución de la conductividad hidráulica del tallo a medida que declina el potencial hídrico antes del amanecer, durante la estación seca, sea un mecanismo simple por el cual la conductancia estomática se acopla simultáneamente con la disminución del contenido de agua en el suelo y en la atmósfera. Sin embargo, Eamus &

Prior (2001) señalan que este no es un mecanismo rápidamente reversible que sirva para explicar los patrones diarios del comportamiento estomático. Para cuatro especies de leñosas siempreverdes del Cerrado (*Sclerolobium paniculatum*, *Miconia ferruginata*, *Didymopanax macrocarpum* y *Roupala montana*) las cuales tienen acceso al agua del subsuelo durante todo el año, la transpiración no está limitada por la disponibilidad de agua en el suelo *per se*, sino por la alta demanda evaporativa y las altas resistencias hidráulicas asociadas con la profundidad del sistema radical, lo cual determina fuertes restricciones estomáticas (Meinzer et al. 1999).

Por lo tanto, la demanda evaporativa del ambiente, parece ser la causa principal de la disminución en la conductancia estomática observada entre la mañana y la tarde, y entre estaciones. Los estomas se cierran a medida que la DPV aumenta, lo cual ocurre a lo largo del día, y entre la estación lluviosa y la estación seca (Eamus & Prior 2001). La respuesta estomática a la humedad ambiental refleja un mecanismo que previene altas tasas de transpiración evitando así estrés hídrico cuando las plantas están sujetas a altas demandas evaporativas. Algunas hipótesis proponen que este tipo de respuesta es consecuencia de la transpiración cuticular, asumiendo que la estructura de la cutícula es la de una membrana porosa la cual tiene trazas de sustancias polares que se hidratan en función de la humedad atmosférica, cambiando así su conductancia (conductancia de la cutícula), dependiendo la transpiración cuticular de la concentración de vapor de agua en el aire. La transpiración cuticular regularía entonces el turgor de la epidermis que a su vez gobernaría los procesos hidroactivos del tamaño de la apertura estomática. Otra hipótesis sugiere que este tipo de respuesta puede ser consecuencia de la evaporación desde las paredes internas de las células guardianas y acompañantes (transpiración periestomática: pérdida de agua que no está pasando a través del poro del estoma), lo cual da lugar a la disminución del potencial hídrico de las células guardianas y consecuentemente el cierre estomático (Jones 1992; Schulze & Hall 1982; Schulze 1986).

La depresión de la apertura estomática del mediodía ha sido ampliamente señalada en una gama de hábitats y especies tanto para la estación húmeda como para la estación seca (Schulze et al. 1972; Meinzer et al. 1984; Olivares & Medina 1992; Prior 1997a,b; Fordyce et al. 1997; Franco 1998). Goldstein et al. (1986) reportan para especies de árboles siempreverdes de la sabana como *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia* y *Bowdichia virgiliodes*, una cierta sensibilidad estomática frente a las variaciones de humedad ambiental. Estos autores señalan que a pesar de la sensibilidad estomática a la DPV, el control de las pérdidas transpiratorias es débil y raramente se produce una

disminución significativa de la transpiración en condiciones naturales. De igual modo, en las especies estudiadas (en ambos estadios), encontramos que a pesar de la sensibilidad de los estomas a la DPV, el cierre estomático no es suficiente para prevenir de manera significativa las pérdidas de agua por transpiración sobre todo en la época lluviosa, donde la conductancia promedio del día alcanza valores entre 100 y 300 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ con valores extremos hasta de 1000 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Durante la época seca, cuando el control estomático es mayor, se produce una disminución marcada de la transpiración en las horas de máxima demanda evaporativa, siendo este patrón más pronunciado en los juveniles de ambas especies. Estudios realizados en especies de árboles de la sabana en el norte de Australia indican que la respuesta de los estomas en función del incremento de la DPV varía con la condición hídrica de la planta (Prior et al. 1997a,b; Thomas & Eamus 1999). La pendiente de la relación entre el log Gs y la DPV se incrementa entre la mitad de la estación lluviosa y el comienzo de la estación seca en juveniles de *Eucalyptus tetrodonta*. Durante este período el Ψ_{pd} declinó desde $> -0,5$ MPa, a valores entre $-0,5$ y $-1,5$ MPa (Prior et al. 1997b).

Por otra parte, en las especies estudiadas, no se observó una relación definida entre la conductancia estomática y el estatus hídrico de la hoja medido como el potencial hídrico foliar (Ψ_L). Para las plántulas de *P. rigida* el diagrama de dispersión de ambas variables (Gs vs Ψ_L) no evidencia ninguna relación (Figura 18), a pesar de las fluctuaciones pronunciadas del potencial hídrico foliar (Ψ_L) que ocurrieron a nivel diario, el cual durante la época húmeda puede alcanzar en las horas de máxima demanda evaporativa valores cercanos al potencial de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0). En los rebrotes de *C. silvestris* se observó que a altos Ψ_L existe una gran dispersión en los valores registrados de Gs, mientras que con Ψ_L por debajo de $-1,5$ MPa ocurrió un pronunciado cierre estomático. Una respuesta similar ha sido reportada en plántulas de una especie arbórea del cerrado (*Dalbergia miscolobium*) sometidas a déficit hídrico (Sasaki et al. 1997), donde se observa que a partir de $-1,5$ MPa ocurre un cierre estomático pronunciado. Sin embargo, hay una alta variabilidad de los valores de conductancia estomática a altos valores de Ψ_L , indicando que puede darse un cierre estomático antes de que ocurran cambios en la condición hídrica de la hoja. Esta respuesta, de acuerdo a los autores, puede ser mediada por mensajeros hormonales (ABA) desde las raíces, los cuales controlarían la apertura estomática independientemente del estado hídrico de la hoja.

Las tasas de transpiración y conductancia estomática encontradas en este trabajo, se encuentran dentro del rango reportado para diferentes especies de leñosas

siempreverdes en los llanos de Venezuela, en el Cerrado y en las sabanas del norte de Australia (Goldstein et al. 1990; Duff et al. 1997; Myers et al. 1997; Franco 1998; Meinzer et al. 1999). Durante la fase de establecimiento de ambas especies, la apertura estomática y las tasas de transpiración tienden a ser tan altas ó incluso superiores a las registradas en los adultos. Por otra parte, tanto las plántulas de *P. rigida* como los rebrotes vegetativos de *C. silvestris* tuvieron tasas de transpiración y conductancia estomática comparables durante la época húmeda. Estos patrones del intercambio gases nos indican: en primer lugar, que los propágulos tanto sexuales como vegetativos disponían durante la época de establecimiento de suficiente agua en las capas superficiales del suelo, y la utilizaron de manera irrestricta, lo que determinó que la eficiencia de uso de agua fuera igual ó incluso menor que en las adultas. Esta tendencia fue muy marcada en *P. rigida*, donde la eficiencia intrínseca de uso de agua de las adultas fue significativamente ($P < 0,05$) mayor que en las plántulas. En segundo lugar, la competencia por el agua con las gramíneas no fue factor limitativo importante para el establecimiento de plántulas, y menos aún de los rebrotes vegetativos, los cuales están conectados con las plantas adultas. Durante la estación seca las plántulas restringieron estrictamente el intercambio de gases a través del control estomático, mientras que los propágulos vegetativos mantuvieron tasas comparables a las de la época de lluvias, e incluso significativamente superiores a las de los adultos, lo cual indica un comportamiento de los rebrotes del tipo encontrado en plantas parásitas (Montilla et al. 1989; Goldstein et al. 1989b), actuando como sumideros de agua, nutrientes y carbono. El experimento de desconexión corroboró claramente el carácter parasítico de los propágulos vegetativos en términos de su dependencia exclusiva de la planta madre en cuanto al suministro de agua y nutrientes. Asimismo, permitió verificar la alta capacidad de recuperación de las plantas desconectadas, encontrándose que al cabo de dos meses, una buena parte (aproximadamente la mitad sobrevive la desconexión) desarrolló raicillas, lo cual les otorgó la capacidad de comportarse como individuos fisiológicamente independientes. Por otra parte, la ocurrencia de períodos cortos de déficit hídrico durante la estación lluviosa (“veranitos”) podría limitar el establecimiento de plántulas (Franco et al. 1996a). Nardoto et al. (1998) y Kanegae et al. (2000) reportan que estos “veranitos” son un factor considerable de mortalidad durante la fase de establecimiento de plántulas de *Kielmeyera coriacea* y *Bowdichia virgiliodes* en el Cerrado.

Un factor que pudo contribuir al éxito del establecimiento de las plántulas de *P. rigida*, favoreciendo su condición hídrica, es su patrón de distribución espacial, el cual es

marcadamente agregado alrededor de los árboles adultos de su misma especie. Los adultos a su vez, frecuentemente, se encuentran bajo el dosel de otras especies de árboles típicos de la sabana que tienen un mayor porte, tales como *Byrsonima crassifolia* y *Bowdichia virgiliodes*, formando pequeñas aglomeraciones de leñosas ó micro-islas arboladas en la matriz graminosa. Este tipo de repartición espacial de las plántulas de *P. rigida* sugiere un marcado efecto nodriza en su patrón de regeneración, que podría estar relacionado con condiciones edáficas y microclimáticas más favorables bajo el dosel establecido de los árboles adultos. En efecto, las condiciones microambientales encontradas en plántulas localizadas bajo sombra muestran que la diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV) puede ser entre 0,2 y 0,6 KPa más baja que a campo abierto. Por otra parte, el contenido relativo de agua del suelo (CRA) de los horizontes superficiales (entre 10 y 40 cm de profundidad) no evidenció diferencias pronunciadas entre campo abierto y bajo sombra durante la época de lluvias (entre 1 y 3 % mayor bajo la sombra, para los 10 y 40 cm respectivamente). Sin embargo, a medida que avanzó la época seca, las diferencias entre plena exposición y bajo sombra se acentuaron de manera significativa, encontrándose por ejemplo, a 10 cm de profundidad, un CRA 2 % más alto en la sombra, mientras que a 40 cm de profundidad, el CRA puede ser hasta 10 % mayor bajo cubierta en comparación con muestras tomadas a campo abierto.

Otro factor que eventualmente podría estar participando en propiciar condiciones hídricas favorables alrededor de los árboles establecidos, es la redistribución hidráulica del agua del suelo por las raíces de los árboles. Este fenómeno conocido como levantamiento hidráulico, consiste en que las raíces profundas de los árboles actúan como un puente, moviendo agua durante la noche desde las capas profundas del suelo a las capas superficiales que tienen un potencial hídrico menor, seguido por la reabsorción de esa agua durante el día por las raíces superficiales, lo cual en teoría ayudaría a soportar la transpiración durante la estación seca (Caldwell & Richards 1989). Los estudios pioneros sobre este proceso fueron realizados en *Prosopis tamarugo*, un árbol pequeño propio de la región del desierto de Atacama al norte de Chile (Mooney et al. 1980). Sin embargo, el levantamiento hidráulico no necesariamente ocurre en ambientes áridos y semiáridos donde el déficit hídrico crónico prevalece, pudiendo ser importante en ambientes relativamente másicos que están sujetos a déficit hídrico periódico (Dawson 1993). Otro aspecto importante es que las plantas vecinas a los árboles que realizan el levantamiento hidráulico pueden usar una proporción significativa de esta fuente de agua, lo cual les permite amortiguar de manera efectiva los efectos de la sequía sobre su

desempeño y crecimiento (Dawson 1993). La ocurrencia del levantamiento hidráulico y el flujo reverso han sido demostrados para especies arbóreas de ambientes estacionalmente secos en Kenia, el Occidente de Australia y en el Cerrado Brasileño (Burgess et al. 1998; Scholz et al. 2002).

En síntesis, encontramos que los propágulos de las especies estudiadas tienen un patrón de intercambio de gases poco restrictivo de las pérdidas transpiratorias durante la época de lluvias, lo cual sugiere poca competencia con las gramíneas por el agua de los horizontes superficiales del suelo. Estos resultados, a su vez, sugieren que las limitaciones para el crecimiento de las plántulas durante el período de lluvias estarían dadas, principalmente, por su capacidad intrínseca de asimilar carbono y por las condiciones microambientales (ejm. disponibilidad de luz y nutrientes) del sitio donde germinaron.

4.2 Relaciones Hídricas

4.2.1 *Potencial hídrico foliar*

Diferentes estudios ecofisiológicos sobre el componente leñoso de la vegetación de sabanas alrededor del globo, concuerdan en señalar que a pesar de la marcada estacionalidad en el patrón de precipitación y en la demanda evaporativa del ambiente que caracteriza estos ecosistemas, el potencial hídrico de las especies siempreverdes permanece prácticamente constante durante todo el año, indicando que estas plantas deben tener acceso al agua del subsuelo durante la época seca (Medina 1982; Sarmiento et al. 1985; Knoop & Walker 1985; Myers et al. 1997; Le Roux & Bariac 1998).

Los resultados encontrados en el presente trabajo en relación a los potenciales hídricos medidos en el campo en los individuos adultos de ambas especies muestran efectivamente que no existieron cambios estacionales significativos en parámetros como los potenciales máximos (medidos al amanecer) y en el potencial promedio del día, lo cual apoya la hipótesis de que estas plantas tienen acceso al agua freática durante la estación seca. Incluso los potenciales máximos (medidos al amanecer) presentaron valores más altos (menos negativos) durante la época seca. El potencial hídrico medido antes del amanecer ó potencial de base (Ψ_{pd}), ha sido utilizado extensamente como una medida substituta de la disponibilidad de agua en el suelo, basado en la suposición de que la rehidratación de las hojas es lo suficientemente rápida para que el potencial hídrico

medido antes del amanecer sea igual al de la interfase suelo – raíz (Le Roux & Bariac 1998). Por el contrario, en los estadios juveniles de ambas especies, los patrones estacionales de los potenciales hídricos indican que fueron afectados marcadamente con la entrada de la estación seca. En las plántulas de *P. rigida* ocurrió una disminución significativa del potencial hídrico promedio, mínimo y máximo, dada la relativa superficialidad de su sistema radicular durante la fase de establecimiento. En los rebrotes jóvenes de *C. silvestris*, aunque los potenciales promedio y mínimo fueron significativamente menores durante la estación seca, los potenciales máximos no presentaron una caída tan marcada, no habiendo diferencias significativas entre épocas, lo cual corrobora su dependencia en el abastecimiento de agua de las plantas adultas. En los Llanos de Venezuela los individuos adultos de *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia*, no muestran cambios estacionales ni del potencial hídrico de base ni del potencial hídrico mínimo (Goldstein et al. 1986). De igual modo, los potenciales de base más negativos en estas dos especies se registran durante la estación lluviosa, cuando la disponibilidad de agua en los horizontes superficiales del suelo es mayor. Probablemente el cierre estomático nocturno en algunas especies no es total durante ese período climático (Labouriau et al. 1963; Valio et al. 1966 citados en Goldstein et al. 1986), impidiéndose por lo tanto alcanzar un equilibrio en el continuo suelo – planta, bajo condiciones en que la atmósfera no esta saturada de agua. Por ejemplo, en el Cerrado, para una especie arbórea como *Terminalia argenta*, cursos de intercambio de gases realizados con porómetros de presión a lo largo de 24 horas, mostraron que el cierre estomático no es completo durante la noche (Valio et al. 1966 citados en Medina 1982). En las dos especies estudiadas y para ambos estadios (adultos y juveniles) encontramos que el cierre estomático nocturno no es completo. En el caso de las plántulas de *P. rigida* la tasa de transpiración durante la noche fue baja ($0,4 \pm 0,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), pero en los rebrotes jóvenes de *C. silvestris* puede alcanzar valores relativamente altos durante ambas épocas (hasta de $1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), bajo condiciones donde la DPV llega a niveles alrededor de 0,8 KPa. El significado de esta respuesta es difícil de comprender en términos de un uso eficiente del agua disponible en el suelo, en un ambiente como la sabana, donde las capas superficiales del perfil se deshidratan de manera pronunciada a lo largo del día. El acceso al agua freática por las raíces de los árboles adultos y la posibilidad de que exista redistribución hidráulica durante la noche, podrían contribuir a rehumedecer el suelo alrededor de las raíces superficiales, determinando en

circunstancias de cierre estomático incompleto y una atmósfera no saturada, tasas pequeñas, pero detectables de transpiración.

En las sabanas del norte de Australia, el potencial de base de las leñosas es alto en la estación húmeda y declina a medida que la sequía avanza, en función de la disminución del contenido de agua en el suelo y del contenido de agua en la atmósfera (incremento de la DPV). En ocho especies arbóreas de la región de Darwin (territorio del norte de Australia), el Ψ_{pd} de árboles maduros (10 – 15 m de alto), varió entre $-0,02$ MPa en la estación húmeda y $-1,5$ MPa en la estación seca. Para los árboles más pequeños, la disminución en el Ψ_{pd} fue mayor, registrándose valores mínimos durante la estación seca tan bajos como $-2,5$ MPa (Duff et al. 1997). De igual modo, en *Eucalyptus tetradonta* (una de las dos especies dominantes del dosel que aporta más del 80 % de la biomasa en pie de estas sabanas), el impacto de la estación seca sobre el estatus hídrico del árbol disminuyó a medida que el tamaño del árbol se incrementó, lo cual sugiere una relación estrecha entre la altura del árbol y la profundidad del sistema radicular (Eamus & Prior 2001).

La disminución en la disponibilidad de agua a través de la estación seca se vio reflejada también en la disminución del potencial hídrico del mediodía (potencial mínimo, Ψ_{Lmin}). En las especies estudiadas (juveniles y adultos), el Ψ_{Lmin} disminuyó significativamente durante la época seca. Por otra parte, en los adultos, el valor del Ψ_{Lmin} que se registró durante las dos épocas, mostró claras diferencias en las propiedades hídricas de ambas especies, que pueden estar relacionadas con la profundidad del sistema radicular. En *P. rigida*, la relativa constancia de los diferentes parámetros hídricos a lo largo del año, indica su carácter freatófito, presentando valores Ψ_{Lmin} significativamente mayores durante ambas estaciones que en *C. silvestris*. Goldstein et al. (1986), por ejemplo, señalan que *Casearia silvestris* experimenta variaciones estacionales marcadas en el potencial hídrico foliar, lo cual sugiere que su sistema radicular debe ser relativamente superficial. Medina & Francisco (1994), mostraron para *Curatella americana* y *Godmania macrocarpa*, en una sabana estacional en Venezuela, que los potenciales tanto de base como mínimos de ambas especies disminuyen en la época seca, siendo más pronunciada esta tendencia en la especie decidua, *G. macrocarpa*. En el Cerrado Brasileño, el Ψ_{pd} de *Roupala montana* (especie siempreverde), permanece sin grandes variaciones entre épocas, pudiendo alcanzar el Ψ_{Lmin} valores cercanos a $-2,0$ MPa en ambas estaciones (Franco 1998). En especies arbóreas de ambientes estacionalmente secos, en Costa Rica, Borchert (1994 a, b) observaron valores de Ψ_{Lmin} tan bajos como –

4,0 MPa. Para diferentes especies de árboles de las sabanas del norte de Australia, el potencial hídrico del mediodía alcanzó valores hasta de $-3,0$ MPa en los árboles más pequeños y $-2,5$ MPa en los más altos (Myers et al. 1997; Prior et al. 1997a,b).

El patrón estacional de las relaciones hídricas del componente gramíneo y arbustivo en sabanas del este de África (Kenia), se caracteriza por una fuerte variación entre estaciones en los potenciales hídricos tanto de base como mínimos de las gramíneas, mientras que en las leñosas las oscilaciones son ínfimas, implicando que éstas tienen acceso al agua en los horizontes profundos del suelo (Hesla et al. 1985). Por otro lado, en sabanas del oeste de África, en la reserva de Lamto, en la Costa de Marfil, el patrón estacional de las relaciones hídricas encontrado en una especie de gramínea, *Hyparrhenia diplandra*, y en dos especies arbustivas deciduas, *Crossopteryx febrifuga* y *Cussonia barteri*, evidenció que la gramínea y una de las especies arbustivas (*C. febrifuga*) utilizaron agua de los horizontes superficiales del suelo, presentando cambios pronunciados de los potenciales de base y mínimos, en comparación con *C. barteri*, cuyos potenciales siempre permanecieron más altos estacionalmente. Los autores señalan, que estos resultados evidencian una competencia potencialmente significativa entre especies leñosas y gramíneas por el recurso hídrico del suelo, que pone de manifiesto la simplificación que implica el modelo de separación de nicho árbol – gramínea para documentar los patrones reales de uso de agua en las sabanas (Le Roux et al. 1995; Le Roux & Bariac 1998). Ciertamente, estudios recientes, indican la complejidad de los patrones de uso de agua y de las fuentes de agua utilizadas por el componente leñoso en el Cerrado Brasileño, encontrando, en general, para las especies estudiadas, que las siempreverdes tienden a depender, más, del agua de los horizontes superficiales del suelo que las deciduas (Jackson et al. 1999). Esta aparente contradicción entre el patrón fenológico foliar y las fuentes de agua en el suelo, sugieren que los procesos relacionados con el momento de cambio y producción de nuevas hojas en las leñosas, podrían estar asociados, en mayor medida, a respuestas intrínsecas de las especies en relación a su economía de nutrientes (costos de producción; tasas metabólicas), que a la disponibilidad de agua.

En sabanas del norte de Australia, el Ψ_{pd} más bajo registrado en juveniles de una especie de árbol deciduo, *Terminalia ferdinanda*, fue de $-1,2$ MPa, al comienzo del período de caída de las hojas en la estación seca (Prior et al. 1997b). Al mismo tiempo, el Ψ_{pd} de juveniles de una especie simpátrida de árbol siempreverde, *Eucalyptus tetradonta*, fue de $-0,5$ MPa, y continuó decreciendo hasta un mínimo de $-2,5$ MPa al final de la

estación seca (Prior et al. 1997a). De este modo, la especie siempreverde tuvo por un lado mayor capacidad de extraer agua de un suelo progresivamente más seco (posiblemente debido a raíces más profundas) y de retener hojas funcionales a Ψ_{pd} más bajos. En árboles adultos también el Ψ_{pd} al comienzo de la estación seca tendió a ser menor en las especies deciduas y semideciduas que en las especies siempreverdes (Myers et al. 1997).

En términos comparativos con la sabana, los potenciales hídricos alcanzados por árboles del bosque seco tropical son más bajos, en ambos tipos de especies, siempreverdes y deciduas (Sobrado 1986). Para una localidad de bosque seco, en Venezuela, la disminución de los potenciales hídricos a medida que avanza la sequía fue más rápida en especies deciduas, las cuales pierden sus hojas hacia la mitad de la estación seca, mientras que, en especies siempreverdes se alcanza el mismo Ψ_{pd} (-2,8 MPa) dos meses más tarde (Sobrado 1986). Para bosques secos en Costa Rica, Borchert (1994c) reporta una variedad de respuestas estacionales de las relaciones hídricas dentro de especies de árboles (ya sean siempreverdes ó deciduos) con diferentes densidades de madera, encontrándose que, en general, los potenciales hídricos mínimos fueron menores en los de maderas duras. Estos trabajos, resaltan la complejidad de los patrones de usos de agua y las precauciones que deben tenerse cuando se hacen caracterizaciones de estos patrones sobre la base de estudios fenológicos solamente (Eamus & Prior 2001).

4.2.2 Componentes del potencial hídrico foliar

El potencial hídrico de una planta es la suma de tres componentes principales: el potencial osmótico, el potencial de turgencia y el potencial matriz. Este último es generalmente de valores muy pequeños y por lo tanto se ignora. En el punto de turgencia total, el potencial osmótico negativo compensa el potencial de turgor positivo, de tal manera que se produce un potencial hídrico de cero. En el punto de potencial de turgor cero, el potencial osmótico es igual al potencial hídrico. Cuando la turgencia es igual a cero, el crecimiento de la planta es nulo (Tyree & Jarvis 1982).

Las diferencias observadas en los patrones del potencial hídrico foliar de *P. rigida* y *C. silvestris*, se interpretaron en base a los componentes del mismo, estimados a través de curvas presión – volumen (Tyree & Hammel 1972).

Los menores valores promedio del potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100}) y en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) en *C. silvestris* comparado con *P. rigida*, demuestran que la primera es una especie más tolerante a déficits hídricos (Tablas 2 y 4; Figura 24).

Asimismo, el carácter evasor al déficit hídrico encontrado en *P. rigida*, se corrobora, con la invariabilidad estacional de sus potenciales osmóticos, mientras que en *C. silvestris*, la capacidad de osmorregulación aumentó significativamente (sobretudo en los individuos adultos) a medida que avanzó la sequía, lo cual le permite mantener el turgor en las horas de máxima demanda evaporativa, incluso durante la estación seca. Ambas estrategias, representan mecanismos contrastantes de resistencia al déficit hídrico, en donde *P. rigida* se caracteriza por ser una especie claramente evasora del estrés hídrico a través de la inversión de los asimilados en la construcción de un sistema radicular profundo, mientras que *C. silvestris*, presenta mecanismos de tolerancia a la sequía controlados parcialmente por el ajuste osmótico. Goldstein et al. (1986), señalan que no todas las especies siempreverdes estudiadas por ellos, en los llanos occidentales de Venezuela, pueden mantener el mismo grado de constancia estacional en sus potenciales hídricos, lo cual indica que hay toda una gama de respuestas dentro del mismo grupo funcional (Sarmiento 1996). *Casearia silvestris*, por ejemplo, experimentó variaciones estacionales marcadas en el potencial foliar y posee potenciales osmóticos en el punto de pérdida de turgor menores, mientras que *Bowdichia virgiliodes* fue la más evasora, presentando el Ψ_{π}^0 mayor. *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia* podrían ser consideradas especies intermedias no solamente en los valores de los componentes del potencial hídrico foliar, sino también en las oscilaciones diarias del Ψ_L que midieron en el campo. Los individuos adultos de *P. rigida*, presentaron valores de sus potenciales tanto máximos como mínimos, similares a los de *B. virgiliodes*, lo cual la ubica hacia el extremo más evasor del mencionado gradiente.

Los valores de Ψ_{π}^{100} y Ψ_{π}^0 reportados en este trabajo se hallan dentro del rango encontrado para diferentes especies de leñosas de sabanas tropicales, donde presiones de turgencia positivas son mantenidas hasta valores de Ψ_L entre $-1,7$ MPa y $-2,7$ MPa (Meinzer et al. 1983; Myers et al. 1997; Le Roux & Bariac 1998). Potenciales osmóticos menores se encuentran en especies arbóreas del bosque seco tropical (800 – 900 mm de precipitación anual), pudiendo alcanzar Ψ_{π}^0 muy bajos ($-3,3$ MPa – $4,1$ MPa) en especies siempreverdes (Sobrado 1986; Olivares & Medina 1992). Estos bajos Ψ_{π}^0 permiten a las hojas mantener la turgencia a los bajos Ψ_L prevalecientes en estos ambientes secos.

El ajuste osmótico inducido por la sequía como el encontrado en *C. silvestris*, ha sido demostrado en un amplio rango de especies (Morgan 1984), incluyendo juveniles de árboles de la sabanas. Por ejemplo, juveniles de *Eucalyptus tetradonta* y *Terminalia ferdinandiana*, en el territorio norte de Australia, incrementan su capacidad de

osmorregulación con el advenimiento de la sequía (Prior & Eamus 1999). Este ajuste osmótico permitió a los juveniles mantener la turgencia durante la noche y el día la mayor parte del año. Sin embargo, puede ocurrir pérdida de turgencia durante el día a finales de la estación seca. Al contrario, en adultos de estas especies y otras cinco, no se detectó este mecanismo (Myers et al. 1997). Igualmente, no se encontró ajuste osmótico durante la época seca en las especies de árboles siempreverdes de los Llanos Occidentales de Venezuela estudiadas por Goldstein & Sarmiento (1987), en donde hubo pocos cambios estacionales en sus Ψ_L , y los potenciales mínimos estuvieron casi siempre por encima del Ψ_π^0 . Para los bosques secos en Venezuela, los cuales reciben menos precipitación que las áreas de sabana, los valores de Ψ_{pd} pueden alcanzar hasta $-3,0$ MPa en especies tanto siempreverdes como deciduas. Sin embargo, antes del amanecer, la turgencia siempre fue positiva en las especies siempreverdes, debido a que concomitantemente disminuyó el potencial osmótico (Sobrado 1986).

Por otra parte, las propiedades osmóticas y estructurales de los tejidos en los estadios juveniles de *P. rigida* mostraron características particulares que denotan estrategias de mantenimiento de la turgencia diferentes entre adultos y jóvenes. Las plántulas, al igual que los adultos, no mostraron cambios estacionales en el componente osmótico del potencial hídrico. Sin embargo, la elasticidad de las paredes celulares en las plántulas es hasta cuatro veces mayor que en los adultos (Tabla 4), lo cual les permite una lenta disminución de la turgencia a medida que pierden agua. Esta propiedad se puede visualizar también a través de la diferencia entre el Ψ_π^{100} y Ψ_π^0 ($\Psi_\pi^{100} - \Psi_\pi^0$), y el contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor (CRA°), parámetros que se relacionan con el volumen de agua que puede ser perdido durante los períodos secos antes de perder turgencia, una característica estrechamente asociada con la tolerancia plasmática a altas tensiones en el xilema (Tyree & Jarvis 1982). En las hojas de las plántulas de *P. rigida*, la $\Psi_\pi^{100} - \Psi_\pi^0$ fue significativamente mayor y el CRA° significativamente menor que en los adultos para ambas épocas, lo cual está relacionado con potenciales osmóticos a plena turgencia mayores (mientras que el Ψ_π^0 alcanza valores similares que en las hojas de las adultas) y paredes celulares más elásticas. En este sentido, para diferentes especies de árboles siempreverdes de las sabanas estacionales en Venezuela (*Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia*, *Casearia silvestris* y *Bowdichia virgiliodes*), se encuentra que el potencial osmótico a saturación en las hojas jóvenes que se están expandiendo es mayor que en las hojas maduras (Meinzer et al. 1983). Asimismo, en especies arbóreas de bosque seco, la presión osmótica del

jugo vacuolar de las hojas se incrementa desde las hojas jóvenes a las adultas y desde la época de lluvias a la época seca (Olivares & Medina 1992).

En contraste, los rebrotes de *C. silvestris* se comportaron de manera muy parecida a los adultos a los cuales se encuentran interconectados con respecto a sus propiedades osmóticas, por cuanto también aumenta su capacidad de ajuste osmótico hacia la época seca. Durante la época de lluvias, en ambos, rebrotes e individuos adultos, la elasticidad de las paredes celulares y el CRA^o fueron similares, en tanto que, en la época seca, los juveniles tendieron a aumentar la elasticidad de las paredes celulares mientras que en los adultos ocurrió lo contrario. Una mayor rigidez de las paredes celulares en los adultos aumentaría el gradiente de potenciales hídricos entre la planta y el suelo, lo cual favorecería la absorción y el transporte de agua hasta las hojas. Estrategias similares a esta, han sido reportadas para especies de árboles propias de ambientes con déficits hídricos prolongados y valores de potencial de agua del suelo muy bajos, como en los manglares. En algunas especies (*Rhizophora mangle*, *Conocarpus erectus* y *Coccoloba uvifera*), durante los meses con concentraciones de sal mayores en el agua intersticial, se produjo un aumento en la rigidez de las paredes celulares, lo cual indujo la pérdida de turgencia de los tejidos foliares durante 3 a 5 horas diarias (Goldstein et al. 1989a). Al igual que sucede con *C. silvestris*, en las especies de árboles de la sabana del territorio norte de Australia estudiadas por Myers et al. (1997), la magnitud en la cual la turgencia puede ser mantenida a bajos potenciales hídricos, está asociada más con el componente osmótico del Ψ_L (Ψ_{π}^{100} más negativo) en vez de una mayor elasticidad de los tejidos. El intervalo de valores de la elasticidad de las paredes celulares encontrada en *P. rigida* y *C. silvestris* (ϵ : 5,3 – 19,4 MPa) es similar al encontrado en las especies arbóreas de las sabanas del norte de Australia (ϵ : 2,4 – 14 MPa; Myers et al. 1997) ó en las sabanas de África Occidental (ϵ : 4 – 12 MPa; Le Roux & Bariac 1998), siendo éstas más elásticas que las encontradas por ejemplo, en especies de *Eucalyptus* de áreas semiáridas (ϵ : 24 – 28 MPa; Clayton-Greene 1983).

En las especies estudiadas $\Psi_{\pi}^{100} - \Psi_{\pi}^0$ se encuentra en un intervalo desde valores bajos (0,2 – 0,3 MPa) en los adultos de *P. rigida*, hasta valores relativamente altos en las plántulas de *P. rigida* (0,5 – 0,6 MPa) y en *C. silvestris* (0,5 – 0,8 MPa). Estos valores se ubican dentro del nivel reportado para diferentes especies de árboles siempreverdes de la sabana (0,1 – 0,4 MPa), especies arbustivas tolerantes a la sequía (0,8 MPa), especies arbóreas, tanto deciduas como siempreverdes, del bosque seco tropical (0,3 – 0,8), y

especies deciduas (0,5 MPa) de bosques templados en Europa (Roberts & Knoerr 1977; Hinckley et al. 1980; Meinzer et al. 1983; Sobrado 1986; Olivares & Medina 1992).

En general, los mecanismos de resistencia al déficit hídrico encontrados en las especies estudiadas podrían calificarse como de evasión en la especie freatófita, *P. rigida*, y de tolerancia en la especie con el sistema radicular más superficial, *C. silvestris*. Durante la etapa del establecimiento, las plántulas de *P. rigida* conservan la inherente invariabilidad estacional del componente osmótico del potencial hídrico observada en los adultos, basándose sus mecanismos de resistencia durante la época seca en un control estricto de las pérdidas de agua por transpiración y mantenimiento de la turgencia a través de paredes celulares elásticas. Por otra parte, la turgencia pudo ser mantenida en la época de lluvias durante la mayor parte del día (eventualmente puede alcanzarse potenciales por debajo del punto de pérdida de turgencia en las horas de máxima demanda evaporativa), mientras que en la época seca el Ψ_{pd} se encuentra cercano al Ψ_{π}^0 para los diferentes cursos de medición realizados. Esto determina que durante la estación seca la expansión foliar, si ocurre, estaría confinada a las horas de la noche o muy temprano en la mañana. Aunque en este trabajo no se hizo un seguimiento demográfico de las hojas de las plántulas, fue evidente que en algunos de los individuos que logran sobrevivir la estación seca, se produce la pérdida total de las hojas, para luego brotar nuevos folíolos con el comienzo de las lluvias. En cuanto a los rebrotes jóvenes de *C. silvestris*, éstos poseen las mismas características en sus relaciones hídricas que los parientes adultos a los cuales se encuentran conectados, con respecto a su mayor tolerancia a deficiencias en la disponibilidad de agua. La dependencia de los adultos, les permite a los propágulos vegetativos utilizar el agua de manera irrestricta incluso durante la época seca manteniendo la turgencia de sus hojas (sólo eventualmente se alcanza el Ψ_{π}^0 en las horas de mayor demanda evaporativa en la época seca), lo cual les permitiría mantener tasas positivas de expansión foliar durante la estación desfavorable.

4.3 Respuesta Fotosintética

4.3.1 Patrón estacional de las tasas de asimilación de carbono

La posibilidad de acceder a fuentes de agua en el subsuelo a lo largo del año, determina, que la capacidad de asimilar carbono de las especies estudiadas, no se vea afectada, marcadamente, por las condiciones de déficit hídrico que caracterizan la época seca. Las tasas de asimilación de CO₂, tanto promedio como máximas, de los individuos adultos, de ambas especies, son comparables, y aunque presentan la tendencia a ser mayores durante la época húmeda, estadísticamente no se detectaron diferencias significativas ($P < 0,05$) entre estaciones. En este sentido, Medina & Francisco (1994) reportan para *Curatella americana*, que las tasas máximas de fotosíntesis no cambian de manera pronunciada en hojas adultas entre la estación lluviosa y la seca (entre 9,5 y 8,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mientras que, en *Godmania macrocarpa*, especie de árbol decíduo, las tasas máximas de fotosíntesis difieren grandemente entre estaciones, decreciendo desde 14 a 5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ entre la época de lluvias y seca respectivamente. Para *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia*, Sarmiento et al. (1985), describen bajo condiciones controladas, la relación entre la tasa de asimilación de CO₂ (A) y la conductancia estomática (Gs), encontrando que a valores de Gs por encima 250 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, la asimilación se hace constante e independiente de la conductancia foliar, alcanzándose tasas máximas entre 5,5 – 6,8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 6,8 - 8,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para *C. americana* y *B. crassifolia* respectivamente. En base a este resultado, y a la Gs medidas por ellos en el campo (las cuales no disminuyeron por debajo de 167 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), los autores concluyen que las tasas de asimilación no deben disminuir drásticamente, incluso en hojas expuestas a los altos valores de DPV típicamente registrados durante la estación seca.

La relativa constancia estacional en las relaciones hídricas y de carbono encontrada en especies siempreverdes de raíces profundas de las regiones de sabanas de Brasil y Venezuela, se asocia a las condiciones climáticas y la capacidad de almacenamiento de agua de los suelos en estas áreas (Medina 1986).

Durante la fase de establecimiento, las plántulas de *P. rigida* presentan tasas de fotosíntesis promedio y máximas inferiores a los rebrotes de *C. silvestris*, pudiéndose apreciar en las plántulas el efecto notable de la sequía sobre la capacidad de asimilar carbono. Los propágulos vegetativos se comportan de manera similar a los adultos a los cuales se encuentran interconectados, sin mostrar disminución en los promedios de sus

tasas fotosintéticas debido al déficit hídrico. Estas diferencias en las tasas de asimilación entre los propágulos de ambas especies, están claramente relacionadas con las ventajas adaptativas que representan los rebrotes, al estar conectados a sus congéneres adultos, los cuales le proveen de agua y nutrientes durante el período desfavorable. Por otra parte, las menores tasas de asimilación presentadas por las plántulas de *P. rigida*, durante la época de lluvias, probablemente estén asociadas con la cantidad inferior de radiación interceptada y su menor contenido de nitrógeno foliar, más que por limitaciones de tipo estomático, ya que la conductancia estomática, tanto máxima como promedio, durante período húmedo, indica muy pocas restricciones al intercambio de gases. A través de curvas AC_i se ha determinado que las limitaciones estomáticas para la fotosíntesis en plantas C_3 se encuentran en un intervalo entre 10 y 40 % (Taiz & Zeiger 1991). La limitación estomática relativa en las plántulas de *P. rigida* estuvo alrededor del 18 % en la época de lluvias, lo cual nos confirma que para esta especie, durante la fase de establecimiento, las restricciones estomáticas son comparativamente pequeñas.

Las plántulas de *P. rigida*, bajo las condiciones naturales de sombra a las que están expuestas en el campo, presentaron una tasa de asimilación promedio diaria, durante la época húmeda, equivalente, aproximadamente, a un 23 % de la tasa medida en condiciones experimentales de plena exposición. El efecto de la menor cantidad de radiación interceptada, sobre la respuesta fotosintética de las plántulas, se evidenció también, a través de las curvas de saturación de luz, las cuales arrojan puntos de saturación menores ($300 - 400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en comparación con los individuos adultos que tienen sus hojas totalmente expuestas ($600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Este comportamiento indica que su capacidad de asimilación puede estar limitada por las condiciones relativamente sombreadas de su nicho de regeneración. Por otra parte, los altos valores de G_s registrados durante la época húmeda, permitirían mantener una alta relación C_i/C_a , maximizándose así la respuesta fotosintética durante los períodos de iluminación directa. En el Cerrado, juveniles de *Kielmeyera coriacea* y *Bowdichia virgilioides* bajo el dosel de gramíneas y árboles, presentan tasas de asimilación entre 30 y 80 % menores que hojas totalmente expuestas (Nardoto et al. 1998; Kanegae et al. 2000). Estos autores, concluyen, que el sombreado producido por el dosel establecido es uno de los mayores limitantes para el crecimiento de las plántulas.

Estudios recientes sobre el comportamiento fotosintético de especies tanto herbáceas como leñosas de sabanas tropicales en América, África y Australia, muestran que las tasas de asimilación tienden a ser mayores en la estación húmeda, mientras que

en la estación seca, usualmente son más altas por la mañana que en la tarde (Le Roux & Mordelet 1995; Sobrado 1996; Eamus & Cole 1997; Prior et al. 1997a, Franco 1998). Este comportamiento está en función de la disminución del contenido de agua en el suelo, del incremento de la diferencia de presión de vapor hoja – aire, y de temperaturas foliares supraóptimas (la temperatura foliar es frecuentemente mayor que la temperatura del aire, especialmente cuando la G_s es baja y el enfriamiento por transpiración es bajo). Para cuatro especies arbóreas de las sabanas Australianas (*Acacia auriculiformis*, *Acacia mangium*, *Acacia crassicarpa* y *Eucalyptus pellita*) se encontró que a medida que el contenido de agua del suelo y de la atmósfera disminuyen, se produce un aumento de las restricciones estomáticas, lo cual limita el abastecimiento de CO_2 a los cloroplastos. Esta tendencia se evidenció por la disminución de la relación entre la concentración de CO_2 interno (C_i) y el CO_2 ambiental (C_a), entre la mañana y la tarde durante la estación lluviosa (Eamus & Cole 1997). Tales cambios en la relación C_i/C_a son indicativos de limitaciones estomáticas para la fotosíntesis (Picon et al. 1996). Igualmente, para ocho especies arbóreas de las sabanas australianas que difieren en el grado de caducifolia, generalmente la relación C_i/C_a fue mayor en la estación de lluvias que en la seca, indicando menores limitaciones estomáticas para la fotosíntesis durante la época húmeda. A medida que aumentó la DPV hacia la estación seca disminuyeron concertadamente la C_i/C_a y la tasa de asimilación (Eamus et al. 1999). En *Roupala montana*, especie siempreverde del Cerrado, a pesar de tener acceso al agua del subsuelo durante la época seca, ocurre una reducción en la tasa fotosintética como resultado del cierre estomático parcial durante las horas de máxima demanda evaporativa, tanto en, la época de lluvias como en la época seca. Por otra parte, las tasas máximas de asimilación disminuyen en 45 % durante la época seca (Franco 1998).

Para las especies estudiadas en el presente trabajo, aunque a nivel estacional no se encontraron diferencias significativas ($P < 0,05$) en los promedios de asimilación (a excepción de las plántulas de *P. rigida*), es evidente, a nivel diario, una depresión de la respuesta fotosintética en las horas de máxima demanda evaporativa (usualmente al medio día), siendo más pronunciada esta tendencia durante la estación seca. En los cursos diarios, de medición de intercambio de gases, en las horas donde se conjugan alta radiación, alta temperatura foliar y alta DPV, se logran discernir claramente puntos en los cuales prevalecen limitaciones estomáticas (caída de la C_i/C_a) sobre la tasa de asimilación, y puntos donde la caída en la respuesta fotosintética es producto de un incremento de limitaciones de tipo mesofilar (aumento de la C_i/C_a) independientemente de

la reducida conductancia estomática. En estos últimos puntos, el descenso en las tasas de asimilación probablemente es el producto de una fotoinhibición momentánea debido a las altas cargas de radiación y altas temperaturas que ocurren al mediodía. Por otra parte, la temperatura foliar puede alcanzar niveles supra-óptimos para fotosíntesis, particularmente cuando la disponibilidad de agua en el suelo es baja y el enfriamiento transpiracional es reducido. En juveniles de *Eucalyptus tetradonta*, especie arbórea de las sabanas del norte de Australia, las altas temperaturas foliares (por encima de 35 °C) que se alcanzan a finales de la estación seca, son responsables de una reducción de aproximadamente un 16 % en las tasas de asimilación en las horas de la tarde en comparación con la mañana, independientemente de los cambios en el CO₂ intercelular (Prior et al. 1997a). Asimismo, en juveniles de *Terminalia ferdinandia*, especie decidua de las sabanas del norte de Australia, los cambios estacionales en las tasas de asimilación pueden ser atribuidos principalmente al cierre estomático, mas no así, las diferencias a nivel diario. Las altas temperaturas foliares (alrededor de 38 °C) y la alta DPV (4 – 4,5 KPa) son las responsables de la disminución de la asimilación y conductancia estomática registradas en las horas de la tarde en la transición entre la estación húmeda y la seca (Prior et al. 1997b). Goldstein & Sarmiento (1987), reportan la respuesta de la fotosíntesis a la temperatura para *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia*, encontrando óptimos de temperatura de 25 °C y 28 °C respectivamente. Estas temperaturas son varios grados más bajas que los promedios de temperatura del aire al medio día medidos en el campo. La curva de los óptimos de temperatura para la fotosíntesis es muy estrecha para ambas especies, con una diferencia de temperatura entre el óptimo y los puntos de compensación superior e inferior de aproximadamente 15 °C. Por encima del óptimo, la fotosíntesis neta disminuye marcadamente, y a 35 °C, la tasa de asimilación es el 50 % del máximo para cada especie. Estos autores señalan que tomando en cuenta el gran tamaño de la lámina foliar que presentan estas especies, bajo las condiciones de alta carga de radiación y alta temperatura del aire que prevalecen en la sabana, el enfriamiento por evaporación es necesario para mantener la asimilación de carbono cerca del óptimo para cada especie. En las especies estudiadas (ambos estadios) la temperatura foliar se encuentra estrechamente acoplada a la temperatura del aire (1 – 2 °C por encima de la temperatura del aire), alcanzándose eventualmente temperaturas foliares cercanas ó por encima de los 35 °C sobretodo durante la época seca.

La depresión del mediodía en la tasa de asimilación ha sido reportada en muchas especies, especialmente aquellas sujetas a alguna combinación de alta temperatura, alta

radiación y bajo contenido de agua en la atmósfera y en el suelo, tal como ocurre comúnmente en los ecosistemas estacionalmente secos (Eamus & Prior 2001). Las causas de tal disminución incluyen: inhibición de la asimilación por retroalimentación debido a la acumulación de carbohidratos (Foyer 1988), fotoinhibición (Pathre et al. 1998; Franco & Lüttge 2002), disminución de la eficiencia de carboxilación (Demmig-Adams et al. 1989; Pathre et al. 1998) y un incremento en la DPV (Fordyce et al. 1997). Es de esperarse que una interacción entre: temperatura, DPV y la densidad de flujo de fotones (DFF), de tal modo que se produzcan altos valores de estos últimos, determinen una reducción significativa de la tasa de asimilación (Eamus & Prior 2001).

En las especies estudiadas (ambos estadios), la depresión de la tasa de asimilación al medio día está claramente relacionada con un aumento de las restricciones estomáticas en las horas de máxima demanda evaporativa en función de la DPV, habiendo también, como se mencionó anteriormente, un comportamiento fotoinhibitorio bajo condiciones de alta DPV y DFF. Indicios de fotoinhibición momentánea a alta DFF se evidencian en las curvas de saturación de luz, sobretodo durante la época seca, por una disminución (aunque no significativa) en el rendimiento cuántico aparente y una caída abrupta en las tasas de asimilación por debajo del “*plateau*” de la curva, a intensidades de luz por encima de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

En áreas de clima monsonico al norte de la India y en el cerrado brasileño, estudios de campo en especies leñosas las cuales sufren de depresión en sus tasas de asimilación durante el medio día, muestran que la DPV aparece como el factor dominante en causar la disminución del mediodía en las tasas de asimilación. Por otra parte, datos de fluorescencia de la clorofila mostraron que estas especies tienen una gran capacidad de disipación segura del exceso de energía de excitación (Pathre et al. 1998; Franco & Lüttge 2002). Sin embargo, los resultados también sugieren que las pérdidas en la ganancia potencial de carbono debido a altos costos fotorrespiratorios, podrían imponer fuertes limitaciones al balance de carbono de las hojas de las especies de leñosas de la sabana (Franco & Lüttge 2002).

Otro factor que influencia las tendencias estacionales en la ganancia de carbono, es la edad foliar. Las hojas viejas tienden a tener una menor capacidad fotosintética y una menor capacidad de regular las pérdidas de agua (Sarmiento et al. 1985). A medida que envejecen las hojas, la tasa fotosintética disminuye en correlación con el decrecimiento del área foliar específica, de la concentración de nitrógeno y otros nutrientes (Eamus & Prior 2001). En el presente trabajo, para ambas épocas, las tasas fotosintéticas se

midieron en hojas jóvenes completamente expandidas (a excepción de algunas mediciones realizadas en individuos adultos de *C. silvestris* en el mes de Noviembre), por lo cual no fue posible detectar el efecto del envejecimiento sobre la tasa de asimilación en las mediciones estacionales realizadas. Por ejemplo, para *Curatella americana*, Sobrado (1996), encuentra las tasas de asimilación más bajas en las hojas jóvenes en expansión y en las hojas maduras senescentes. Sarmiento et al. (1985), postulan que las tasas fotosintéticas de las leñosas siempreverdes de la sabana están correlacionadas con la edad, con un máximo en las hojas jóvenes recientemente maduras (son la menos esclerófilas y tienen la mayor concentración de nitrógeno, fósforo y potasio) seguido por una declinación subsecuente. Tal declinación de la tasa fotosintética a lo largo de la estación de lluvias, cuando no hay problemas en la disponibilidad de agua, implica un balance entre la maximización de las ganancias de carbono y la optimización en el uso de nutrientes. Aparentemente, la disponibilidad de nutrientes constituye el mayor cuello de botella, y por lo tanto su translocación desde las hojas a los tallos se hace más importante para estas especies que conservar altas tasas fotosintéticas por un período más prolongado.

4.3.2 Ganancia de carbono y costos respiratorios

Durante la fase de establecimiento, aunque las tasas fotosintéticas por unidad de área foliar fueron mayores en los rebrotes de *C. silvestris*, a nivel de la relación Asimilación / Respiración de las hojas (A/R) y de la ganancia neta de carbono de la planta, ambas especies fueron equiparables. El análisis de las ganancias y pérdidas netas de carbono en las plántulas de *P. rigida*, muestra que los costos respiratorios durante el período de establecimiento fueron relativamente altos, invirtiéndose una fracción modesta de los carbohidratos producidos en la fotosíntesis por día, en el aumento de biomasa. Esto debe estar relacionado con su patrón arquitectónico, caracterizado por una relación raíz / vástago progresivamente mayor a medida que se desarrolla la planta, y por una actividad metabólica de las raíces superior a la de los vástagos, como lo demuestran sus tasas relativas de crecimiento. Distribución de los asimilados parecida a ésta, han sido reportadas para especies de crecimiento lento bajo condiciones limitadas de nutrientes, donde aproximadamente la mitad de los fotosintetatos producidos por día son respirados en el mismo período (Van der Werf et al. 1992 citados en Lambers et al. 1998). En los propágulos vegetativos de *C. silvestris*, la cantidad de carbono invertida en el crecimiento

fue aún más pequeña, habiendo una fracción substancial del balance de carbono diario que fue consumida y/o exportada de los rebrotes.

Las semejanzas funcionales entre plántulas y propágulos vegetativos en cuanto a sus ganancias y pérdidas netas diarias de carbono, indican que durante la época de lluvias, en la fase de establecimiento, las ventajas competitivas de la reproducción vegetativa no fueron evidentes. En ausencia de estrés hídrico, las plántulas tienen la ventaja de ser individuos fisiológicamente independientes, las cuales además presentan características fisiológicas superiores en cuanto a su funcionamiento fotosintético como son: una menor tasa de respiración en la oscuridad (aunque no significativa), una mayor eficiencia de carboxilación, una mayor eficiencia instantánea de uso de nitrógeno (EIUN) y una mayor área foliar específica (AFE). En cambio, los propágulos vegetativos son individuos fisiológicamente interdependientes con los adultos, lo cual acarrea que su balance de carbono esté determinado por el ingreso y egreso de los asimilados a través del sistema interconectado de los clones.

Por otra parte, las ventajas comparativas de los propágulos vegetativos durante la estación seca, se hacen evidentes en la A/R de las hojas, la cual resultó incluso superior en este período. La interconexión con los adultos, les permite a los rebrotes jóvenes de *C. silvestris* mantener un estatus hídrico comparable al encontrado en la estación húmeda (en términos del Ψ_{pd}), lo cual se ve reflejado en su capacidad de asimilación, a través de la invariabilidad estacional de las tasas promedio y máximas de fotosíntesis, EIUN, eficiencia de carboxilación y limitación estomática relativa. Sin embargo, un resultado derivado de las curvas AC_i , que parece contradictorio, es el incremento significativo de la limitación mesofilar relativa, producto de la caída marcada en la tasa máxima de fotosíntesis a C_i saturante presentada por los rebrotes jóvenes de *C. silvestris* en la época seca. Este resultado, pudo ser el producto de la conjunción de varios factores, entre los cuales: temperaturas supraóptimas para la fotosíntesis generadas en la cámara foliar (entre 30 y 40 °C; tomando en cuenta que la cámara utilizada no tiene control de temperatura), una respuesta fotoinhibitoria, dado el alto nivel de DFF al que estaban expuestas las hojas ($> 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), y embolismos en la columna de agua, dadas las altas tensiones ($< -2 \text{ MPa}$) a la que están sujetos los vasos del xilema en las condiciones de altos DPV ($> 2 \text{ KPa}$) comúnmente encontradas durante la época seca. Bajo estas condiciones, que pueden inducir estrés hídrico, la regulación descendente de A_{max} está asociada con la declinación en todos los componentes bioquímicos del proceso fotosintético (Lambers et al. 1998). Un proceso, que al parecer, es particularmente

sensible al decrecimiento en la turgencia y al incremento de las concentraciones osmóticas en los cloroplastos, es la fotofosforilación. El contenido de ATP de las hojas estresadas generalmente disminuye, y ésta probablemente es la causa del menor contenido (¿síntesis más lenta?) de RuBP en los cloroplastos, lo cual inhibe la fotosíntesis (Lawlor 1993).

Por otra parte, las plántulas de *P. rigida* mostraron una gran tolerancia al déficit hídrico en términos de su respuesta fotosintética, logrando mantener una A/R positiva (A/R= 1,9) a nivel de sus hojas bajo condiciones hídricas cercanas ó por debajo del punto de pérdida de turgencia. La eficiencia de carboxilación encontrada en las plántulas de *P. rigida* en condiciones de estrés hídrico, es comparable a la encontrada en especies propias de ecosistemas semiáridos (Tezara et al. 1998). Éstos autores indican para *Jatropha gossypifolia*, *Ipomoea carnea* (arbustos C₃ deciduos) y *Alternanthera crucis* (hierba C₄ decidua), eficiencias de carboxilación entre 0,03 y 0,09 mol m⁻² s⁻¹ bajo condiciones de déficit hídrico. En el Cerrado, plántulas de especies leñosas (*Dalbergia miscolobium*, *Anadenanthera falcata*, *Bauhinia rufa*, *Cybistax antisyphilitica* y *Serjania caracassana*) presentan bajos valores de potencial hídrico a los cuales la tasa fotosintética es cero (entre -2,4 y -3,9 MPa), indicando que estas plantas pueden resistir un estrés hídrico fuerte (Sato & Moraes 1992; Sasaki et al. 1997).

4.3.3 Contenido de nitrógeno foliar y eficiencia instantánea de uso de nitrógeno

Para los estadios juveniles de ambas especies se registró un mayor contenido de nitrógeno foliar durante la época seca. Esto puede estar relacionado con la síntesis y acumulación de solutos osmóticamente neutros, como prolina, lo cual puede minimizar el efecto de la exposición del sistema fotosintético a la disminución de los potenciales osmóticos y proteger las células y membranas contra el incremento en la concentración de iones (Lawlor 1993). Especies del bosque seco tropical (*Bauhinia megalandra*, *Erythroxylon densum* y *Tabebuia chrysantha*) son capaces de acumular, grandes cantidades de prolina durante la estación seca, lo cual puede ser utilizado como un indicador confiable de estrés hídrico en especies arbóreas de este ecosistema (Olivares & Medina 1992).

La capacidad fotosintética de las especies estudiadas, se encuentra dentro del rango reportado para otras especies de leñosas de sabanas tropicales y subtropicales (Tabla 6). Las tasas máximas de asimilación (6,2 – 11,2 μmol m⁻² s⁻¹) fueron comparativamente bajas en relación a las máximas reportadas para plantas C₃ (20 – 40

Tabla 6. Tasa máxima de asimilación de CO₂ (A_{max}) por unidad de área medidas en condiciones de campo ó laboratorio para algunas especies de leñosas de sabanas tropicales y subtropicales.

Especies	A_{max} (μmol m⁻² s⁻¹)	Lugar	Referencia
<i>Byrsonima crassifolia</i>	11,8	América del Sur	Medina (1982)
<i>Curatella americana</i>	12,6	América del Sur	Medina & Francisco (1994)
<i>Bowdichia virgiliodes</i>	9,2	América del Sur	Prado & Moraes (1997)
<i>Annona coriacea</i>	9,3	América del Sur	Prado & Moraes (1997)
<i>Bauhinia holophylla</i>	10,4	América del Sur	Prado & Moraes (1997)
<i>Caryocar brasiliense</i>	9,4	América del Sur	Prado & Moraes (1997)
<i>Kielmeyera coriacea</i>	10,5	América del Sur	Prado & Moraes (1997)
<i>Miconia albicans</i>	12,9	América del Sur	Prado & Moraes (1997)
<i>Roupala montana</i>	13,0	América del Sur	Franco (1998)
<i>Dalbergia miscolobium</i>	6,5	América del Sur	Sasaki et al. 1997
<i>Prosopis glandulosa</i>	20,0	América del Norte	Brown & Archer 1990
<i>Prosopis glandulosa</i>	16,0	América del Norte	Barnes & Archer 1999
<i>Burkea africana</i>	11,2	África	Cresswell et al. 1982
<i>Grewia flavescens</i>	9,4	África	Cresswell et al. 1982
<i>Ochna pulchra</i>	3,8	África	Cresswell et al. 1982
<i>Terminalia sericea</i>	7,0	África	Cresswell et al. 1982
<i>Eucalyptus tetradonta</i>	9,1	Australia	Eamus et al. 1999b
<i>Eucalyptus miniata</i>	17,0	Australia	Eamus et al. 1999b
<i>Terminalia Ferdinandia</i>	13,6	Australia	Eamus et al. 1999b
<i>Cochlospermum fraseri</i>	17,7	Australia	Eamus et al. 1999b

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Larcher 1995), pero están dentro del rango de valores reportados para especies de árboles siempreverdes de la zona templada ($6 - 12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Larcher 1995). La baja capacidad fotosintética parece estar asociada a las características de sus hojas, marcadamente escleromórficas y pobres en nutrientes (Sarmiento et al. 1985). Por otra parte, el grado de escleromorfía de las hojas (expresado como área foliar específica, AFE) de larga duración, se relaciona con las propiedades estructurales requeridas para soportar condiciones ambientales desfavorables. Un mayor espesor foliar (baja AFE), y bajas concentraciones de nitrógeno por unidad de peso, dan como resultado tasas bajas de fotosíntesis por unidad de peso en las especies siempreverdes (Lambers et al. 1998).

Los contenidos de nitrógeno foliar de las especies estudiadas se encuentran por encima del promedio de valores reportados para especies de árboles siempreverdes de climas tropicales estacionalmente secos ($10,1 \text{ mg/g}$) (Eamus & Prior 2001). Si los comparamos con los valores publicados para especies arbóreas de bosques lluviosos tropicales (Mooney et al. 1984), en el caso de *C. silvestris* (20 mg/g en los juveniles) son cercanos a los encontrados en especies bajo condiciones eutróficas (alrededor de 20 mg/g), mientras que en *P. rigida* ($14,5 \text{ mg/g}$ en los juveniles) tienden a tener un valor intermedio entre condiciones eutróficas y oligotróficas (alrededor de 8 mg/g).

Considerando los estadios juveniles de las especies estudiadas, se observa como en *C. silvestris*, su mayor capacidad fotosintética expresada ya sea por unidad de área ó por unidad de peso, está correlacionada con su mayor contenido de nitrógeno foliar (Figura 26). La relación entre la tasa fotosintética máxima por unidad de peso (A_{maxm}) y el contenido de nitrógeno foliar (mg/g) de ambas especies (ambos estadios), muestra una correlación lineal con una pendiente similar ($y = 3,02x + 65,87$) a la relación encontrada por Eamus & Prior (2001) para distintas especies de árboles, tanto siempreverdes como deciduos, de climas tropicales estacionalmente secos ($y = 3,60x + 85,29$), y a su vez, está dentro del rango observado en diversos tipos de ecosistemas naturales (pendiente entre $0,8 - 20,0$; Eamus & Prior 2001). Las diferencias en la capacidad fotosintética encontradas por Eamus & Cole (1997) para cuatro especies arbóreas de las sabanas australianas, fueron relacionadas con diferencias intrínsecas (genéticas) entre las especies, ya sea en la toma de nitrógeno y/o su asignación a las hojas.

En el caso de las plántulas de *P. rigida*, es evidente cómo a medida que aumentó el grado de escleromorfía de la hoja durante el desarrollo temprano de los individuos, concurrentemente disminuyó la concentración de nitrógeno foliar. Este tipo de relación, donde el contenido de nitrógeno disminuye con la reducción en AFE, ha sido ampliamente

reportado (Poorter & Evans 1998), encontrándose una caída en la tasa de asimilación con la declinación de AFE. En un análisis realizado para un conjunto de especies arbóreas de climas estacionalmente secos, las especies deciduas y siempreverdes tienden a ubicarse en los extremos de la relación entre la tasa máxima de asimilación y el AFE. Por lo general, las especies deciduas presentaron mayores tasas de fotosíntesis por unidad de peso, lo cual está relacionado por una mayor inversión total de nitrógeno en las hojas (Eamus & Prior 2001). El análisis de la relación entre la capacidad fotosintética y el área foliar específica en veinte especies de leñosas de la vegetación del Cerrado, bajo condiciones de campo, arroja que la tasa fotosintética máxima por unidad de peso (A_{\max}) y el AFE fueron estadísticamente diferentes entre las especies deciduas, las del Cerrado “*sensu stricto*” y las esclerófilas siempreverdes. Hubo un decrecimiento gradual de A_{\max} y AFE desde las especies deciduas a las esclerófilas siempreverdes. Las especies propias del Cerrado mostraron valores promedio intermedios entre las deciduas y las siempreverdes, indicando su carácter brevideciduo (Prado & De Moraes 1997). Los resultados de estos trabajos apoyan la interdependencia entre el grado de duración, estructura y atributos fisiológicos de las hojas, reportados por Reich et al. (1993) para un amplio rango de especies y formas de vida.

En cuanto a la relación entre la tasa fotosintética máxima y el contenido de nitrógeno foliar (conocida como eficiencia instantánea de uso de nitrógeno, EIUN), *C. silvestris* (ambos estadios) y *P. rigida* (adulta), presentan valores similares entre sí, sin variaciones estacionales significativas, lo cual indica, por una parte, que a pesar de sus diferencias en el contenido de nitrógeno foliar y AFE, la fracción de nitrógeno asignado a la maquinaria fotosintética es equiparable, y corrobora, de nuevo, que estas especies deben tener disponibilidad de agua en la época seca, de tal modo que su capacidad fotosintética no se vea afectada significativamente por el déficit hídrico. La EIUN (durante la época de lluvias) encontrada en las especies estudiadas ($89,0 - 118,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol N}^{-1} \text{ s}^{-1}$), es relativamente alta, en comparación con la reportada para otras especies de leñosas esclerófilas siempreverdes tanto de la sabana ($56,8 - 71,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol N}^{-1} \text{ s}^{-1}$; Medina & Francisco 1994) como de chaparrales de clima mediterráneo ($29,5 - 66,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol N}^{-1} \text{ s}^{-1}$; Field et al. 1983), siendo similar a la reportada para 23 especies de la Amazonia ($85 - 150 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol N}^{-1} \text{ s}^{-1}$; Reich et al. 1991). Evans (1989), señala, que a pesar de los altos coeficientes de correlación entre la fotosíntesis y el contenido de nitrógeno a través de diversas especies, hay una significativa variación en la capacidad fotosintética por unidad de nitrógeno. La EIUN varía de acuerdo a la disponibilidad de

nutrientes en los suelos, forma de vida, fenología y longevidad de las hojas (Evans 1989). Cuando se comparan diferentes especies, de forma de vida similar, del mismo hábitat, la variación algunas veces es pequeña, por ejemplo como en las anuales de desierto, ó puede ser significativa (ejm. gramíneas de dunas, árboles) (Evans 1989). Igualmente, cuando se hacen comparaciones entre hábitats las variaciones pueden estar ausentes ó presentes (Evans 1989). Este último autor, señala, la dificultad del análisis de cómo es asignado el nitrógeno foliar (asignación de nitrógeno a Rubisco ó actividad específica de la enzima, asignación de nitrógeno a tilacoides, asignación de nitrógeno a compuestos dedicados a la defensa, etc) en diferentes especies, lo cual plantea muchas preguntas aún sin respuestas.

4.3.4 Eficiencia de uso de agua

En términos de la relación entre la tasa de asimilación de CO₂ (A) y la tasa de pérdida de agua por transpiración (E), conocida como eficiencia de uso de agua (EUA= A/E), ó también como eficiencia instantánea de transpiración (ITE), un alto valor de este cociente, representa una respuesta optimizada en ambientes con limitaciones en la disponibilidad de agua (Eamus & Prior 2001). Tanto en *P. rigida* como en *C. silvestris* (ambos estadios), los valores máximos de eficiencia de uso de agua (expresada ya sea como la proporción A/E ó A/Gs) se presentaron durante la estación seca. Los valores de EUA y/o EIU encontrados para estas especies (Tablas 1 y 3), están dentro del rango de valores reportados para especies de leñosas siempreverdes de sabanas tropicales en Venezuela (Medina & Francisco 1994), Brasil (Franco 1998) y Australia (Eamus et al. 1999).

Para diferentes especies tanto siempreverdes, como brevideciduas ó deciduas de sabanas estacionales en Australia y Sur América, se encuentra una mayor EUA durante la época seca ó durante los períodos de transición (Sobrado 1996; Prior et al. 1997a,b; Eamus et al. 1999). Generalmente, durante el período más seco, la EUA disminuye marcadamente en las horas de la tarde, debido a altos valores de temperatura foliar (supra-óptimas para la fotosíntesis) y altos valores de DPV (Prior et al. 1997a,b).

Sin embargo, el estrés por sequía también puede producir una disminución en la EUA. En las plántulas de *P. rigida*, la EUA promedio fue mayor en la estación húmeda, lo cual se debe a las fuertes limitaciones hídricas para la asimilación de carbono que enfrentan las plántulas con raíces relativamente superficiales durante la época seca. Por ejemplo, en *Acacia auriculiformis*, en el norte de Australia, la EUA disminuye marcadamente entre la mitad de la estación húmeda y la estación seca, debido

mayormente al pronunciado incremento en la DPV (Eamus & Prior 2001). Asimismo, para *Roupala montana*, en el Cerrado, la disminución en la tasa de asimilación fue mayor que la reducción de la conductancia estomática durante la estación seca, produciéndose consecuentemente la declinación de la EUA (Franco 1998). Parte de la razón de esta respuesta se debió al impacto diferencial de la edad foliar sobre Gs y A. A medida que las hojas envejecen, generalmente disminuye, en mayor medida, la capacidad de los estomas de controlar las pérdidas de agua, en comparación con la capacidad de asimilar carbono (Reich & Bocher 1988; Franco 1998).

En las leñosas de la sabana, las relaciones entre los procesos de asimilación de carbono y transpiración, están influenciadas marcadamente por el tamaño y orientación de las hojas. Goldstein et al. (1990) señalan que una de las características morfológicas que quizás parece como de menor valor adaptativo, es el tamaño de las hojas de los árboles siempreverdes. La mayoría de las especies de leñosas siempreverdes de las sabanas de América del Sur, poseen hojas cuyas superficies van desde los 20 hasta 200 cm² (Medina 1982; Sarmiento et al. 1985). Este tamaño es mucho mayor que el que predicen los modelos que se basan en consideraciones sobre los procesos de intercambio de energía entre la hoja y el aire que la rodea (Parkhurst & Loucks 1972; Givnish & Vermeij 1976) para las condiciones climáticas que prevalecen en las sabanas tropicales.

Simulaciones de la relación entre la temperatura foliar en función de la Gs para dos condiciones de demanda evaporativa (alta, representativa de la estación seca y relativamente baja, representativa de la estación de lluvias) para 5 tamaños de hojas hipotéticas, arrojan que una hoja de árbol de la sabana (típicamente con un ancho de 11 cm) tendría que tener una Gs muy alta para evitar el sobrecalentamiento, lo que implicaría un alto costo en términos de agua perdida por transpiración (Goldstein et al. 1990). En el presente trabajo, los individuos adultos de *P. rigida* muestran una EIUA comparativamente alta en relación a la registrada en *C. silvestris*, y a la reportada para otras especies de leñosas de la sabana como *Curatella americana* (EIUA= 30,4 – 36,0 mmol mol⁻¹ para hojas jóvenes y adultas respectivamente) y *Godmania macrocarpa* (EIUA= 46,0 mmol mol⁻¹) (Medina & Francisco 1994). Este resultado, está asociado, a las mayores restricciones estomáticas a la pérdida de agua presentada por las hojas de los adultos de *P. rigida*, las cuales se caracterizan por su gran tamaño (largo= 10 – 20 cm, ancho= 6 – 12 cm), y una superficie marcadamente rugosa y escleromórfica (alta resistencia de la capa límite).

Con respecto al costo en unidades de agua por unidad de carbono asimilado, es interesante plantearse, si en las condiciones ambientales de la sabana, las especies leñosas con raíces profundas y con agua disponible a lo largo del año optimizan su comportamiento estomático en el sentido de la teoría propuesta por Cowan & Farquhar (1977). Estos autores proponen que los estomas se comportan de manera tal, que la sensibilidad de las tasas de transpiración (E) y asimilación (A) a los cambios en conductancia (G_s) ($(\delta E/\delta G)/(\delta A/\delta G_s)$) permanece constante. Lloyd & Farquhar (1994), utilizando un método simplificado para calcular la $\delta E/\delta A$, observaron que en las biomas donde la demanda evaporativa es alta y la disponibilidad de agua es periódica (sabanas, bosques estacionales), una alta $\delta E/\delta A$ (uso no conservador del agua; $\delta E/\delta A > 1000$) es la estrategia más exitosa a adoptar. Cuando la demanda evaporativa es alta y la disponibilidad de agua es episódica, una baja $\delta E/\delta A$ (uso conservativo del agua) sería la estrategia óptima. En las especies estudiadas, cuando se juntan los datos de varios cursos de intercambio de gases y se hace un diagrama de dispersión entre la tasa de asimilación y la conductancia estomática, no se observa ninguna relación entre ambas variables, lo cual sugiere que no hay un buen acoplamiento entre la respuesta estomática y la capacidad de asimilar carbono. Es difícil a través de la información obtenida de los cursos diarios de intercambio de gases en el campo, inferir si la respuesta estomática optimiza la asimilación de CO_2 con respecto a una cantidad dada de pérdida de agua, ya que en condiciones naturales los factores luz, temperatura y humedad relativa pueden variar simultáneamente de tal forma que afecten la hoja de manera distinta. Sin embargo, escogiendo cursos de estas variables, por separado, en algunos casos se encuentran tendencias de linealidad entre A y G_s , y entre G_s a A_{max} y A_{max} , con relaciones que pasan por el origen (Figura 11), lo cual sugiere, un comportamiento que tiende a la optimización en el sentido anteriormente planteado (Schulze and Hall 1982). Para varias especies de árboles de la sabanas del norte de Australia, Thomas et al. (1999a,b), sometieron a prueba la teoría de optimización del comportamiento estomático manipulando la DPV, DFF, temperatura foliar y la disponibilidad de agua en la atmósfera y el suelo. No encontraron un comportamiento estomático que indique optimización de la $\delta E/\delta A$ cuando se varían ya sea la DPV ó el contenido de agua del suelo, concluyendo que los estomas se comportan óptimamente solo en un pequeño rango de DPV. Si se utilizan rangos mayores que se parezcan más a los valores experimentados por los árboles en condiciones de campo, la optimización es incompleta. Los autores opinan que el

comportamiento óptimo previamente reportado en otros trabajos se debe a la utilización de un rango muy estrecho de variación en los factores ambientales claves.

En relación a la EUA durante la fase regenerativa, los resultados del presente trabajo nos indican una estrategia que tiende a maximizar la ganancia de carbono durante el período de establecimiento, en la época húmeda, con un alto costo en agua, cuando este recurso no es un factor limitante. Esta tendencia es particularmente marcada en *P. rigida*, donde las plántulas tienen una EIUA significativamente menor que los adultos. Esta estrategia, combinada con una alta asignación de los asimilados a la producción de raíces profundas, durante la primera estación de crecimiento, son características que favorecerían la regeneración exitosa de las leñosas siempreverdes a través de semillas, en un ambiente estacional como la sabana.

CAPÍTULO 2

Crecimiento y Supervivencia de Propágulos de Dos Especies de Árboles Siempreverdes de las Sabanas Estacionales

1. INTRODUCCIÓN

La sequía estacional y el fuego, son los factores determinantes que condicionan la fenodinámica anual de las diferentes formas de vida en las sabanas (Sarmiento & Monasterio 1983). Estudios fenológicos han indicado diferencias básicas entre el comportamiento del estrato herbáceo y sub-arbustivo, y el estrato arbóreo de la vegetación. En las plantas herbáceas, los eventos fenológicos se suceden a lo largo de la estación de lluvias, mientras que las leñosas parecen ser más independientes de la estacionalidad, y muchas de ellas florecen en plena estación seca, lo cual da una clara indicación de acceso a recursos hídricos en estas plantas con sistemas radiculares profundos (Monasterio & Sarmiento 1976; Sarmiento & Monasterio 1983; De Bie et al. 1998; Williams et al. 1997, 1999).

De acuerdo con el modelo de estrategias fenológicas, para las leñosas del Cerrado, propuesto por Oliveira (1998), las condiciones ambientales determinarían de manera rígida, solamente, el período de establecimiento de plantas nuevas. Las demás fenofases estarían ajustadas secuencialmente a ese período de establecimiento, y no determinadas directamente por los cambios estacionales. Este ajuste secuencial, permitiría a las plántulas maximizar el primer período de crecimiento antes del comienzo de la estación seca (Labouriau et al. 1964; Silva & Ataroff 1985; Oliveira & Silva 1993; Oliveira 1998; García-Núñez et al. 2001). En estas circunstancias, la forma de crecimiento de las plántulas, la tasa relativa de crecimiento y la asignación de biomasa pueden afectar el establecimiento exitoso (Moreira & Klink 2000).

Aparte de las limitaciones impuestas por la estacionalidad climática, los procesos productivos en la sabana están restringidos por el marcado oligotrofismo del sistema. Características morfológicas, tales como el escleromorfismo de las hojas de los árboles, son consecuencia de las deficiencias minerales, que limitan el crecimiento y producen la acumulación de carbohidratos que pueden ser depositados ya sea como celulosa en las paredes celulares, ya como una gruesa cutícula, esclerénquima y otras estructuras mecánicas (Sarmiento et al. 1985).

Las leñosas de la sabana, aunque pueden alcanzar tasas altas de crecimiento durante los estadios tempranos del desarrollo de las plántulas (Moreira & Klink 2000), en general, tienen tasas bajas de crecimiento en comparación con especies arbóreas de otras formaciones leñosas tropicales (Felippe & Dale 1990; Moreira & Klink 2000). Ahora bien, el establecimiento exitoso estaría asociado al patrón de crecimiento. El crecimiento radicular acelerado, de tal forma de alcanzar las capas permanentemente húmedas del suelo, y el desarrollo temprano de órganos de reserva pueden ser mecanismos para garantizar la supervivencia (Labouriau et al 1963, 1964; Oliveira & Silva 1993). Estudios experimentales, como el realizado por Rizzini (1965), describen la germinación y el desarrollo de las plántulas de 34 especies de leñosas del Cerrado. Los resultados mostraron porcentajes de germinación relativamente altos, y plántulas caracterizadas por presentar, precozmente, una raíz pivote engrosada. Igualmente, estudios recientes (Oliveira & Silva 1993; Nardoto et al. 1998), describen para dos especies arbóreas del género *Kielmeyera*, en el Cerrado, un síndrome de regeneración caracterizado por una germinación rápida al comienzo de la estación lluviosa y el engrosamiento temprano de las raíces en forma de xilopodio.

Otro aspecto que influye sobre la probabilidad de establecimiento está correlacionado con la duración de la estación lluviosa y con las propiedades de los suelos, relacionadas con el drenaje y altura de la mesa de agua. En condiciones donde se acorte el período de disponibilidad de agua en el suelo para las plantas (PAM), el reclutamiento podría depender de la ocurrencia de oleadas de germinación que tienen lugar durante años muy húmedos de baja mortalidad (Medina & Silva 1990; Wilson & Witkowski 1998). En este contexto las especies de leñosas con reproducción vegetativa tendrían ventajas competitivas (Ferri 1961; Abrahamson 1980; Bradstock & Myerscough 1988; Peterson & Jones 1997; Hoffmann 1996, 1998).

Por otra parte, los árboles adultos pueden actuar propiciando la regeneración de las plántulas bajo su copa. Numerosos factores pueden ser responsables de promover el establecimiento bajo un dosel, tales como, condiciones más favorables de temperatura y agua, enriquecimiento de nutrientes por la hojarasca, y disminución de la predación (Belsky et al. 1989; Belsky et al. 1993; Belsky 1994; Mordelet et al. 1993; Mordelet & Menaut 1995; Vetaas 1992; Barnes & Archer 1999). Asimismo, los árboles adultos pueden actuar redistribuyendo el agua del suelo, desde los horizontes profundos a los superficiales, lo cual, sería beneficioso para el establecimiento de las plántulas (Dawson 1993; Scholz et al. 2002).

En este capítulo examinamos las tasas de crecimiento, asignación de los asimilados y la dinámica de la supervivencia durante la fase de establecimiento de plántulas y propágulos vegetativos de dos especies de árboles siempreverdes de las sabanas estacionales, a saber: *Palicourea rigida*, la cual se reproduce sexualmente a través de semillas, y *Casearia silvestris*, que presenta una profusa regeneración vegetativa a través de rebrotes de raíz. Las preguntas que inspiraron este trabajo fueron:

- ¿Cómo son, y en qué medida, se comparan, las tasas de crecimiento de plántulas y propágulos vegetativos?
- ¿Tienen las plántulas la capacidad de producir la suficiente biomasa subterránea durante su primera estación de crecimiento, de tal manera que alcancen las capas permanentemente húmedas del suelo?
- ¿Cómo se comparan en términos de resistencia al estrés hídrico y el fuego los propágulos de especies que se reproducen sexualmente (plántulas) ó vegetivamente (rebrotos de raíz) ?
- ¿Cómo es y en qué medida el patrón espacial de los propágulos puede afectar el éxito de establecimiento?

Para contestar éstas preguntas se plantearon los siguientes objetivos e hipótesis específicas:

Objetivos:

1. Caracterizar los patrones estacionales de la precipitación y disponibilidad de agua en el suelo.
2. Determinar las tasas de crecimiento durante la fase de establecimiento de plántulas y propágulos vegetativos.
3. Determinar la asignación de los asimilados de las plántulas de *P. rigida* durante la fase de establecimiento.
4. Estudiar los efectos del déficit hídrico sobre la supervivencia de plántulas y propágulos vegetativos, en condiciones de campo, a lo largo del ciclo anual (lluvia-sequía).

5. Estudiar los efectos del fuego sobre la supervivencia de plántulas y propágulos vegetativos, en condiciones de campo, a lo largo del ciclo anual (lluvia-sequía).
6. Examinar la densidad y estructura de tamaño de las poblaciones, así como el patrón espacial de los propágulos.

Hipótesis

1. Se esperaría que el éxito de la regeneración de las especies estudiadas se relacione con las condiciones climáticas en el año del establecimiento, sobretodo con respecto a la severidad del período seco.
2. Los rebrotes de raíz de *C. silvestris*, por estar conectados con las plantas adultas, tendrán menos limitaciones hídricas y nutricionales para el crecimiento, por lo tanto, alcanzarán mayores tasas relativas de crecimiento de su biomasa aérea que las plántulas de *P. rigida*.
3. Las plántulas asignarán tempranamente mayor cantidad de biomasa al engrosamiento y alargamiento de las raíces en relación con el vástago.
4. La conexión de los rebrotes de *C. silvestris* con las plantas adultas determinará, tasas bajas de mortalidad durante la estación seca en comparación con las plántulas de *P. rigida*.
5. La supervivencia de los propágulos vegetativos después del fuego será relativamente alta en comparación con las plántulas debido a su capacidad de rebrote. En todo caso, la mortalidad será función de las condiciones del micrositio (ej. acumulación de necromasa), que determinará las probabilidades e intensidad de las quemas.
6. Se maneja la hipótesis de que los árboles adultos de las especies siempreverdes actuarían propiciando la regeneración de las plántulas de *P. rigida* bajo su copa (hipótesis de facilitación), dado que las condiciones microclimáticas allí serían menos rigurosas que en la sabana abierta, en cuanto a: diferencia de presión de vapor hoja-aire, contenido de agua del suelo, radiación solar, temperatura del suelo, capacidad y

duración de la retención del agua del suelo, contenido de nutrientes (materia orgánica, nitrógeno, etc). En este contexto, la regeneración de los árboles que se reproducen sexualmente, tendería a ocurrir espacialmente, bajo el dosel de los adultos (nicho de regeneración), que actuarían como pequeñas “Matas” o “micro-islas” boscosas dentro de la matriz gramínea, condiciones que a su vez tenderían a ser desfavorables para las gramíneas C_4 con altos requerimientos lumínicos. Bajo estas premisas, la supervivencia de las plántulas durante la estación seca se vería favorecida, a pesar de que sus raíces no hayan alcanzado necesariamente el agua de los horizontes profundos del suelo. Por otra parte, la producción de propágulos vegetativos de *Casearia silvestris*, ocurrirá a lo largo de la estación lluviosa en la matriz de gramíneas, tanto en lugares abiertos como en sitios sombreados por árboles grandes.

2. MATERIALES y MÉTODOS

2.1 Caracterización del Patrón Estacional de la Precipitación y de la Disponibilidad de Agua en el Suelo

2.1.1 Distribución estacional de la precipitación

Se utilizaron los datos climáticos (1989 – 2000) de la estación meteorológica del aeropuerto de Barinas (dista solo 4 km del área de trabajo), para la construcción del diagrama climático donde se muestra la marcha anual de la precipitación y la temperatura (Figura 2). Por otra parte, se calculó la desviación de la mediana de la precipitación para la serie de datos, con el fin de detectar tendencias de años húmedos ó secos durante el período 1989 – 2000 (Figuras 29 y 30).

2.1.2 Disponibilidad de agua en el suelo

El contenido relativo de agua en el suelo (CRA %) se midió a tres profundidades (10, 40 y 70 cm), en cada ocasión en que se medían las variaciones diarias en los factores microclimáticos y en las respuestas de las plantas. Con este fin, se recogían tres muestras de suelo a cada profundidad, colocándolas inmediatamente en cajas herméticas de aluminio. Posteriormente se determinó el contenido relativo de agua a través del peso fresco y peso seco de las muestras de suelo. En el laboratorio se obtuvieron curvas de calibración entre contenido gravimétrico de agua del suelo y su potencial hídrico, mediante el uso de placas de presión (Curvas pF). El contenido del agua en el suelo finalmente se expresó como potencial hídrico en MPa, con el fin de representar en las mismas unidades la capacidad del agua para realizar trabajo a lo largo del continuo suelo-planta-atmósfera.

2.2 Densidad y Distribución en Categorías de Tamaño

Para la determinación de la densidad y estructura poblacional de las especies estudiadas, se delimitaron dos transectas de 10m x 100m (2000 m²), divididas cada 10 m (total= 20 subparcelas de 10m x 10m). En cada transecta se realizó un censo, y se les midió a cada individuo el diámetro basal, altura total, características referentes al estado fenológico y origen de la planta (plántula, rebrote, adulto). Asimismo, se realizaron observaciones sobre el patrón de distribución espacial de las plántulas y juveniles, en el sentido de si

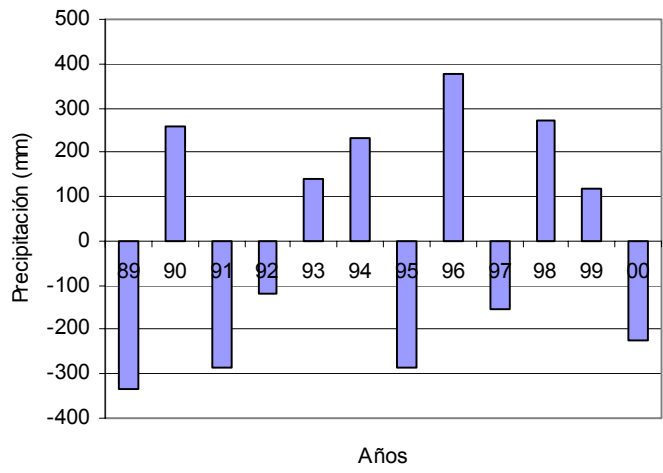


Figura 29. Desviación de la mediana de la precipitación, correspondiente a los años 1989 - 2000, del area de estudio en Barinas (8° 38' N - 70° 12' W), Venezuela.

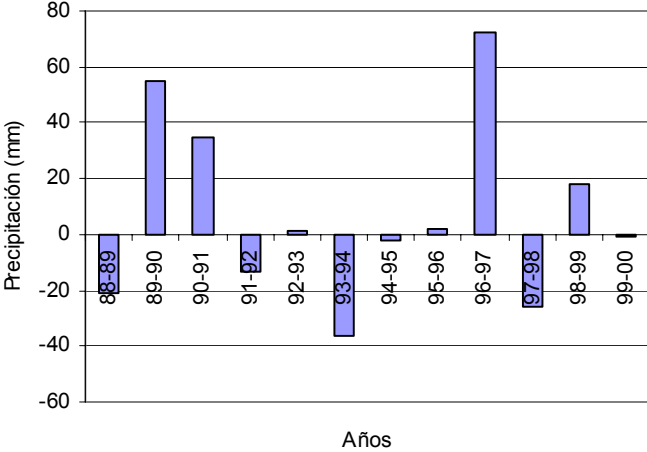


Figura 30. Desviación de la mediana de la precipitación, correspondiente al período seco (1989 - 2000), del area de estudio en Barinas (8° 38' N - 70° 12' W), Venezuela.

éstas se encontraban a campo abierto ó bajo el dosel de los árboles adultos. Por otra parte, se midió la cobertura de las gramíneas utilizando el método de la varilla (método del cuadrado puntual), tanto en sabana abierta (200 puntos), como en zonas de sabana densamente arbolada (200 puntos).

2.3 Crecimiento y Supervivencia de Plántulas y Propágulos Vegetativos

2.3.1 Medición del crecimiento

Para determinar la tasa de crecimiento y la asignación de los asimilados, en las plántulas de *P. rigida*, se marcaron 180 individuos, en tres subparcelas de 10 m x 10 m, ubicadas alrededor de árboles madre de *P. rigida*, en zonas donde su densidad era relativamente alta. El análisis de crecimiento se llevó a cabo durante la fase de establecimiento (época de lluvias después de la germinación), en el mismo momento y con igual cronograma que el seguimiento de supervivencia; se desenterraron cada dos meses 30 plántulas (10 de cada subparcela) previamente marcadas, comenzando en julio (T_0), luego en septiembre y finalmente en noviembre; se llevaron al laboratorio refrigeradas, y se les midieron los siguientes parámetros: número de hojas, área foliar, longitud del tallo, longitud de la raíz, peso seco de las hojas y el peso seco del tallo junto con la raíz.

Los individuos de *C. silvestris* utilizados para el análisis de crecimiento, fueron marcados ($n= 120$) en el mes de julio de 1999, en tres subparcelas de 10 m x 10 m, ubicadas en áreas donde se encontraban abundantes propágulos vegetativos recién brotados. Para el análisis de crecimiento durante su primera estación de lluvias, se extrajeron un total de 18 rebrotes jóvenes (6 de cada subparcela) cortando sus conexiones laterales; los muestreos fueron bimensuales, comenzando en julio 1999 (T_0), y finalizando en noviembre; las plantas se llevaron al laboratorio refrigeradas, y se les midió los siguientes parámetros: número de hojas, área foliar, longitud del tallo, peso seco de las hojas y el peso seco del tallo.

A partir de estos datos primarios se derivaron los siguientes parámetros de crecimiento, calculados de acuerdo a los métodos descritos por Hunt (1978):

La tasa relativa de crecimiento (RGR), la cual es el componente básico del análisis de crecimiento y se define para cualquier instante de tiempo (t) como el incremento en biomasa por unidad de biomasa ya presente:

$$RGR = 1/W \, dW/dt = d(\ln W)/dt ; \text{ donde } W = \text{ peso seco (g)}$$

En la práctica la tasa media relativa de crecimiento, se mide a intervalos discretos, t_1 a t_2 , los cuales normalmente no son menores de un día. Mientras que W varíe continuamente de t_1 a t_2 , RGR es definida como:

$$\text{RGR} = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$$

La tasa relativa de crecimiento sirve como medida de la producción de materia seca y puede ser utilizada para comparar el rendimiento ó desempeño de especies, ó los efectos de tratamientos bajo condiciones definidas. Tal como las mediciones de fotosíntesis, la RGR provee poca información sobre los factores causales de tal desempeño. Estos factores son abarcados por parámetros tales como la tasa de asimilación neta (NAR) y la relación de área foliar (LAR). De acuerdo a este enfoque la RGR esta factorizada en dos componentes: un componente morfológico, la relación de área foliar, LAR (m^2/g), la cual es la relación entre la cantidad de área foliar (A) por unidad de material vegetal presente:

$$\text{LAR} = (A_2 - A_1) (\ln W_2 - \ln W_1) / [(W_2 - W_1) (\ln A_2 - \ln A_1)]$$

y un componente fisiológico, la tasa de asimilación neta, NAR ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$), la cual es la tasa de incremento en biomasa vegetal, por unidad de área foliar.

Entonces: $\text{RGR} = \text{NAR} \times \text{LAR}$

$$\text{NAR} = (W_2 - W_1) (\ln A_2 - \ln A_1) / (t_2 - t_1) (A_2 - A_1)$$

NAR es el resultado neto de la tasa de ganancia de carbono en la fotosíntesis por unidad de área foliar (A), y del carbono utilizado en la respiración de hojas y raíces, los cuales están también expresados por unidad de área foliar.

LAR a su vez, se puede subdividir en dos componentes adicionales. LAR es el producto del área foliar específica (SLA), la cual es la cantidad de área foliar por unidad de masa foliar (cm^2/g), y la relación de masa foliar (LMR), la cual es la fracción de la biomasa vegetal total asignada a las hojas (Kg/Kg) (Beadle 1987; Chiariello et al. 1989; Lambers et al. 1998).

2.3.2 Medición de la supervivencia

Para determinar la supervivencia, a lo largo del año, en las plántulas de *P. rigida*, se marcaron en el área de estudio, plántulas recién germinadas ($n = 203$; en el mes de junio 1998). A cada plántula se le colocó a su lado una cabilla con una placa de cobre que contiene el número de identificación. Dada la relativa escasez de plántulas, los individuos utilizados para el estudio de la supervivencia fueron marcados diseminados en la parcela de estudio, en un área de aproximadamente dos Ha. Se dividieron en dos cohortes: Sin

fuego (n=60; se aprovecho una zona de la parcela rodeada por un corta-fuego natural, constituido por afloramientos rocosos) durante la primera estación seca después de la germinación (enero 1999), quemándose los años subsiguientes del experimento (marzo 2000, enero 2001, enero 2002); y expuestas al Fuego (n= 143) desde la primera época seca después de la germinación (enero 1999, marzo 2000, enero 2001, enero 2002). Cada dos meses, a partir de julio, se observó la supervivencia, registrándose el número de plántulas vivas, muertas ó desaparecidas.

En *C. silvestris*, se delimitaron en el campo dos subparcelas de 30 m x 30 m donde se marcaron propágulos vegetativos recién establecidos (n= 102) en el mes de julio de 1999. Los rebrotes marcados se dividieron en dos cohortes, ubicadas en cada parcela: Sin Fuego (n= 46; se hizo un corta-fuego de 2 m de ancho, alrededor de una de las parcelas) en el primer año (marzo 2000), y quemas en las estaciones secas subsiguientes (enero 2001 y enero 2002); Fuego (n= 56) durante todos los años (marzo 2000, enero 2001 y enero 2002). Al igual que con la especie anterior, a cada planta se le colocó al lado una cabilla con una placa de cobre que contiene el número de identificación. Cada dos meses, a partir de julio 1999, se registró el número de plantas vivas, muertas o desaparecidas. Asimismo en *C. silvestris*, se observó la supervivencia de rebrotes jóvenes desconectados de su planta madre. En una subparcela de 30 m x 30 m se marcaron 50 propágulos vegetativos, a los cuales se les cortó la conexión radical a comienzos del mes de junio del 2000; el seguimiento de la supervivencia se realizó cada dos meses durante un año, con el mismo cronograma de los muestreos de supervivencia de las plantas conectadas.

3. RESULTADOS

3.1 Patrones Estacionales de la Precipitación y de la Disponibilidad de Agua en el Suelo

3.1.1 *Distribución estacional de la precipitación*

En las sabanas tropicales estacionales los contrastes en la distribución de las precipitaciones a lo largo del año, constituyen la pulsación ambiental más significativa, lo cual determina que alternen una estación con agua disponible en el suelo y otra estación más o menos prolongada con deficiencia de agua, sobre todo en las capas superficiales.

En la figura 2 se muestra el climadiagrama del área de estudio, construido con los promedios de precipitación de los últimos once años (1989 – 2000; estación meteorológica del aeropuerto de Barinas), pudiéndose evidenciar que el período entre diciembre y marzo, constituye la época ecológicamente seca, sobretodo para el estrato herbáceo, con promedios de precipitación mensual por debajo de 60 mm. Tomando en cuenta las desviaciones de la mediana de la precipitación anual durante este período (1989 – 2000), los años 1998 y 1999 se presentan como años húmedos y el año 2000 como un año seco (Figura 29). Sin embargo, si se consideran las desviaciones de la mediana de la precipitación correspondiente a los meses secos (diciembre a marzo), el año 1998, se caracteriza por tener una época seca severa, sin precipitaciones entre enero y febrero, mientras que en el año 1999, se presentan lluvias durante los meses secos, que determinan una época seca relativamente húmeda (Figura 30). Además de la disminución de la precipitación, los meses de la época seca en promedio se caracterizan porque la demanda evaporativa del ambiente es mayor, lo cual se refleja, en los valores promedio de evaporación de tina de cada época ($248,0 \pm 18,1$ mm y $136,5 \pm 12,5$ mm, para la época seca y húmeda respectivamente).

3.1.2 *Disponibilidad estacional del agua en el suelo*

En la figura 31, se muestra la marcha anual del contenido relativo de agua del suelo (CRA, % peso seco) medido a diferentes profundidades (10 cm, 40 cm y 70 cm). Por otra parte, en la figura 32, se presentan las curvas de calibración entre el contenido gravimétrico de humedad en el suelo y su potencial hídrico a las respectivas profundidades.

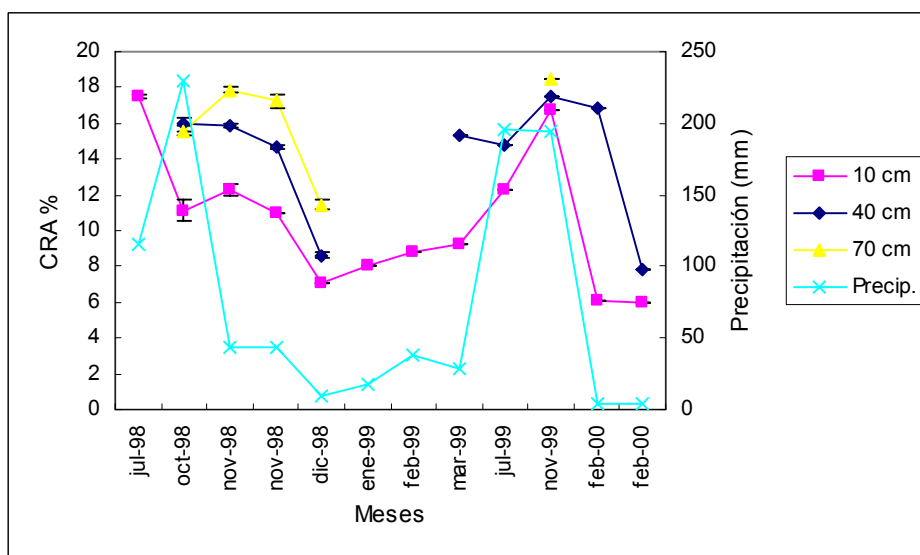


Figura 31. Marcha estacional de la precipitación y del contenido relativo de agua del suelo (CRA %) medido a diferentes profundidades. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n = 3$).

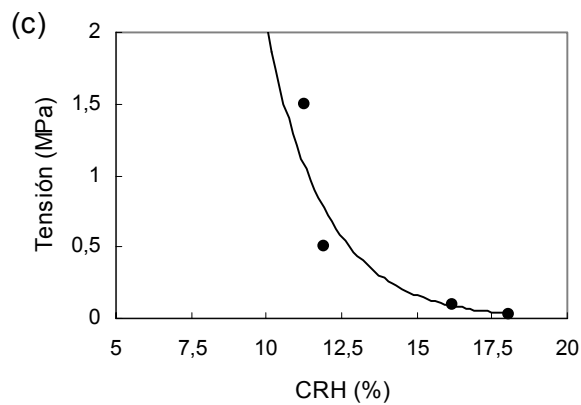
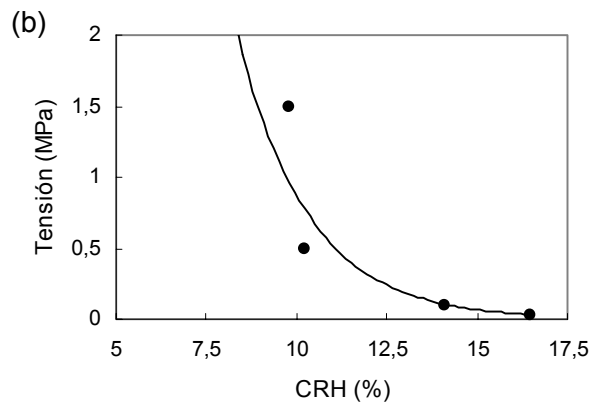
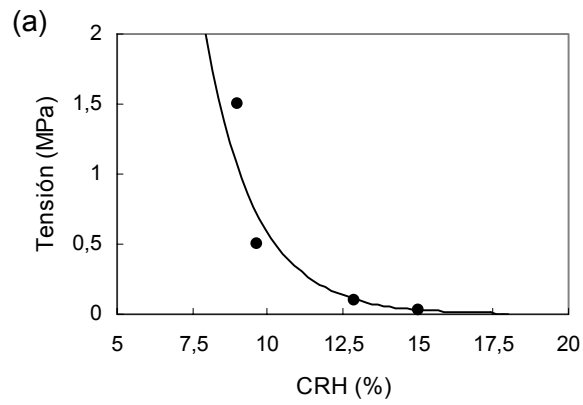


Figura 32. Curvas de retención de agua de los suelos (Curvas pF), correspondientes a diferentes profundidades: (a) 10 cm de prof. ($y = 212,21 e^{-0,5894x}$; $R^2 = 0,97$); (b) 40 cm de prof. ($y = 146,85 e^{-0,513x}$; $R^2 = 0,95$) y (c) 70 cm de prof. ($y = 317,89 e^{-0,5056x}$; $R^2 = 0,96$).

En la capa más superficial se observó una marcada oscilación estacional en el CRA, con valores máximos de 18 % durante los meses más lluviosos y mínimos de 6 % en el pico de la estación seca, en febrero, lo cual corresponde a potenciales hídricos del suelo entre valores muy cercanos a cero (-0,005 MPa), y valores tan bajos como -6,2 MPa respectivamente. El CRA a los 40 y 70 cm de profundidad, mostró, a través del tiempo, valores más altos que el registrado a 10 cm, aunque, a los 40 cm también hubo una marcada variación estacional, con valores que oscilaron entre 15 y 17 % (-0,07 y -0,02 MPa respectivamente) en los meses de la época de lluvias, alcanzando valores mínimos entre 8 y 9 % (-2,4 y -1,5 MPa respectivamente) en los meses de la época seca. A los 70 cm, el CRA se ubicó entre 16 % y 18 % (-0,1 y -0,04 MPa respectivamente) durante la época de lluvias, evidenciándose una marcada disminución en un mes de transición como diciembre, en el cual alcanzó un mínimo de 12 % (-0,7 MPa). Durante períodos muy lluviosos, como octubre y noviembre, los máximos medidos no difirieron entre las diferentes profundidades (entre 17 % y 18 %), mientras que los mínimos fueron significativamente más bajos en el horizonte más superficial. Incluso, en los meses más lluviosos como octubre y noviembre no existieron diferencias en los promedios entre las diferentes profundidades. El patrón anual del CRA indica que éste depende estrechamente del patrón de las precipitaciones, sobre todo en los horizontes superficiales (coeficiente de correlación entre precipitación y CRA %, $R^2= 0,66$ a 10 cm y $R^2= 0,50$ a 40 cm). Aunque es evidente en la gráfica de la marcha estacional del CRA que a los 70 cm también hubo una marcada disminución del CRA hacia la época seca, a esta profundidad, el CRA del suelo pudo estar amortiguado con el ascenso de humedad desde capas más profundas.

3.2 Densidad y Estructura Poblacional

De la especies estudiadas, *C. silvestris* fue la más abundante (469 plantas/2000 m²), caracterizándose por ser más bien una especie de porte arbustivo en el sitio de estudio, en donde la mayoría (95,7 %) de los individuos son de un diámetro menor a 2 cm, de los cuales la mayor parte son pequeños rebrotes de raíz que se encuentran bajo el estrato de gramíneas con diámetros igual ó menores de 1 mm (Figura 33). Solamente el 4,3 % de los individuos censados en las transectas tienen diámetros basales entre 2 y 6 cm, y se caracterizan por ser rebrotes muy ramificados con alturas que no sobrepasan los 1,7 m.

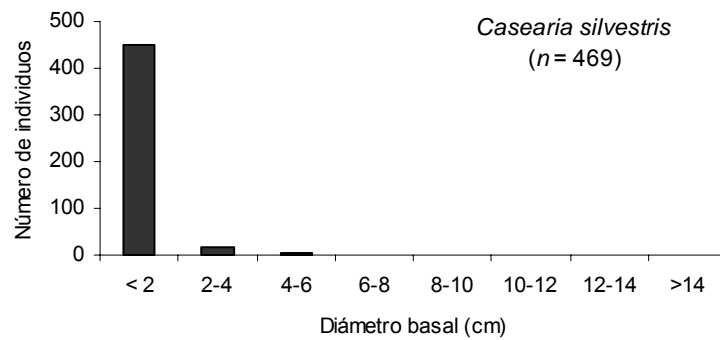
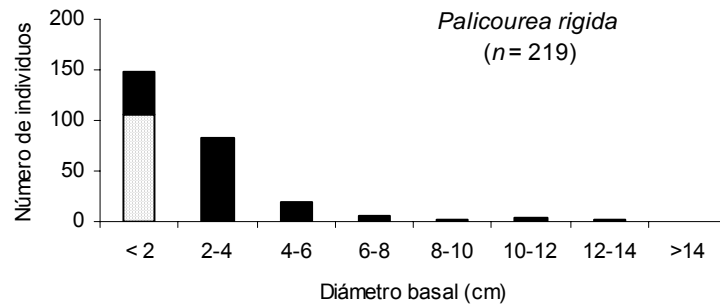


Figura 33. Estructura poblacional en clases de diámetro basal para las dos especies estudiadas en una sabana estacional en Barinas, Venezuela. El relleno punteado para la categoría de tamaño inferior en *P. rigida*, representa la proporción de individuos censados que son plántulas, mientras que el resto de esa barra corresponde a rebotes.

La abundancia de *P. rigida* fue de 263 plantas/2000 m², con una distribución de tamaño en forma de “J” invertida, en donde los individuos están repartidos en las diferentes clases de manera más equilibrada que en el caso de *C. silvestris*. Aproximadamente la mitad (56,7 %) de los individuos de *P. rigida* se encuentran en la categoría inferior a 2 cm, mientras que las dos clases siguientes representan el 38 % de la población, habiendo pocos individuos en las categorías diamétricas superiores, con alturas máximas de 2,1 m (Figura 33). El 70 % de las plantas censadas de *P. rigida* en la categoría de tamaño inferior, correspondieron a una cohorte de plántulas que germinó a comienzos de la estación lluviosa de 1998, las cuales se encontraban distribuidas espacialmente principalmente debajo del dosel de árboles adultos, con una densidad promedio de 2 plántulas / m² (García-Núñez et al. 2001).

3.3 Crecimiento y Supervivencia de Plántulas y Propágulos Vegetativos de *P. rigida* y *C. silvestris*

3.3.1 Dinámica del crecimiento durante la fase del establecimiento

La tasa relativa de crecimiento (RGR) está compuesta por un componente fisiológico (la tasa de asimilación neta, NAR), y un componente morfológico (la relación de área foliar, LAR). Ambos parámetros pueden responder a las condiciones de crecimiento de manera diferencial, determinando la RGR. La tasa instantánea de crecimiento (RGR), entonces, es el producto de la tasa instantánea de asimilación neta (NAR) y de LAR ($RGR = NAR \times LAR$) (Hunt 1978).

En ambas especies la dinámica del crecimiento (Figura 34) se caracterizó por una fase temprana (julio – septiembre; diferencia en biomasa entre individuos de aproximadamente 90 y 30 días de edad), donde las tasas de crecimiento relativo (RGR) y de asimilación neta (NAR) fueron altas ($26,4 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$; $2,6 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en *P. rigida*, y $17,4 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$; $2,0 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en *C. silvestris*), para luego declinar significativamente ($5,0 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$; $0,6 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en *P. rigida*, y $0,8 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$; $0,1 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en *C. silvestris*) entre septiembre y noviembre (diferencia en biomasa entre individuos de aproximadamente 150 y 90 días de edad). En términos comparativos, aunque la tasa de crecimiento de *P. rigida* tiende a ser mayor que la de *C. silvestris*, las diferencias no son significativas (prueba de U; $P < 0,05$) en la RGR y NAR entre las dos especies, para ninguno de los períodos descritos. No obstante, si se calcula la tasa de crecimiento entre los extremos del período de medición (julio – noviembre; diferencia en biomasa entre individuos de

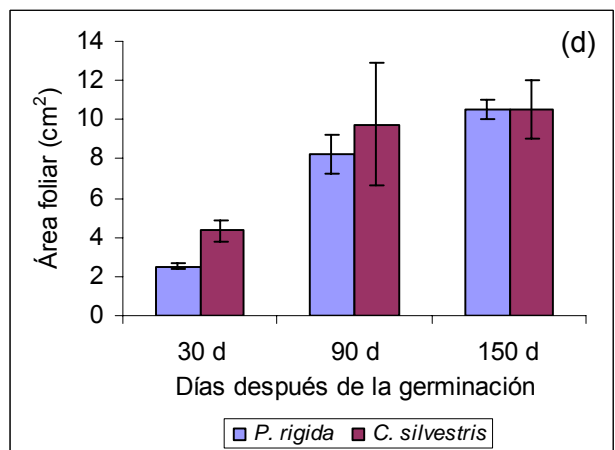
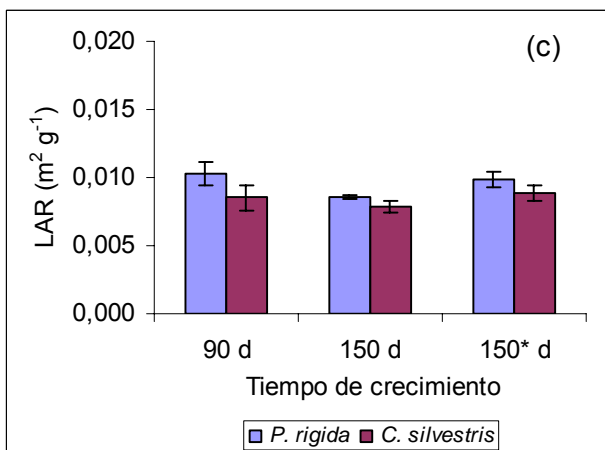
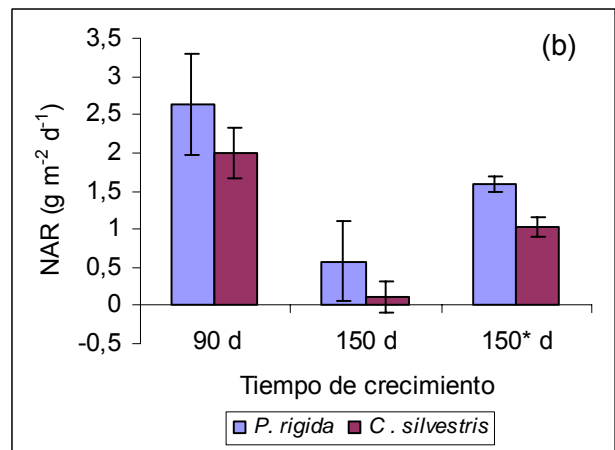
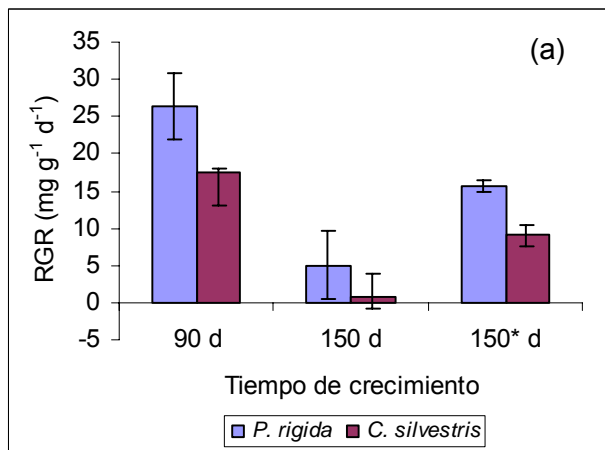


Figura 34. (a) Tasa relativa de crecimiento (RGR), (b) tasa de asimilación neta (NAR), (c) relación de área foliar (LAR) y (d) área foliar, para plántulas de *P. rigida* (biomasa total) y rebrotes jóvenes de *C. silvestris* (biomasa del tallo). La RGR de las plántulas a los 90 días se refiere a la diferencia entre 90 y 30 días de edad. De igual modo, la RGR a los 150 días se refiere a la diferencia entre 150 y 90 días de edad. La RGR a los 150* se refiere a la diferencia entre 150 y 30 días de edad (período completo de crecimiento). Media \pm 1 ES (n= 30 en *P. rigida*; n= 18 en *C. silvestris*).

aproximadamente 150 y 30 días de edad), se encuentran valores significativamente mayores (tanto RGR y NAR) en *P. rigida* que en *C. silvestris* ($15,7 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$; $1,6 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en *P. rigida*, y $9,1 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$; $1,0 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en *C. silvestris*). Si se comparan las tasas de crecimiento de ambas especies utilizando solo la biomasa del vástago (biomasa aérea), la tendencia de nuevo es que *P. rigida* tiene una mayor (no significativa) tasa relativa de crecimiento ($\text{RGR}_{\text{vást.}}$). Este resultado está determinado por una mayor relación de área foliar, LAR (en este caso calculada con la biomasa del vástago, $\text{LAR}_{\text{vást.}}$) dado que la tasa de asimilación neta del vástago ($\text{NAR}_{\text{vást.}}$) en *P. rigida* fue menor (aunque no significativa) en relación a *C. silvestris*, durante los diferentes períodos de medición considerados (Figura 35). Por otra parte, la relación de área foliar total ($\text{LAR}_{\text{total}}$, calculada con la biomasa total), en *P. rigida* disminuyó significativamente entre la primera (jul – sep) y segunda (sep – nov) fase de crecimiento, mientras que en *C. silvestris* permaneció sin alteraciones apreciables (Figura 34). Este cambio de $\text{LAR}_{\text{total}}$ en *P. rigida* fue acompañado por un aumento del grado de escleromorfía de la hoja (aumento del peso foliar específico), y denota un cambio en su patrón de asignación de biomasa.

En las plántulas de *P. rigida* las raíces crecieron más rápido que los tallos en los diferentes períodos. La dinámica del crecimiento durante la fase temprana (julio – septiembre) se caracterizó porque la tasa de crecimiento de la raíz ($\text{RGR}_{\text{raíz}}$) fue ligeramente mayor (no significativa) en comparación con la tasa de crecimiento del vástago ($\text{RGR}_{\text{vást.}}$), mientras que en la segunda fase (septiembre – noviembre) la $\text{RGR}_{\text{vást.}}$ disminuyó significativamente en comparación con el crecimiento de la raíz ($\text{RGR}_{\text{raíz}}$) (Figura 36). Durante la fase temprana la asignación de asimilados se inclinó más hacia la expansión foliar, habiendo un aumento significativo del área foliar, mientras que hacia el último trimestre de la estación favorable, hubo una mayor asignación a las raíces. La relación biomasa subterránea / biomasa aérea (BS/BA), aumentó progresivamente entre los meses de julio a noviembre, comenzando con valores entre 0,3 y 0,5 para julio y septiembre respectivamente, alcanzando un valor más equilibrado hacia noviembre (0,9). El sistema radical de *P. rigida* se caracterizó por una raíz pivote con crecimiento longitudinal principalmente hacia abajo, con pocas derivaciones laterales. La asignación de biomasa a las raíces fue dirigida tanto al alargamiento como al engrosamiento, tal como lo evidenció el aumento significativo del peso de las raíces a lo largo del período considerado. La longitud de las raíces aumentó significativamente entre julio y noviembre a una tasa similar en los dos períodos descritos (julio – septiembre y septiembre – noviembre) de $0,9 \text{ mm d}^{-1}$ (Figura 36). Individuos juveniles de *P. rigida* de 3 años edad

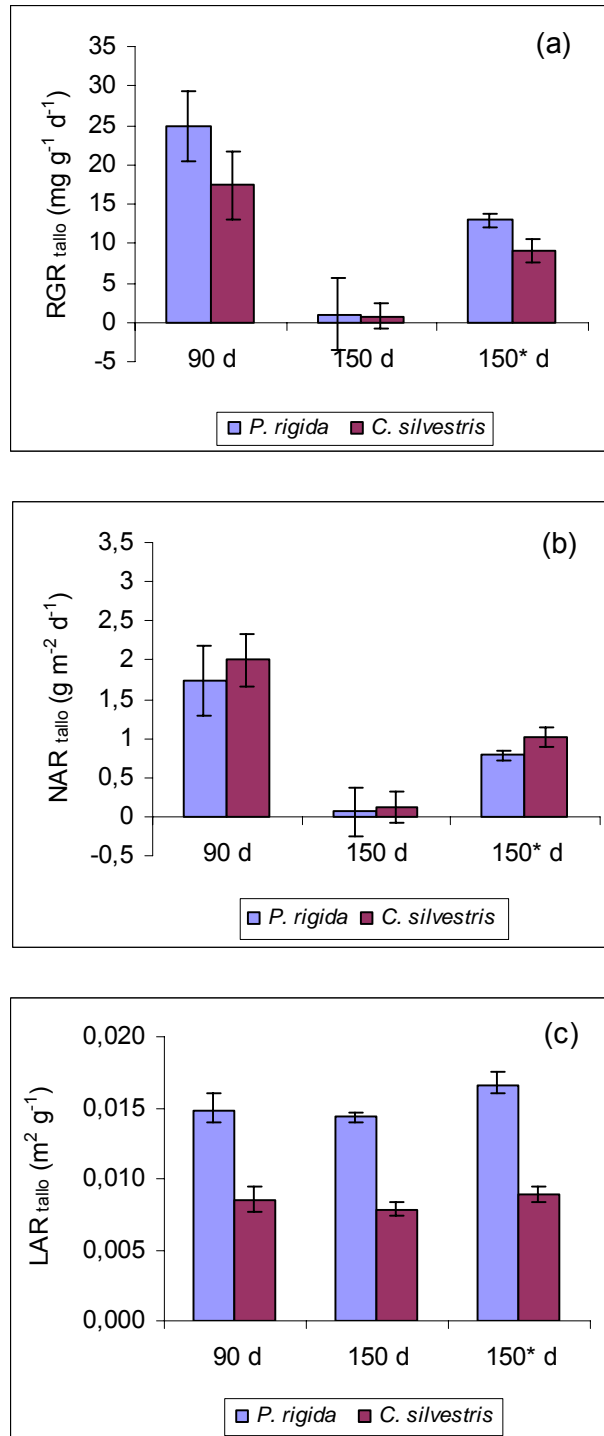


Figura 35. a) Tasa relativa de crecimiento (RGR_{tallos}), (b) tasa de asimilación neta (NAR_{tallos}) y (c) relación de área foliar (LAR_{tallos}), para plántulas de *P. rigida* (biomasa del tallo) y rebrotes jóvenes de *C. silvestris* (biomasa del tallo). Media \pm 1 ES ($n=30$ en *P. rigida*; $n=18$ en *C. silvestris*). La nomenclatura del eje de las abscisas para los tiempos entre cosechas, es igual que en el gráfico anterior.

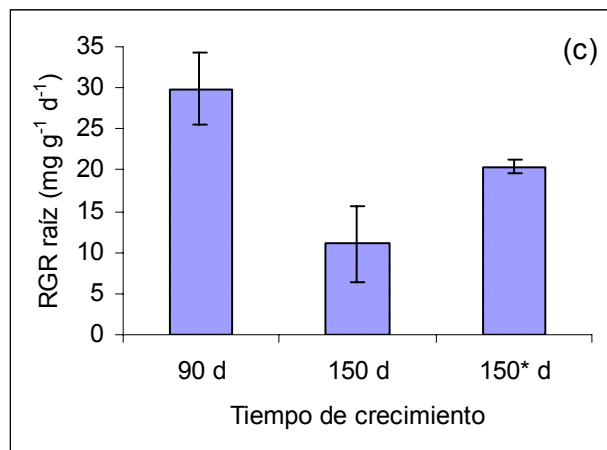
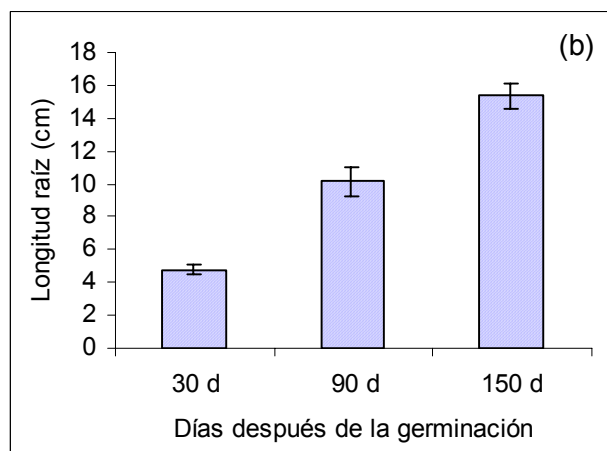
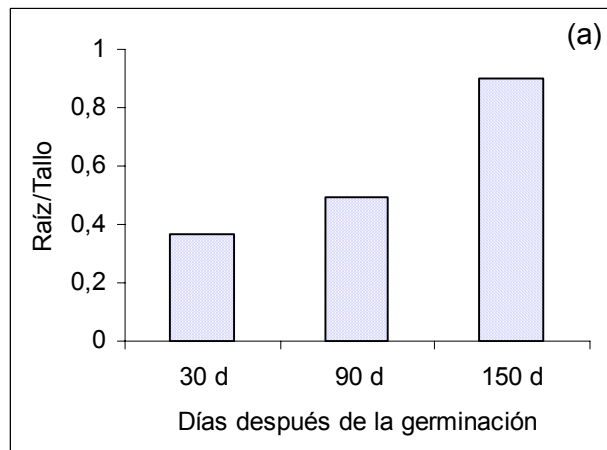


Figura 36. (a) Relación raíz/tallo, (b) longitud de la raíz y (c) tasa relativa de crecimiento de raíces ($RGR_{raíz}$), para plántulas de *P. rigida*. Media \pm 1 ES (n= 30). La nomenclatura del eje de las abscisas para los tiempos entre cosechas en (c), es igual que en el gráfico anterior.

(cosechados a mediados de la época húmeda), en los cuales su biomasa aérea había pasado por 3 ciclos de desarrollo (durante la época húmeda) y remoción por el fuego (durante la época seca), presentaron una biomasa total 8 veces mayor que la encontrada en las plántulas al final de su primer período de crecimiento (plántulas de 5 meses), sin embargo, mantienen la misma relación raíz/vástago ($BS/BA= 0,9$). Esta tendencia indica que la planta procura mantener un equilibrio funcional entre las partes aéreas y subterráneas a lo largo del tiempo. Cabe destacar que el incremento significativo en el área foliar que ocurrió en los juveniles de 3 años, fue producto de un mayor desarrollo de la lámina foliar, dado que el número de hojas se mantuvo igual. El engrosamiento ó tuberosidad de las raíces fue marcado en los juveniles de 3 años de edad, alcanzando la raíz una longitud promedio de 38 cm con un máximo de 50 cm. Por otra parte, los juveniles presentaron una apariencia postrada, pegados al suelo, siendo la longitud de la parte aérea de los tallos incluso menor ($1,3 \pm 0,4$ cm) que en las plántulas ($2,1 \pm 0,2$ cm).

En el caso de *C. silvestris*, solo se midió la biomasa aérea de los rebrotes de raíz, constituyendo las hojas alrededor del 60 % de la biomasa total en los diferentes períodos de medición. Durante los primera fase (julio – septiembre) de crecimiento el área foliar aumentó significativamente, para luego mantenerse en un valor más o menos similar (alrededor de 10 cm^2) entre septiembre y noviembre (Figura 34).

3.3.2 Dinámica de la supervivencia durante la fase del establecimiento

En *P. rigida* la supervivencia (%) de las plántulas durante el período de establecimiento (época de lluvias después de la germinación, entre julio y noviembre de 1998) permaneció con valores altos (alrededor de 80 %) hasta finales de la época de lluvias. A comienzos de la época seca (enero de 1999), se produjo la quema de la sabana, permaneciendo un 30 % ($n= 60$) de la cohorte de plántulas marcadas a comienzos del experimento (julio de 1998) sin quemar, mientras que el 70 % ($n= 143$) restante fueron quemadas. En la cohorte no quemada, ocurrió una reducción del 40 % en la supervivencia de las plántulas durante la época seca (entre diciembre 98 y marzo 99). Al cabo de un año, después de la germinación (julio 99), un 42 % de las plántulas no quemadas permanecieron vivas. En la cohorte quemada, la supervivencia de las plántulas se redujo en una proporción casi igual (38 %) a la ocurrida en la no quemada durante la época seca, permaneciendo vivos un 36 % de los individuos quemados después de un año (julio 99) (Figura 37). A finales de la época de lluvias del segundo año (noviembre 1999), la supervivencia se mantuvo entre 33 % y 26 % para plántulas no quemadas y quemadas respectivamente. Ya, para finales de

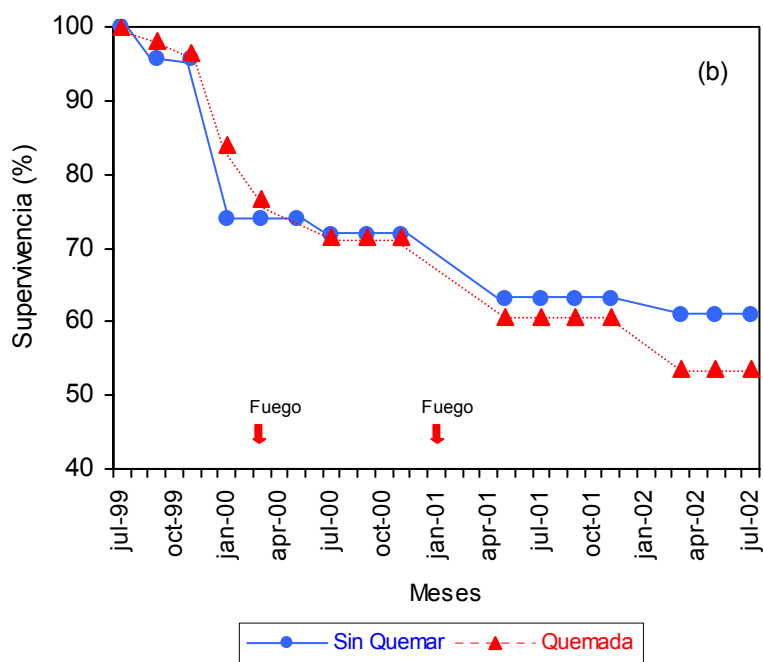
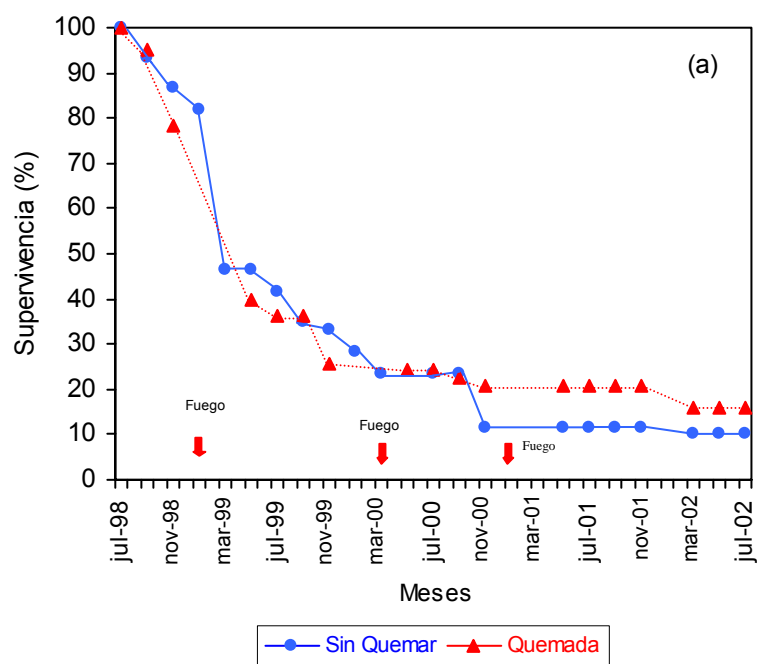


Figura 37. Curvas de supervivencia para (a) plántulas de *P. rigida* a lo largo de 48 meses en parcelas quemada y sin quemar, y (b) rebrotes jóvenes de *C. silvestris* a largo de 36 meses en parcelas quemada y sin quemar.

la época seca del segundo año (marzo 2000), la sabana se incendió de manera uniforme, quemándose ambas cohortes. La supervivencia al cabo del segundo año (julio 2000) alcanzó un valor bastante similar (entre 23 % y 25 %) para las cohortes no quemadas y quemadas respectivamente durante el primer año. A finales del experimento, al cabo del tercer año (julio 2001), la supervivencia en las plántulas de 36 meses se ubicó entre un 21 % y 12 % para las cohortes quemadas y sin quema durante el primer año respectivamente. La curvas de supervivencia muestran tendencias similares para ambas cohortes (quemadas y sin quema durante el primer año), indicando que no hubo diferencias entre tratamientos ($P < 0,05$; prueba Kolmogorov-Smirnov) (Figura 37).

En el caso de *C. silvestris* el seguimiento de la supervivencia se realizó en propágulos vegetativos recién brotados, de aproximadamente 30 días (fecha de marcaje, julio 1999). La supervivencia de los rebrotes jóvenes se mantuvo en valores altos (96 %) hasta finales de la época de lluvias (noviembre 1999). Durante los primeros meses de la época seca (enero y febrero 2000) hubo una mortalidad considerable (21 %), alcanzando la supervivencia un 75 %. A mediados del mes de marzo 2000, todavía en plena época seca, se quemó la sabana, permaneciendo un 45 % ($n = 46$) de los rebrotes marcados a comienzos del experimento (julio 1999) sin quemar, mientras que el 55 % ($n = 55$) restante se quemaron. No hubo efectos de la quema en la supervivencia de los propágulos vegetativos durante el primer año de seguimiento. La proporción de individuos que permanecieron vivos después de 16 meses (noviembre 2000) alcanzó un valor similar para ambos tratamientos (71% y 72% en los rebrotes quemados y no quemados respectivamente). A comienzos de la época seca del año 2001 (enero), ambas cohortes de rebrotes se quemaron. La supervivencia registrada a finales del experimento después de 24 meses (julio 2001) fue bastante aproximada para ambos tratamientos (61 % y 63 % en los rebrotes quemados y sin quema durante el primer año respectivamente). Las curvas de supervivencia muestran que los rebrotes sometidos a ambos tratamientos (quema y sin quema durante el primer año) presentan tendencias similares ($P < 0,02$; prueba Kolmogorov-Smirnov), lo cual indica que el fuego no tuvo efectos en la mortalidad de los propágulos vegetativos (Figura 37).

Un censo adicional realizado en julio del 2002, muestra que la proporción de individuos vivos permaneció prácticamente sin alteraciones en ambas especies al cabo del cuarto año del experimento en el caso de *P. rigida* y del tercer año para *C. silvestris* (16 % y 10 % en *P. rigida* para las cohortes quemadas y no quemadas durante el primer año respectivamente; 54 % y 61 % para *C. silvestris* en los rebrotes quemados y no

quemados durante el primer año respectivamente). Extrapolando las curvas de supervivencia desde julio 2001 hasta julio 2002, encontramos que las curvas muestran una tendencia asintótica sobre todo en *P. rigida*, indicando independientemente del tratamiento, la estabilización de la supervivencia en valores que oscilan entre 10 – 20 % para *P. rigida* y entre 50 – 60 % para *C. silvestris* (Figura 37).

4. DISCUSIÓN

4.1 Crecimiento y Supervivencia de Plántulas y Propágulos Vegetativos de *P. rigida* y *C. silvestris*

4.1.1 *Dinámica del crecimiento durante la fase de establecimiento*

En los ecosistemas estacionales como las sabanas tropicales, la fase de establecimiento de propágulos tiende a sincronizarse con el comienzo de la época de lluvias a través de diferentes estrategias en los distintos grupos funcionales. Si las semillas son dispersadas tardíamente durante la estación lluviosa, la posposición de la germinación hasta la próxima época favorable sería ventajoso (Silva & Ataroff 1985; Oliveira 1998). De esta forma se maximiza el primer período de crecimiento, antes del comienzo de la época seca (Labouriau et al. 1964; Oliveira & Silva 1993). Bajo estas circunstancias, la forma de crecimiento de las plántulas, la tasa relativa de crecimiento y la asignación de biomasa puede afectar el establecimiento exitoso (Moreira & Klink 2000).

Las semillas de *Palicourea rigida*, presentan latencia innata, proceso que permite sincronizar la germinación un año después de su dispersión al comienzo de la estación lluviosa (García-Núñez et al. 2001). Por otra parte, en las especies que se reproducen vegetativamente, como *Casearia silvestris*, la conexión de los propágulos con la planta madre representaría una ventaja con respecto a las plántulas, confiriéndoles un cierto grado de independencia de las condiciones ambientales en cuanto al suministro de agua y nutrientes, lo cual, por lo general, determina mayores tasas de crecimiento y una mayor resistencia al daño infringido por el fuego y los herbívoros, permitiéndoles una recuperación rápida ante el deterioro no letal ocasionado eventualmente por estos agentes (Abrahamson 1980; Cook 1985; Pitelka & Ashmun 1985; Peterson & Jones 1997; van Groenendael et al. 1997). En *C. silvestris*, debido a su capacidad de reproducción vegetativa a través de rebrotes de raíz, es posible encontrar propágulos vegetativos jóvenes en cualquier época del año, sin embargo, es después de la quema de la sabana, al comienzo de la época húmeda, cuando comúnmente se encuentran pequeños rebrotes colonizando los espacios liberados por la remoción del estrato herbáceo.

A pesar de las diferencias con respecto a la estrategia de regeneración (sexual ó vegetativa), en ambas especies se observó un patrón similar en la dinámica y magnitud de la tasa de crecimiento durante la fase de establecimiento. Durante la primera etapa de crecimiento, inmediatamente después de la germinación ó brote de los propágulos

vegetativos, las tasas de crecimiento fueron altas para luego disminuir significativamente 3 meses después de la emergencia del propágulo. Esta primera etapa de crecimiento acelerado, en el caso de *P. rigida*, correspondería a la fase de transición en cuanto a la dependencia de la tasa de crecimiento de las plántulas con respecto a las reservas de la semilla. En esta fase las plántulas dependen tanto de las reservas de la semilla como de los asimilados sintetizados por las primeras hojas formadas (Kitajima 1996). A su vez, el eje de la plántula en desarrollo (hipocótilo y epicótilo) puede servir como órgano temporal de reserva (Fenner 1987). Al hacer comparaciones de la tasa de crecimiento entre especies, las diferencias son particularmente notables inmediatamente después de la germinación cuando se alcanza la fase más o menos exponencial del crecimiento. Las comparaciones de la tasa de crecimiento en estadios posteriores se dificulta debido a las diferencias morfológicas y de desarrollo entre las especies (Grime & Hunt 1975). Para la época en que se comenzó a medir el crecimiento de los propágulos de ambas especies, las plántulas de *P. rigida* (de aproximadamente 30 días) ya habían perdido los cotiledones y presentaban los primeros pares de protófilos. El epicótilo es de consistencia blanda, con clorofila, y de aproximadamente 1,5 cm de largo, en promedio, mientras que el hipocótilo más la raíz propiamente dicha tienden a ser engrosadas desde estos primeros estadios, todavía con una consistencia blanda de color blanco, con abundantes pelos radicales y una longitud aproximada de 5,0 cm. Los pequeños brotes de raíz de *C. silvestris* carecen de raicillas, dependiendo por completo, en cuanto al abastecimiento de agua y nutrientes, de la planta madre, tal como fue comprobado en el experimento de desconexión. Este tipo de reproducción clonal, a través de brotes de raíz, es el más extendido en las leñosas, pudiendo los clones permanecer conectados desde pocos años hasta décadas (Reinartz & Popp 1987). La duración de este período de sostén, en las plantas clonales, puede depender de la relación entre el tamaño (masa) alcanzado por el rebrote (ramet) y su éxito (Bazzaz 1997). Algunos modelos predicen que el mantenimiento de la conexión durante períodos largos, sería favorecida, si la translocación de asimilados produce un incremento considerable en el éxito de los rebrotes. Sin embargo, si este traslado no produce tal incremento, las conexiones se romperían y los rebrotes hermanos pronto se harían independientes (Bazzaz 1997). Es de hacer notar, que existe muy poca información acerca de la integración fisiológica (movimiento de materiales entre ramets interconectados) de las plantas clonales, sobretodo en las especies leñosas (Bazzaz 1997; Peterson & Jones 1997).

Las tasas de crecimiento de ambas especies durante la fase temprana (26 y 17 mg g⁻¹ d⁻¹ para *P. rigida* y *C. silvestris* respectivamente) se encuentran dentro del rango reportado para esta etapa, en especies leñosas de sabana abierta (entre 25 y 35 mg g⁻¹ d⁻¹), y son substancialmente menores que las encontradas en especies leñosas de sabanas arboladas (entre 38 y 192 mg g⁻¹ d⁻¹) en el Cerrado (Moreira & Klink 2000). Valores de tasas de crecimiento considerablemente mayores (39,5 – 128,6 mg g⁻¹ d⁻¹) han sido reportados para 28 especies leñosas dicotiledóneas de Australia (Wright & Westoby 2000). Por otra parte, las tasas de crecimiento de *P. rigida* y *C. silvestris* en la fase temprana, están en el rango registrado en especies de árboles tolerantes a la sombra (alrededor de 20 mg g⁻¹ d⁻¹) de bosques tropicales (Kitajima 1996). Sin embargo, estudios realizados en bosques tropicales, sobre los efectos de los claros en el dosel en el crecimiento y morfología de las plántulas de especies de árboles con distinto grado de tolerancia a la sombra, muestran tasas de crecimiento a plena exposición de 18 mg g⁻¹ d⁻¹ en la especie pionera *Cecropia obtusifolia* (Popma & Bongers 1988). Estas divergencias en las tasas de crecimiento, en relación con el grado de tolerancia a la sombra encontradas en los mencionados estudios, en árboles de bosques tropicales, pueden deberse a la consideración de diferentes estadios de las plántulas (tiempos entre cosechas) para las mediciones en las tasas de crecimiento.

Las tasas de crecimiento registradas en lo que se ha designado como la segunda fase, correspondiente, a los últimos meses de la estación de lluvias (septiembre – noviembre; diferencia en biomasa entre individuos de 150 y 90 días de edad), fueron bajas (5,0 mg g⁻¹ d⁻¹ y 0,8 mg g⁻¹ d⁻¹ en *P. rigida* y *C. silvestris* respectivamente), siendo comparables a las encontradas por Popma y Bongers (1988) en diferentes especies arbóreas de bosques tropicales crecidas en condiciones de sombra (1 – 7 mg g⁻¹ d⁻¹). La disminución de la tasa de crecimiento, durante ésta segunda fase, estuvo determinada, principalmente, por una disminución significativa de la tasa de asimilación neta (NAR, la cual es el resultado del balance entre las ganancias de carbono en la fotosíntesis por unidad de área foliar, y del carbono utilizado en la respiración de las hojas, tallo y raíces) en ambas especies. Este período correspondería a la fase en donde el crecimiento de las plántulas es independiente de las reservas de la semilla, produciéndose una caída abrupta en la tasa de crecimiento, probablemente determinada por el cambio en el patrón de asignación de biomasa (aumento de la relación raíz / vástago), lo cual implica mayores costos respiratorios (menor NAR), y, también, por la deficiencia en nutrientes característica de los suelos de la sabana (Kitajima 1996; Sarmiento 1984). Estos

resultados concuerdan con los obtenidos por otros estudios que reportan, típicamente tasas bajas de crecimiento en las especies de leñosas de la sabana en comparación con las registradas en especies arbóreas heliófilas de bosques tropicales (Felippe & Dale 1990; Godoy & Felippe 1992; Moreira y Klink 2000).

Con respecto a las tasas de asimilación neta, *P. rigida* y *C. silvestris* presentan valores relativamente bajos a lo largo del período de crecimiento estudiado, siendo comparables a las tasas promedio reportadas para diferentes especies leñosas tropicales y subtropicales ($1 - 1,5 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), juveniles de árboles decídúos de hoja ancha de la zona templada ($0,3 - 1 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y juveniles de coníferas ($0,3 - 1 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Popma & Bongers 1988; Larcher 1995). En todo caso, la tendencia a una mayor tasa de crecimiento de las plántulas de *P. rigida*, en comparación con los rebrotes de *C. silvestris*, está determinada por una mayor NAR, así como por una mayor LAR, en los diferentes períodos considerados. En relación a las diferencias encontradas en la tasa de asimilación neta, aunque el balance asimilación / respiración a nivel de las hojas durante la época de lluvias, es similar para las dos especies ($A/R= 4,0$), un valor menor de NAR en *C. silvestris*, puede ser debido a otros sumideros de carbono, que no son posibles de contabilizar al cosechar solo la biomasa área de los pequeños rebrotes. Por otra parte, la mayor relación de área foliar ($LAR= SLA * LMR$; donde: LMR es la fracción de la biomasa total de la planta asignada a las hojas) en *P. rigida*, fue parcialmente el producto de una mayor área foliar específica (SLA) a lo largo del período de crecimiento considerado. Se ha determinado ampliamente, en numerosos estudios, que el principal carácter asociado con la innatas tasas bajas de crecimiento, en especies de habitats oligotróficos, tanto en monocotiledoneas como dicotiledoneas, y tanto de la zona templada como tropical, está relacionado con un bajo SLA (Garnier 1992; Marañón & Grubb 1993; Poorter & Remkes 1990). En general, bajos valores de SLA, disminuyen el área foliar disponible para la intercepción de luz y por lo tanto para la ganancia fotosintética de carbono, reduciéndose así la tasa relativa de crecimiento (Lambers & Poorter 1992). En el caso de las hojas de los árboles siempreverdes de la sabana, un bajo SLA, esta determinado por su acentuado escleromorfismo, el cual ha sido relacionado con el carácter oligotrófico de los suelos (Sarmiento et al. 1985). Las deficiencias minerales, particularmente de nitrógeno, fósforo, calcio y azufre, pueden limitar el crecimiento y, por lo tanto, se produciría acumulación de carbohidratos que podrían ser depositados en las paredes celulares, ya sea como celulosa ó como una gruesa cutícula, esclerénquima y otras estructuras mecánicas (Lambers et al. 1998). Características típicas de la anatomía foliar de árboles

siempreverdes de la sabana (*Curatella americana*, *Bowdichia virgiliodes*, *Byrsonima crassifolia* y *Casearia silvestris*), relacionadas con su marcado escleromorfismo, muestran un pronunciado espesor de lámina, numerosos estomas, espacios intercelulares pequeños, parénquima incoloro, tricomas y una cutícula muy gruesa (Mérida & Medina 1967).

En las plantas clonales, al igual que en las no clonales, cada ramet tiene fuentes y sumideros. Además, si existen conexiones funcionales entre varios ramets¹ de un clon², la translocación de asimilados a través del floema entre tales ramets dependerá de la intensidad relativa y las distancias de las respectivas fuentes y sumideros. La translocación podría variar en magnitud y dirección, dependiendo de las actividades de los ramets individuales. El movimiento de agua y nutrientes en el xilema ocurre en respuesta a los gradientes de potencial hídrico que se desarrollan como resultado de la transpiración desde la superficie de las hojas. En las plantas no clonales, este movimiento ocurre normalmente desde las raíces (sitios de alto potencial hídrico) a través de los tallos, hasta, finalmente, los sitios de transpiración en las hojas, donde por general existe un gradiente pronunciado de potencial hídrico con respecto a la atmósfera externa. En las plantas clonales, cada ramet posee todos los componentes de este sistema. Las conexiones xilemáticas con otros ramets pueden permitir que se desarrollen gradientes de potencial hídrico entre los diferentes ramets. Estos gradientes pueden ser dinámicos, dependiendo del suministro de agua de cada ramet y de sus demandas transpiracionales (Pitelka & Ashmun 1985). En especies rizomatosas del género *Carex*, por ejemplo, el 60 % del agua tomada por ramets localizados en parches de suelo húmedo es transportada hacia ramets del mismo genet localizados en suelo seco (de Kroon et al. 1996). El mantenimiento de conexiones funcionales entre los diferentes ramets de un clon, puede incurrir en diferentes costos para la planta, entre los cuales Pitelka & Ashmun (1985) señalan: costos de mantenimiento en términos de recursos y respiración; condiciones de estrés o daño localizadas (ejm., predación, sombreo, etc.) que pueden afectar el clon entero; el crecimiento, supervivencia y reproducción de ramets sanos bien desarrollados, pueden ser afectados y sacrificarse por el mantenimiento de ramets débiles; enfermedades (ejm., virus) se pueden esparcir más fácilmente entre los ramets.

¹Ramets: miembros de un genet, los cuales son efectiva ó potencialmente independientes.

² Clon: cualquier organismo [genet] que crece y se propaga por replicación de unidades genéticamente idénticas [ramets] que pueden funcionar y sobrevivir por ellas mismas si son separadas unas de las otras a través de algún proceso natural ó daño infringido.

En *C. silvestris*, la tasa de crecimiento de los rebrotes (ramets), fue calculada con solo la biomasa del vástago (biomasa aérea), por lo que, la tasa ligeramente positiva registrada después del período inicial de crecimiento acelerado, durante la fase de establecimiento de los propágulos, debe estar relacionada con la inversión de los asimilados en la construcción del sistema interconectado de nuevos rebrotes de raíz, que actúan como sumideros de carbono, agua y nutrientes.

En las plantas, el proceso de crecimiento depende de la coordinación de la actividad de las raíces y las hojas, de tal modo que exista un equilibrio funcional entre las partes aéreas y subterráneas. Este equilibrio determina cómo es la partición de biomasa a las raíces y al vástago, dependiendo de las condiciones de crecimiento, particularmente de la intensidad de luz y disponibilidad de nutrientes (Schulze 1982; Brouwer 1962 citado en Aerts & Chapin 2000). Wright & Westoby (2000), en 28 especies leñosas de Australia, encontraron que en cualquier etapa del crecimiento la mayoría de las especies asignaron mayor biomasa a las hojas que a las raíces, aunque, las especies de crecimiento lento tendieron a asignar una mayor proporción de la biomasa nueva a las raíces, dando como resultado una mayor superficie radical en comparación con la superficie foliar a lo largo del tiempo. Esta tendencia es generalizada en los ecosistemas con limitaciones nutricionales (Grime 1979; Chapin 1980; Tilman 1985; Tilman & Wedin 1991), siendo particularmente acentuada en las sabanas, donde el marcado oligotrofismo de los suelos y el fuego son factores ecológicos que determinan en las diferentes formas de vida una mayor asignación de biomasa a los órganos subterráneos (Sarmiento & Monasterio 1983). Esta arquitectura de la planta induce tasas bajas de crecimiento, producto de las tasas bajas de asimilación neta, como consecuencia de los costos en carbono que significa mantener una alta proporción de biomasa no fotosintética (Sarmiento & Monasterio 1983; Lambers et al. 1998). A nivel ecosistémico, una mayor asignación de biomasa a las raíces también es común encontrarla en ambientes áridos ó fríos; sin embargo, las sabanas estacionales son, aparentemente, el único ecosistema donde incluso los árboles muestran esta característica (Sarmiento 1984). La mayor parte de los estudios sobre la relación entre el estatus nutricional y los patrones de asignación de biomasa se han basado en trabajos de corta duración, realizados en condiciones controladas, en cámaras de crecimiento, no pudiendo ser extrapolados estos resultados directamente a las condiciones naturales en el campo, especialmente cuando se comparan especies con diferente biomasa y formas de vida diferentes (Aerts & Chapin 2000). Estudios recientes indican que la cantidad de biomasa asignada a las raíces probablemente es menos

importante que la morfología (por ejemplo: La longitud radicular específica (SRL) - longitud de raíces por unidad de masa de raíces) y arquitectura de las raíces, así como las asociaciones simbióticas con micorrizas, para explicar las adaptaciones a hábitats con diferentes niveles de disponibilidad de nutrientes (Fitter 1987; Aerts et al. 1991).

Los estudios pioneros de las leñosas del Cerrado pusieron de manifiesto el acentuado desarrollo de la biomasa subterránea, registrando raíces a profundidades de más de 12 m (Rawitscher & Rachid 1946 citados en Sarmiento et al. 1985). En las sabanas de Venezuela, especies como *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia* y *Bowdichia virgiliodes*, presentan un sistema radicular muy extenso tanto horizontal como verticalmente, encontrándose por ejemplo en árboles de *C. americana* que no sobrepasaban los 5 m de alto, raíces que alcanzan más de 20 m lateralmente (Foldats & Rutkis 1975). Este sistema dimórfico de las raíces, con una red superficial concentrada entre los primeros 30 a 40 cm del suelo, y un sistema profundo que alcanza por debajo de las capas rocosas del suelo, se ha reportado para diferentes especies leñosas de las sabanas africanas y de Sur América (Rutherford 1983; Sarmiento et al. 1985). Para las sabanas africanas la relación raíz / vástago en individuos adultos con alturas entre 4 y 5 m, puede encontrarse en un intervalo entre 0,4 hasta 3,0 (Cesar & Menaut 1974; Rutherford 1983). Esta relación puede variar dependiendo de la especie, el grado de desarrollo de la planta, la edad, perturbaciones como el fuego, herbivoría, etc., pero en todo caso es mucho mayor que en las especies arbóreas de ecosistemas boscosos. Por ejemplo, para bosques lluviosos de la Amazonía Central la relación entre la biomasa subterránea / biomasa aérea de todo el bosque es de 0,07 (Fittkau & Klinge 1973). Asimismo, la relación raíz / vástago para árboles en diferentes clases de altura puede variar desde 0,21 para individuos entre 1,5 – 5 m, disminuye a 0,15 para la clase entre 5 – 10 m, y cae hasta 0,06 en los árboles más altos (35 – 38 m) (Fittkau & Klinge 1973).

En términos de la dinámica de la regeneración, se ha señalado ampliamente, las ventajas que representa para las plántulas de las leñosas de la sabana una mayor asignación de biomasa a las raíces, y en correspondencia, su alargamiento durante su primera estación de crecimiento, lo cual les permite el almacenamiento de reservas subterráneas que podrán ser utilizadas en la estación desfavorable (Rizzini 1965; Oliveira & Silva 1993; Franco 1998; Moreira & Klink 2000). Los estudios precursores sobre la ecofisiología de los árboles del Cerrado, señalan que la mayor parte de las especies de leñosas tienen un sistema radicular caracterizado por una raíz pivote con crecimiento longitudinal principalmente hacia abajo. Igualmente, muchas especies presentan

engrosamiento temprano del hipocótilo ó mas frecuentemente de la raíz primaria formando un xilopodio (Rizzini 1965). Esta estructura sirve como reservorio de agua, almidón y nutrientes, y al mismo tiempo provee la capacidad de rebrote a través de yemas subterráneas protegidas (Rizzini 1965; Medina 1982). Diversos estudios en especies leñosas tanto de sabanas (González 1967; Miyanishi & Kellman 1986; Hoffmann et al. 2000) como de chaparrales de clima mediterráneo (Diamantoglou et al. 1989; Bowen & Pate 1993) señalan la importancia de las reservas de almidón en las raíces, como determinante para la capacidad de rebrote. En el presente trabajo, las plántulas de *P. rigida* claramente muestran la tendencia a una mayor asignación de biomasa a las raíces a través de la estación de crecimiento. Se registró una longitud máxima de raíces de 26 cm, con una proporción casi equivalente de biomasa de raíces y vástago (BR/BV= 0,9) hacia finales de la época de lluvias, en juveniles de 150 días de haber germinado. Asimismo, la tasa de crecimiento de las raíces a lo largo de la fase de establecimiento, fue mayor que la tasa de crecimiento del vástago. En individuos juveniles de 3 años de edad, la relación raíz / vástago fue similar a la encontrada en plántulas de 150 días, no obstante, la longitud máxima de las raíces (50 cm) y el área foliar fue significativamente superior. Por otra parte, la formación de un xilopodio se evidenció muy temprano en el desarrollo de las plántulas. De igual modo, las diferentes especies de leñosas tanto de sabanas abiertas como arboladas del Cerrado, estudiadas por Moreira & Klink (2000), muestran en su mayoría, una mayor tasa de crecimiento de las raíces en comparación con el vástago, así como una relación raíz / vástago alta. Valores entre 1 y 4 de relación raíz / vástago fueron registrados en especies de sabana abierta tales como *Eriotheca pubescens*, *Stryphnodendron adstringens*, *Dalbergia miscolobium* y *Kielmeyera coriacea*, al cabo de 150 días después de la germinación. Oliveira & Silva (1993) reportan para dos especies arbóreas del género *Kielmeyera*, en el Cerrado, un síndrome de regeneración caracterizado por una germinación rápida al comienzo de la estación lluviosa y engrosamiento temprano de las raíces en forma de xilopodio.

En síntesis, durante la época de lluvias, individuos fisiológicamente independientes como las plántulas de *P. rigida*, tuvieron una productividad mayor que los rebrotes de *C. silvestris*, como lo indica su tasa de asimilación neta, la cual es una medida del balance de carbono de la planta entera. Esto sugiere que durante la fase de establecimiento en la época de lluvias, las plántulas de *P. rigida* comparativamente no estarían limitadas por agua y nutrientes. Sin embargo, durante la época seca las mencionadas ventajas de la integración de los clones en términos del abastecimiento de agua y nutrientes determinan

que los rebrotes de *C. silvestris* puedan tener tasas de asimilación de CO₂ y transpiración similares a las de la época favorable, mientras que en las plántulas de *P. rigida* el balance de carbono de sus hojas se encuentra cercano al punto de compensación.

4.1.2 Dinámica de la supervivencia durante la fase de establecimiento

Para las plantas leñosas de la sabana, las cuales son potencialmente longevas y tienen bajas tasas de mortalidad una vez establecidas, el período de reclutamiento de plántulas es crítico en su historia de vida (Scholes & Archer 1997).

Los efectos de la vegetación herbácea en el reclutamiento de las leñosas son variables, pudiendo operar múltiples mecanismos de manera compleja para influenciar la emergencia y el establecimiento (De Steven 1991). Las gramíneas pueden regular el reclutamiento de las leñosas directamente a través de la competencia por luz, agua y nutrientes, ó, indirectamente, como combustible que influencia la frecuencia del fuego y su intensidad (Scholes & Archer 1997).

A su vez, el fuego ejerce múltiples efectos dependiendo de la escala. Considerando las poblaciones de plantas, el efecto puede ser directamente adverso (por mortalidad, reducción de biomasa, etc); indirecto, como por ejemplo, el aumento de la temperatura del aire como consecuencia de una disminución en el albedo (Dias et al. 1996; Silva 1996). Incluso, dependiendo de la especie, el efecto puede ser positivo, tanto sobre el crecimiento vegetativo (Hoffman 1999) como sobre la reproducción (Silva et al. 1996). La acción del fuego es compleja e interdependiente de otros factores que actúan de forma simultánea, tales como, el pastoreo, la precipitación, la erosión, las interacciones bióticas, etc. (Frost & Roberson 1987). Los efectos de las quemadas dependen de la época del año en que ocurren y de las condiciones bióticas para ese momento. Ello en función de variables tales como la cantidad, calidad y proporción de la biomasa seca, la dirección y velocidad del viento, temperatura del aire, etc (Lacey et al. 1982; Trollope 1982). Tomando en consideración estas variables, el fuego es espacialmente muy heterogéneo, pudiendo dar como resultado una serie de parches que van desde ausencia de fuego hasta quema con temperaturas letales (Silva & Sarmiento 1997).

La supervivencia de las plántulas de las leñosas generadas durante una época de lluvias dada, estará supeditada a la disponibilidad de agua en las capas superficiales del suelo, las cuales constituyen el dominio de la capa de raíces de las plantas herbáceas. Por lo tanto, el establecimiento exitoso de propágulos dependerá de su capacidad de alcanzar las capas de suelo más allá de la zona de las raíces de las gramíneas, y en la

construcción de suficientes reservas energéticas subterráneas que permitan el rebrote de la biomasa aérea después del fuego y la sequía. Bajo estas circunstancias, la probabilidad de establecimiento estará correlacionada con la duración de la estación de lluvias y con las propiedades de los suelos relacionadas con el drenaje y altura de la mesa de agua. En condiciones donde se acorte el período de disponibilidad de agua en el suelo para las plantas (PAM), el reclutamiento podría depender de la ocurrencia de oleadas de germinación que tienen lugar durante años muy húmedos de baja mortalidad (Medina & Silva 1990; Wilson & Witkowski 1998). En este contexto las especies de leñosas con reproducción vegetativa tendrían ventajas competitivas (Ferri 1961; Abrahamson 1980; Bradstock & Myerscough 1988; Peterson & Jones 1997; Hoffmann 1996, 1998).

Los patrones arriba señalados en cuanto al intercambio de gases y la capacidad de producir materia orgánica, se traducen en una dinámica de supervivencia de los propágulos durante el período de establecimiento caracterizada por una baja tasa de mortalidad en ambas especies, siendo sólo ligeramente superior la supervivencia de los propágulos vegetativos de *C. silvestris* (96 %) que la de las plántulas de *P. rigida* (80 %). Comparativamente los efectos deletéreos del déficit hídrico y el fuego sobre la supervivencia durante la época seca fueron menores sobre los rebrotes de *C. silvestris* (71% y 72% de supervivencia en los rebrotes quemados y no quemados respectivamente durante el primer año), sin embargo, las plántulas de *P. rigida* mostraron un éxito de establecimiento considerablemente alto al cabo de un año, no habiendo efectos significativos del fuego en la supervivencia de las plántulas (36 % y 42 % de supervivencia para la cohorte quemada y sin quema durante el primer año respectivamente).

Estos resultados tienen dos implicaciones importantes con respecto al reclutamiento de propágulos sexuales: por un lado, demostrarían claramente que las plántulas de *P. rigida* son capaces de desarrollar en tan solo una estación de crecimiento después de la germinación la suficiente biomasa radical para resistir el estrés hídrico de la época seca y rebrotar después del fuego. Por otra parte, sugiere, que el establecimiento de plántulas pudo haber sido alentado por condiciones climáticas atípicamente favorables desde el punto de vista hídrico durante la época seca.

Con respecto a la primera hipótesis, los resultados de los cursos de intercambio de gases, potencial hídrico foliar y en última instancia la supervivencia misma de las plántulas, indican que estas, efectivamente, tenían acceso al agua, lo cual les permitió a una fracción relativamente alta permanecer vivas durante la época desfavorable. Los datos de potencial hídrico del suelo en la zona de enraizamiento (10 – 20 cm de

profundidad), muestran valores que oscilan entre $-1,0$ y $-1,7$ MPa, alcanzando mínimos de $-2,1$ MPa durante los meses pico de la época seca (enero – febrero de 1999). Ya para principios del mes de marzo de 1999, el potencial hídrico del suelo (10 – 20 cm de profundidad) se encontraba con valores bastante altos (alrededor de $-0,6$ MPa). Estos valores de potencial hídrico del suelo registrados en la época seca, muestran que las plántulas tenían disponibilidad de agua, aunque se encontraban cerca o incluso por debajo del punto de pérdida de turgencia desde tempranas horas de la mañana durante este período. Como dato referencial para el área de estudio en relación a la disponibilidad de agua en el perfil del suelo, el trabajo de Goldstein et al. (1986) reporta el potencial hídrico del suelo a 10, 40 y 70 cm de profundidad a lo largo de los años 1981 y 1982, encontrando fluctuaciones pronunciadas en los horizontes superficiales (a los 10 cm de profundidad, se alcanza un potencial hídrico de $-2,0$ MPa en los meses de la época seca) donde la densidad de raíces de gramíneas es alta. Estas fluctuaciones del potencial hídrico se amortiguan a mayor profundidad (a partir de 40 cm, se alcanza un potencial hídrico alrededor de $-0,5$ MPa en los meses de la época seca) sugiriendo que la cantidad de agua disponible, aún sin la proximidad de una capa freática, es adecuada todo el año para aquellas formas de crecimiento como los árboles siempreverdes que poseen un sistema radical profundo y extendido. Si bien, existe una alta variabilidad interanual en la cantidad de agua que entra al ecosistema a través de las precipitaciones, lo cual condiciona la cantidad de agua en el suelo, estos resultados sirven como punto de referencia e indican que plántulas con una profundidad de raíz comprendida entre 10 y 40 cm estarían sujetas a potenciales mínimos del suelo entre $-2,0$ y $-0,5$ MPa durante la época seca. En el presente estudio, las plántulas de *P. rigida* con raíces de hasta 26 cm de longitud, alcanzan en la época seca potenciales mínimos de $-2,4$ MPa sin llegar al punto de marchitez permanente. Se produce una recuperación parcial del estado hídrico de la plántula durante la noche, registrándose potenciales al amanecer tan bajos como $-1,7$ MPa, el cual reflejaría el potencial hídrico del suelo, suponiendo condiciones de “equilibrio” entre el suelo y la planta. En un estudio experimental sobre el desarrollo de plántulas de diferentes especies de leñosas del Cerrado, Rizzini (1965) encontró que hasta los dos años de desarrollo, las raíces de ninguna de las especies pudo alcanzar la profundidad de 1 m. De este modo, las raíces de las plántulas pasaron 1 - 2 períodos secos en la porción más seca del suelo. Plantas jóvenes, de un año de edad, de una especie leñosa como *Hymenaea stilbocarpa*, presentaban una raíz primaria de 30 cm de longitud, pudiendo mantener durante la estación seca sus hojas en buenas condiciones a

pesar de que el contenido de agua del suelo se encontraba ciertamente por debajo (7 %) del punto de pérdida de turgencia. Este autor señala, que entre las características que permiten a las raíces soportar la sequedad del suelo, se encuentran: su temprana e intensa lignificación y suberización; la deposición de pectina en las paredes celulares, la cual es una sustancia con una alta capacidad de absorber agua manteniendo hidratadas las raíces, y el desarrollo de estructuras como el xilopodio.

Por otra parte, el establecimiento exitoso de plántulas de *P. rigida* apoya la hipótesis planteada acerca de que el reclutamiento de las leñosas de la sabana que se propagan sexualmente es favorecido por la ocurrencia de años excepcionalmente húmedos. En efecto, el año del establecimiento se caracterizó por presentar una estación seca (entre diciembre-98 y febrero-99) bastante húmeda. El período más estresante hídricamente fue desde principios de diciembre hasta mediados de enero, evidenciándose claramente en la sequedad de las capas superficiales del suelo y el marchitamiento del estrato herbáceo. La sabana se quemó parcialmente precisamente a comienzos de enero. Durante los meses de enero y febrero se presentaron lluvias esporádicas, imprimiéndole al ambiente un frescor inusual justo en el pico de la estación seca. Ya, en el mes de marzo las lluvias se hicieron más frecuentes, presentando la sabana en general un aspecto bastante húmedo. Además, ese año (1999) coincidió con el evento climático de La Niña, el cual se caracteriza precisamente por ser muy húmedo (Acevedo et al. 1999). Sin embargo, como lo señalan estos mismos autores, el efecto de los eventos climáticos de El Niño y La Niña en Venezuela se manifiestan con mayor intensidad en la zona costera, siendo moderada su influencia en la variabilidad climática de los Llanos.

El éxito de reclutamiento de plántulas en las especies leñosas de la sabana ha sido un punto controversial en la literatura desde los primeros estudios ecofisiológicos de las plantas del Cerrado (Sarmiento & Monasterio 1983). Ferri (1960, 1961, 1963 citado en Labouriau et al. 1964), señalaba firmemente que las plantas perennes del Cerrado se multiplicaban casi exclusivamente a través de propagación vegetativa. Aunque hay poca información sobre el establecimiento de plántulas en las sabanas tropicales, algunos estudios han demostrado la funcionalidad de la reproducción sexual en las especies leñosas (Labouriau et al. 1964; Oliveira & Silva 1993; Franco et al. 1996a,b; Nardoto et al. 1998; Kanegae et al. 2000). Estos trabajos, indican que la mayor parte de la mortalidad tiende a ocurrir durante los primeros meses después de la germinación, todavía en la época lluviosa, sobreviviendo la mayoría de las plantas restantes la estación seca siguiente. El fuego aunque puede ser un factor importante de mortalidad para las

plántulas durante el primer año de vida, aquellas con más de un año, presentan tasas altas de supervivencia, sugiriendo que ya han acumulado suficientes reservas nutricionales para sobrevivir la sequía y perturbaciones como el fuego.

Un aspecto importante que afecta la dinámica de la regeneración, es el régimen de perturbaciones que caracterizan un ecosistema particular, dado el papel significativo de los disturbios en reducir la dominancia de las plantas establecidas e incrementar la disponibilidad de recursos para las plántulas. Igualmente los disturbios pueden remover hojarasca y humus que eventualmente ocasionan barreras para el establecimiento de plántulas. En este sentido, el fuego en las sabanas actúa como un disturbio temporal y espacialmente heterogéneo que puede abrir espacios para su posterior recolonización. Por ejemplo, para dos especies de arbustos de la sabana, en Belize, *Miconia albicans* y *Clidemia sericea*, la densidad de plántulas de ambas especies alcanzó un pico en los tres años transcurridos después de las quemaduras, declinando luego de largos períodos sin fuego. El establecimiento de las plántulas fue significativamente mayor en la sabana abierta en comparación con áreas donde la densidad de leñosas era alta, y estuvo íntimamente ligado, a la liberación de espacios por el fuego, al consumir la capa de hojarasca superficial depositada en el suelo (Miyaniishi & Kellman 1986). El ambiente post-fuego puede ser favorable para la supervivencia y crecimiento de las plántulas, si las semillas pueden sobrevivir el paso del fuego ó llegar al sitio justo después de la quema (Whelan 1997). Las curvas de supervivencia de varias especies de leñosas de clima mediterráneo en el suroeste de Australia, muestran pendientes significativamente más pronunciadas (mayor mortalidad), en los sitios no quemados que en los quemados, ocurriendo la mayor parte de la mortalidad en los meses secos del verano. Las condiciones favorables post-fuego desaparecen para el segundo año, igualándose para este época la supervivencia de los sitios quemados y no quemados (Purdie 1977; Whelan 1997). En el presente trabajo, *C. silvestris* muestra una profusa regeneración a través de rebrotes de raíz en zonas recientemente perturbadas, ya sea por fuego ó algún otro tipo de intervención (por ejemplo; préstamos de tierra a orillas de las carreteras).

Sin embargo, las plantas establecidas no siempre tienen efectos negativos sobre el establecimiento de plántulas. Se ha mostrado que la facilitación ocurre en diversos ecosistemas, tales como: ciénagas saladas (Bertness & Hacker 1994), desiertos (Jordan & Nobel 1979), y sabanas (Kellman & Miyaniishi 1982; Archer 1995). En los estudios arriba mencionados, la presencia de individuos vivos mejoró el establecimiento y/o crecimiento de las plántulas. Numerosos factores pueden ser responsables de promover el

establecimiento bajo un dosel, tales como, condiciones más favorables de temperatura y agua, enriquecimiento de nutrientes por la hojarasca, y disminución de la predación (Belsky et al. 1989; Belsky et al. 1993; Belsky 1994; Mordelet et al. 1993; Mordelet & Menaut 1995; Vetaas 1992; Barnes & Archer 1999). En el caso de *P. rigida*, los resultados del censo realizado en el sitio de estudio evidencian claramente que la distribución espacial de las plántulas es principalmente agregada alrededor de los árboles padres, lo cual sugiere para esta especie que la facilitación ó efecto nodriza juega un papel importante en determinar su nicho de regeneración. El modo de dispersión de ésta especie, la cual es llevada a cabo principalmente por pájaros (*Tyrannus melancholicus*, *Moluthrus bonariensis* y *Elaenia chiriquensis*), seguramente, es uno de los factores clave que ayudan a determinar su patrón de regeneración, ya que estos animales utilizan como perchas árboles adultos ya sea de *P. rigida* ó de otras especies de leñosas de la sabana, lo cual tiende a concentrar las semillas defecadas bajo el dosel establecido (Wütherich et al. 2001). Por otra parte, en las hipótesis iniciales de trabajo se había planteado que este síndrome de regeneración reduciría la competencia entre las plántulas recién germinadas y las gramíneas, ya que las condiciones sombreadas bajo dosel serían desfavorables para las gramíneas C₄ con altos requerimientos lumínicos. Sin embargo, no encontramos diferencias significativas en la cobertura de gramíneas (método del cuadrado puntual, 400 puntos de muestreo a lo largo de una transecta de 10 m x 100 m) entre zonas de sabana abierta y bajo la sombra de árboles. En este sentido, Mordelet (1993) y Belsky et al. (1989), señalan, que de hecho, árboles aislados pueden actuar facilitando el establecimiento de gramíneas y otras especies del estrato herbáceo en las sabanas, determinando un mejor estado hídrico a éstas plantas, las cuales tienen un sistema radicular superficial.

Los efectos beneficiosos de la cobertura sobre el establecimiento de plántulas de especies leñosas, han sido reportados en diversos estudios realizados en sabanas tropicales y subtropicales. En el Cerrado, para varias especies arbóreas y arbustivas, se ha encontrado que el establecimiento generalmente es mayor bajo las copas de los árboles, que en la sabana abierta (Labouriau et al. 1963; Hoffmann 1996). En las de sabanas de roble (*Quercus* L.), en el suroeste de los Estados Unidos, es evidente el efecto de facilitación en el establecimiento de *Q. emoryi*, estando sus plántulas localizadas casi exclusivamente bajo la sombra de sus congéneres. La sombra del dosel de los árboles adultos fue importante en todos los estadios del desarrollo de las plántulas, aumentando las tasas de reclutamiento entre 30 y 60 veces (Weltzin & McPherson 1999).

De igual manera, en *Acacia karroo*, una especie leñosa invasora del pastizal en las sabanas de Sur Africa, la sombra es el factor más importante para establecimiento de plántulas (aumento de la supervivencia del plántulas en un 30 %), debido a su efecto positivo en la humedad del suelo. La supervivencia de las plántulas estuvo relacionada con la disponibilidad de humedad, con poca ó ninguna supervivencia por debajo de 500 mm anuales de precipitación, lo cual sugiere que el establecimiento de esta especie solo ocurre en ciertos años muy lluviosos (O'Connor 1995). Resultados similares, han sido reportados para *Brachystegia spiciformis*, especie arbórea de las sabanas semiáridas en Zimbabwe, donde la regeneración ocurre marcadamente agrupada alrededor de los árboles padre (Grundy et al. 1994).

El desarrollo de extensas superficies de arbustales espinosos en áreas de sabanas, en las planicies del Río Grande al sur de Texas, constituye un ejemplo que apoya el modelo de facilitación de Connell & Slatyer (1977). La especie leñosa, *Prosopis glandulosa*, colonizó sitios de pastizal y sirvió como foco para el reclutamiento de otras especies de leñosas dispersadas por pájaros que estaban restringidas a otros hábitats, dando como resultado un paisaje compuesto por una cronosecuencia de grupos de plantas leñosas dispersas en el pastizal, organizadas alrededor de los núcleos de *P. glandulosa* (Archer et al. 1988). Dadas sus propiedades invasoras, limitaciones de dispersión más que su capacidad de establecimiento, pueden haber mantenido bajas las densidades de *P. glandulosa* en el pastizal antes de la introducción del ganado (vacas, ovejas, caballos), el cual actúa como un agente dispersor muy efectivo de las semillas de esta especie (Archer et al. 1988). Por otra parte, a una escala mayor, todo este proceso de invasión de las leñosas al pastizal ha sido modulado por cambios en los regímenes de precipitación que comenzaron a finales del siglo 19 (Archer 1989). En conjunto, la interacción de factores como: el sobrepastoreo, la supresión del fuego y los cambios climáticos, han actuado de modo complejo para determinar la invasión de las leñosas al pastizal en las planicies del Río Grande (Archer 1990).

En el presente trabajo, la comparación de la distribución de los valores de supervivencia a lo largo del período estudiado (cuatro años de seguimiento de la supervivencia para las plántulas de *P. rigida* y tres años para los rebotes de *C. silvestris*), indica que no existen diferencias significativas entre tratamientos (quema todos los años y sin quema durante el primer año) en ambas especies, lo cual demuestra una relativa insensibilidad frente al fuego de los propágulos tanto sexuales como vegetativos. Estudios realizados en sabanas, tanto en Brasil, como en la Costa de Marfil, indican que no solo los

individuos adultos de las plantas leñosas responden a los daños ocasionados por el fuego a través de un profuso rebrotamiento desde las partes subterráneas, si no que incluso las plántulas tienen esta capacidad de rebrotar cuando son quemadas (Cesar & Menaut 1974); Coutinho 1982). No obstante, los valores de supervivencia, significativamente superiores, registrados en los dos tratamientos para *C. silvestris* con respecto a los encontrados en *P. rigida*, corrobora la mayor resistencia a las quemas de los propágulos vegetativos. Incluso en ramets de *C. silvestris* desconectados experimentalmente de la planta madre, se evidencia una rápida recuperación, observándose después de dos meses, la emergencia desde el tallo remanente, de pequeñas raicillas que los convierte en individuos completamente independientes con una alta capacidad de rebrote después del fuego (30 % de supervivencia después del fuego, al cabo de un año de la desconexión).

Hoffmann (1998) en un estudio sobre los efectos del fuego sobre la reproducción y supervivencia en seis especies de leñosas del Cerrado con mecanismos contrastantes de regeneración, encuentra que el fuego tiende a incrementar la importancia de la reproducción vegetativa en relación a la reproducción sexual. La mortalidad de plántulas inducida por el fuego varió ampliamente entre las especies, en un rango desde 33% al 100%. El autor concluye, que la alta frecuencia de las quemas con intervalos de 1 a 3 años que caracterizan actualmente al Cerrado, deben estar causando el cambio en la composición de especies, favoreciendo aquellas capaces de reproducirse vegetativamente. Para una especie de sabanas densamente arboladas (cerradão) como *Simarouba amara*, aunque tiene la capacidad de reproducirse sexualmente a través de semillas, su propagación es principalmente vegetativa, por medio de rebrotes laterales que emergen de cada xilopodio, lo cual le permite sobrevivir el paso del fuego. Sin embargo, el fuego es el principal factor limitante para la dispersión de esta especie, y en base a tasas de crecimiento de juveniles se estima que el tiempo necesario para ser inmune a las quemas está entre 10 y 15 años, cuando las plantas alcanzan una altura aproximada de 3 m de alto y 5 cm de diámetro a la altura de pecho (Raw & Hay 1985).

En otros ecosistemas que han evolucionado bajo regímenes periódicos de quemas, donde la reproducción sexual puede ser limitada por los daños ocasionados a los propágulos por el fuego, déficit hídrico, predación, etc., se ha encontrado que la reproducción vegetativa juega un papel importante en el mantenimiento y crecimiento de las poblaciones de las leñosas. Los efectos del fuego y la sequía en la regeneración tanto sexual como vegetativa de *Banksia elegans*, una especie de chaparrales de clima

mediterráneo en Australia, muestran que el reclutamiento de plántulas después de la quema fue nulo. La reproducción vegetativa como modo de regeneración, compitió con las plántulas después del disturbio, siendo la producción de rebrotes de raíz responsable del incremento poblacional (3,5 veces) en los 3 años siguientes al fuego. No obstante, se señala, que oleadas de reclutamiento de plántulas han debido ocurrir muchas veces en el pasado, posiblemente asociadas con años excepcionalmente húmedos, en vista del alto número de genets en la población (Lamont 1988). De igual forma, en una especie arbustiva como *Andira legalis* (Leguminosae) propia de planicies costeras arenosas ("restinga") del sureste de Brasil, la reproducción vegetativa después del fuego fue la responsable del incremento poblacional, dado que aunque se produjeron frutos, la germinación de semillas y establecimiento de plántulas no ocurrió (Cirne & Scarano 2001). El reclutamiento después del fuego en una especie conífera serotina, *Widdringtonia nodiflora*, en los fynbos de Sur Africa, ocurrió principalmente a través de rebrotes vegetativos, dado que el establecimiento de plántulas fue prácticamente inexistente, debido principalmente a la baja cosecha de semillas producto de la destrucción por el fuego de la mayor parte de los conos (> 80 %) sobre la planta (Keeley et al. 1998). En arbustales sujetos a quemas periódicas de baja intensidad en la costa Atlántica de Los Estados Unidos, especies como *Gaylussacia baccata*, *Quercus prinus*, *Vaccinium vacillans* y *Gaylussacia frondosa*, a pesar de que potencialmente todas se pueden reproducir sexualmente a través de grandes bancos de semillas en el suelo, su regeneración después de fuegos experimentales fue exclusivamente a través de la propagación vegetativa, por medio de rebrotes de yemas latentes de rizomas en respuesta a la mortalidad de los tallos existentes (Matlack et al. 1993).

En general, los variados mecanismos de regeneración vegetativa pueden facilitar el rápido y abundante reestablecimiento ó recuperación de las poblaciones de plantas, después de muchos tipos de perturbaciones, en particular el fuego, el cual juega un papel primordial en la dinámica de las comunidades de sabanas tropicales de Sur América, África y Australia, así como de vegetación de tipo Mediterráneo, como chaparrales y matorrales (Peterson & Jones 1997). Muchas, si no la mayoría de las especies de leñosas de estos ambientes tienen la capacidad de rebrotar de los lignotubérculos u otras estructuras subterráneas (Coutinho 1982; Walker & Gillison 1982). Numerosos estudios, como los citados en el párrafo anterior, señalan que la propagación vegetativa y la capacidad de rebrote permiten una alta supervivencia a las plantas que tienen esta habilidad. Estos datos argumentan enfáticamente sobre valor adaptativo de la capacidad

de rebrote a través de alguna de las estructuras subterráneas. El valor adaptativo de esta capacidad no yace en el escape a nivel espacial ó la evasión del fuego, ya que las especies que se reestablecen vegetativamente siguen quemándose, si no que, las ventajas ofrecidas por la clonalidad en este contexto, es la recuperación potencial una vez quemadas, tal vez a un mínimo costo (Peterson & Jones 1997). Dado que las raíces generalmente no son dañadas por el fuego, y éstas representan una inversión substancial de la planta, económicamente es ventajoso para la planta, reutilizar estas estructuras, y en este caso la capacidad de rebrote cumple con este objetivo (Peterson & Jones 1997).

Los resultados encontrados en el presente trabajo con respecto al establecimiento exitoso de plántulas en *P. rigida*, desafían la hipótesis de que la reproducción sexual de las especies de leñosas de la sabana sería limitada por la estación seca. Sin embargo, comparando ambas especies, el mejor desenvolvimiento de *C. silvestris* con respecto al estrés hídrico y el fuego, sugieren que bajo condiciones climáticas más secas, las especies que se propagan vegetativamente podrían predominar en el estrato leñoso de los ecosistemas de sabanas.

CAPÍTULO 3

Discusión General y Aspectos Concluyentes

Las sabanas constituyen uno de los tipos de vegetación más característicos, donde ocurre la co-dominancia de formas de vida contrastantes, gramíneas y árboles (Scholes & Archer 1997). Esta coexistencia les imprime una fisionomía típica: una matriz de pastizal interrumpida por árboles aislados. La densidad de árboles varía desde muy pocos, en una sabana pastizal, hasta comunidades donde los árboles llegan a formar un dosel casi cerrado (Sarmiento 1984). El patrón espacial y la abundancia relativa de gramíneas y árboles en las sabanas están determinadas por interacciones complejas y dinámicas entre el clima, la topografía, suelos, geomorfología, herbivoría y fuego (Solbrig 1996). Estas interacciones pueden ser sinérgicas o antagónicas y pueden reflejar variaciones estocásticas ó “*feedbacks*” positivos (Scholes & Archer 1997).

Medina & Silva (1990), plantean que la densidad de las leñosas está determinada por dos factores fundamentales: la disponibilidad de agua a lo largo del año y el fuego. Los regímenes de quema, a su vez, son dependientes de la precipitación anual, ya que ésta determina la producción en el período favorable, y por ende, la acumulación de material combustible en la época seca. Por otra parte, las probabilidades de quema disminuyen, con incrementos en la duración del período lluvioso. Por lo tanto, la fisionomía de la sabana sería un proceso dinámico, determinado por los avances y retrocesos del componente leñoso, en función de la magnitud de la precipitación y de su distribución a lo largo del año.

Tomando en cuenta estas consideraciones, en la figura 38, se intenta esquematizar los principales factores, procesos y sus interacciones, que influyen en la dinámica poblacional de las leñosas siempreverdes de las sabanas estacionales. El eje principal del diagrama está conformado por los principales determinantes ambientales en cuanto a la estructura y funcionamiento de las sabanas en los trópicos, suponiendo condiciones de pastoreo muy extensivo que impliquen un impacto bajo de la herbivoría. Del eje principal hacia abajo, se presentan, los principales mecanismos que contribuyen a mantener un balance hídrico favorable y algunas de sus consecuencias para la ganancia de carbono (modificado de Sarmiento et al. 1985).

Asimismo, del eje principal hacia arriba, se exponen las principales características morfo-funcionales relacionadas con el patrón de asignación de biomasa de las plantas y su resistencia al estrés hídrico y el fuego, así como los principales eventos fenológicos que caracterizan la ecología reproductiva y determinan la dinámica de la regeneración de las leñosas siempreverdes de las sabanas estacionales.

La alta frecuencia de quemas prevaleciente en los ecosistemas de sabanas, y una estación seca prolongada, pueden ser considerados como las mayores limitaciones para la reproducción sexual en las especies leñosas de las sabanas, debido a sus efectos negativos sobre las semillas y las plántulas (Ferri 1961; Rizzini & Heringer 1962; Bradstock & Myercough 1988; Hoffmann 1996, 1998). Estos autores consideran que bajo estas condiciones, la reproducción vegetativa podría ser más exitosa que la reproducción sexual. Otro aspecto importante que puede limitar la reproducción sexual de las leñosas, son las pérdidas de material reproductivo debido al fuego, dado que la mayor parte de las especies florecen en la estación seca. En algunas especies de leñosas del cerrado brasileño, el fuego causa una reducción inmediata en el éxito de la reproducción sexual por la destrucción de las estructuras reproductivas y semillas (Hoffmann 1998). Es de destacar, que los efectos negativos de las quemas sobre la reproducción sexual, dependen no solo en las variaciones temporales y espaciales del fuego, sino también de características particulares de las especies, como su tamaño natural, arquitectura, fenología, esfuerzo reproductivo tamaño – dependiente, mecanismos de protección de las semillas del fuego, y habilidad de las plántulas para rebrotar.

Algunos estudios (Ataroff 1975; Ramírez 1993; García-Núñez et al. 1996; García-Núñez et al. 2001) sobre la ecología reproductiva de especies dominantes de leñosas siempreverdes de las sabanas estacionales en Venezuela, han determinado que éstas producen una gran cantidad de propágulos viables anualmente, y que dentro de este grupo funcional, existen diferentes estrategias de regeneración que sincronizan el proceso de establecimiento de plántulas a comienzos de la época húmeda. Por ejemplo, en *Byrsonima crassifolia* (altura 4 – 6 m), la producción anual de semillas viables es muy alta (43593 semillas/individuo). Además posee un banco permanente de semillas en el suelo, donde la germinación esta controlada por un mecanismo de quiescencia impuesto por la dureza de la cubierta seminal. En una especie de porte bajo, como *Palicourea rigida* (altura máxima 3 m), la producción de semillas es más modesta (2428 semillas/individuo). Sus semillas presentan latencia innata que sincroniza la germinación un año después de su dispersión, al comienzo de la época húmeda. Por otra parte, en una especie de porte

alto como *Bowdichia virgiliodes* (altura 4 – 10 m), la producción de semillas fue muy pobre (718 semillas/individuo) durante el período de estudio, debido a una tasa alta de aborto de flores (90,4 %) y una gran predación de semillas predispersión. En esta especie, la germinación procede inmediatamente después de su dispersión, al comienzo de la estación favorable (García-Núñez et al. 2001).

Aunque existe poca información sobre el establecimiento de plántulas en las sabanas tropicales, nuestros resultados con *P. rigida*, y los resultados de algunos estudios realizados en el Cerrado Brasileño (Oliveira & Silva 1993; Franco et al. 1996a,b; Nardoto et al. 1998; Kanegae et al. 2000), evidencian que las plántulas son capaces de producir la suficiente cantidad de biomasa en su primera estación de crecimiento, permitiéndoles rebrotar y sobrevivir después del fuego durante la estación seca, lo cual constituye una demostración de la funcionalidad de la reproducción sexual en especies leñosas de la sabana.

A través del enfoque ecofisiológico utilizado en el presente trabajo, se dilucidaron un conjunto de estrategias morfo-funcionales que ayudan a explicar el éxito de establecimiento de propágulos en especies leñosas de la sabana. En el caso de *P. rigida*, una vez que sus semillas son dispersadas, los mecanismos de latencia permiten la sincronización de la germinación al comienzo de la estación favorable. El desarrollo de las plántulas es muy acelerado al comienzo, con un modo de crecimiento caracterizado por la temprana esclerofización de las hojas y engrosamiento de las raíces formando un xilopodio. Durante la fase del establecimiento, el patrón del intercambio de gases se caracteriza por tasas fotosintéticas relativamente bajas (aunque con una alta eficiencia instantánea en el uso del nitrógeno), típica de especies propias de ecosistemas oligotróficos, y en parte determinadas, por las condiciones sombreadas del microambiente donde se desarrollan. Asimismo, se distinguen por presentar, una baja eficiencia de uso de agua, producto de las pocas restricciones estomáticas a las pérdidas de agua por transpiración. Esta estrategia, que tiende a maximizar la ganancia de carbono, con un alto costo en agua, cuando éste recurso no es un factor limitante, son características que favorecen la regeneración exitosa de las leñosas siempreverdes a través de semillas, en un ambiente estacional como la sabana. En la época seca, las plántulas presentan un marcado control estomático, y una alta tolerancia al déficit hídrico (alta eficiencia de carboxilación en condiciones de sequía; paredes celulares elásticas que permiten el mantenimiento de la turgencia), logrando mantener tasas de asimilación positivas a bajos potenciales hídricos. Por otra parte, la especie con propagación vegetativa, como *C.*

silvestris, tienen la ventaja de estar conectadas a la planta madre, lo cual permite el establecimiento de propágulos, de una manera, hasta cierto punto independiente, de las condiciones ambientales que la rodean.

Estos resultados, que muestran una relativa insensibilidad frente al fuego en las plántulas de especies leñosas que se propagan sexualmente, contribuirían a explicar, las tendencias encontradas a nivel de la comunidad, acerca de incrementos en la densidad de las leñosas en sabanas tropicales las cuales comúnmente están sometidas a frecuencias de quemadas relativamente altas (1 – 3 años, Hoffmann 1998). Trabajos realizados en la Estación Biológica de los Llanos, en Venezuela, sugieren que la protección del fuego y pastoreo eran los factores principalmente responsables del aumento en la cobertura de árboles durante el período 1968 – 1991 (San José & Fariñas 1971, 1983, 1991). Sin embargo, estudios recientes en esta misma área (Silva et al. 2001), y en sabanas de África (Dauguet & Menaut 1992) y Australia (Jacklyn 2000), indican que ha ocurrido un aumento sustancial en la cobertura de leñosas aproximadamente en los últimos 30 años, independientemente de que el fuego y pastoreo se hayan excluido. Estas investigaciones apuntan a la conclusión de que el fuego y pastoreo son solo parte de un sistema complejo de factores que interactúan afectando la estructura de la sabana (Walker 1987). Otros factores que influyen la relación árboles/gramíneas, están relacionados, no sólo, con la disponibilidad de agua, tipo de sustrato, profundidad del suelo, sino también, con otros factores prominentes tales como, disturbios crónicos y episódicos, heterogeneidades a pequeña escala (Van de Koppel & Prims-Herbert 1998; Gomez-Sal et al. 1999) y cambios climáticos (Jacklyn 2000).

Los resultados obtenidos también sugieren que bajo las condiciones ambientales del área de estudio, en Barinas, las cuales determinan un tipo de sabana estacional, relativamente húmeda (precipitación media anual: 1554 mm; duración promedio de la estación de crecimiento (PAM): alrededor de 240 días, basado en el índice de Bailey 1979), a pesar de las frecuencias de quemadas muy altas que caracterizan esta localidad (anual durante el período de estudio), una especie con gran capacidad de rebrote, que se reproduce sexualmente, como es el caso de *P. rigida*, aparentemente no está en desventaja en relación al ingreso de nuevos individuos y mantenimiento de su población (como lo indican su estructura poblacional, y sus tasas de producción de semillas y supervivencia de plántulas) con respecto a *C. silvestris*, la cual presenta una profusa regeneración vegetativa. Aunque el mantenimiento de las poblaciones de las leñosas de las sabanas en el corto plazo, está asegurado por su capacidad de rebrote, es de

esperarse que la reproducción sexual juegue un papel importante en el mantenimiento poblacional en el largo plazo, tal como lo sugiere el esfuerzo reproductivo de algunas especies (García-Núñez et al. 2001). Por otra parte, el mejor desenvolvimiento en cuanto a la resistencia al estrés hídrico y el fuego presentado por *C. silvestris*, indica que bajo condiciones más secas, especies tolerantes a la sequía, con capacidad de reproducirse vegetativamente, tendrían ventajas competitivas y predominarían en el estrato leñoso de la sabana. En este sentido, los resultados de un estudio sobre la distribución espacial de las leñosas en sabanas de Mesa, en el Oriente de Venezuela, muestran que *P. rigida* se ubica en zonas de relieves residuales y emergentes, con mayores contenidos de arcilla y limo y donde por ende la disponibilidad potencial de agua es mayor que en *C. silvestris*, la cual está asociada a los relieves menos alterados y de acumulación, con mayores contenidos de arena y menos agua disponible (Smith 2002).

La dinámica de ingreso de nuevos individuos a las poblaciones en especies freatófitas, evasoras al déficit hídrico, como *P. rigida*, puede estar respondiendo a condiciones climáticas atípicas, que determinen años excepcionalmente lluviosos. En el presente estudio, la estación seca durante el período de establecimiento de las plántulas, se caracterizó por ser relativamente húmeda, lo cual, ciertamente, fue un factor que contribuyó a propiciar condiciones favorables para el reclutamiento. Dauguet & Menaut (1992), interpretan la forestación encontrada en las sabanas de Lamto, como una tendencia a nivel regional que resultó de un periodo lluvioso que afectó a toda la región, independientemente del régimen de fuego. Igualmente, el incremento significativo en la densidad de leñosas en diferentes localidades de sabana en Australia durante los últimos 30 años, ha sido correlacionado con cambios climáticos, donde sequías intensas en los años 30 y 60 fueron sucedidas por períodos de alta pluviosidad en los 70 (Jacklyn 2000).

En relación a la dinámica del proceso de regeneración, se han señalado ampliamente en la literatura las ventajas que representan para las plántulas de las leñosas de la sabana una mayor asignación de biomasa a las raíces y su alargamiento durante la primera estación de crecimiento, lo cual les permite el almacenamiento de reservas subterráneas que podrán ser utilizadas en la estación desfavorable (Rizzini 1965; Oliveira & Silva 1993; Franco 1998; Moreira & Klink 2000). En *P. rigida*, el engrosamiento temprano de la raíz principal formando un xilopodio puede explicar sus altas tasas de supervivencia. Esta especie, al parecer, forma un banco de plantas localizado principalmente bajo el dosel de árboles adultos, las cuales rebrotan continuamente después de los daños ocasionados por el fuego durante la estación seca

(García-Núñez et al. 2001). Esta estrategia de establecimiento implica que el reclutamiento ocurriría cuando el sistema radicular de la plántula alcanza las capas húmedas del suelo, y la planta entonces, comienza a desarrollar un tallo permanente. Este comportamiento podría explicar la estructura poblacional de *P. rigida*, donde las plantas pequeñas muestran poca correlación entre la altura y el diámetro del tallo (García-Núñez et al. 2001). Plantas de diferentes cohortes pueden tener tamaños similares y rebrotan desde el suelo hasta que comienza a desarrollar un tallo permanente. En especies leñosas de la sabana tales como *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia*, *Bowdichia virgiliodes* y *Kielmeyera coriacea*, se encuentran estructuras poblacionales en forma de “J” invertida, en donde la mayor parte de los individuos de las categorías de tamaño inferiores esta conformado por rebrotes de diferentes edades (Ataroff 1975; Oliveira & Silva 1993; García-Núñez 2001). Asimismo, una especie con reproducción clonal como *C. silvestris*, desarrolla bajo el manto de gramíneas, un banco de propágulos vegetativos con un alto grado de interconexión, los cuales rebrotan desde la estructuras subterráneas después de las quemadas. De este modo, ambos sistemas de regeneración (sexual y vegetativa), convergen en una misma estrategia, consistente en el desarrollo de un banco de plantas con una alta capacidad de rebrote.

La alta resistencia al fuego de los propágulos tanto sexuales como vegetativos, indica, que la disponibilidad de agua (espacio – temporal) en las sabanas debe ser el factor determinante para la dinámica del establecimiento de las leñosas. En este contexto, la dinámica del fuego (espacio – temporal) jugaría un papel preponderante en determinar las tasas de paso entre las diferentes categorías de tamaño en las poblaciones de estas especies. Bajo estas condiciones, se requerirían períodos relativamente largos sin quemadas, para que los propágulos que se encuentran en el banco de plantas suprimidas alcancen la madurez reproductiva. En el caso de especies como *P. rigida* y *B. crassifolia* la madurez reproductiva se alcanza en individuos de aproximadamente 5 cm de diámetro basal y 1 m de altura (García-Núñez et al. 2001). Por otro lado, la recuperación de la capacidad de reproducirse sexualmente en individuos adultos afectados por el fuego es muy variable. Por ejemplo, para varias especies de leñosas del Cerrado, Hoffmann (1998) estima un intervalo mínimo de 2 a 5 años sin quemadas para que ocurra la reproducción sexual.

Por otra parte, la alta supervivencia de los propágulos ante el estrés hídrico y el fuego presentada por las especies estudiadas, también plantea, que bajo las condiciones ambientales del sitio de estudio, el proceso de establecimiento, en sí mismo, podría no ser

un cuello de botella para la dinámica de las poblaciones. En este sentido, Silva & Sarmiento (1997) utilizando modelos demográficos matriciales para estimar la respuestas de las poblaciones de leñosas de la sabana a frecuencias variables de quema, encuentran que la contribución relativa de la supervivencia de los adultos a la tasa de incremento poblacional (λ), es muy superior a todas las demás tasas vitales juntas, llamando la atención la escasa importancia de la fecundidad. La segunda contribución más importante fue la de la supervivencia de los juveniles. Asimismo se pone de manifiesto la mayor sensibilidad de λ a las tasas de transición que implican crecimiento, señalando que si pudiera producirse un crecimiento anual de individuos juveniles a adultos, la respuesta en términos de crecimiento poblacional sería notable. Aunque se ha señalado que las leñosas de la sabana son potencialmente longevas y tienen bajas tasas de mortalidad una vez establecidas (Scholes & Archer 1997), la evaluación de los efectos del fuego a largo plazo en las plantas establecidas es un aspecto importante de estudio del cual se tiene muy poca información. Por ejemplo, en un experimento de quemas prescritas en un área de sabana arbolada del Cerrado la cual había sido protegida del fuego durante 18 años, Silva et al. (1996) reportan tasas de mortalidad relativamente altas (7 % - 19 %) en individuos adultos de diferentes especies de leñosas.

Bajo esta perspectiva, el aumento en la densidad de leñosas que se ha observado en diferentes áreas de sabanas tropicales y subtropicales (Archer 1990; Dauguet & Menaut 1992; Jacklyn 2000) con el advenimiento de años húmedos subsecuentes, podría ser el producto de un crecimiento acelerado de las plantas que se encuentran suprimidas en el banco. Este proceso dependerá de que éstas condiciones climáticas atípicas, por un lado, propicien el desarrollo de regímenes de fuego que favorezcan las tasas de crecimiento desde juveniles de diferentes tamaños hasta adultos reproductivos, y por otro lado, induzcan el establecimiento de nuevos individuos que pasarían a formar parte del banco de plantas.

En general, la información ecofisiológica que disponemos de las leñosas siempreverdes de las sabanas, indica que en su mayoría son especies evasoras al déficit hídrico estacional a través de sistemas radiculares profundos que les permiten el acceso al agua del subsuelo durante todo el año. Esta característica, por lo tanto las hace relativamente susceptibles a cambios climáticos dirigidos hacia condiciones más secas, que impliquen una disminución pronunciada de la capacidad de almacenamiento de agua en el suelo. Sin embargo, existe un amplio gradiente de respuestas dentro de este grupo funcional, lo cual sugiere, que ante una eventual alteración en las condiciones

ambientales, se podría generar un cierto grado de reemplazamiento florístico sin mayores cambios en el funcionamiento del sistema (Sarmiento 1996).

BIBLIOGRAFÍA

Abrahamson WG (1980). Demography and vegetative reproduction. En: O.T Solbrig (ed.). Demography and Evolution in Plant Populations. University of California Press, Berkeley, pp. 89-106.

Acevedo M, McGregor K, Andressen R, Ramírez H & Ablan Magdiel (1999). Relations of climate variability in Venezuela to tropical Pacific SST anomalies. Proceedings of the 10th Symposium on Global Change Studies, Dallas, USA, pp. 81-84.

Aerts R & Chapin III FS (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.

Aerts R, Boots RGA & Van der Aart PJM (1991). The relation between above and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87: 551-559.

Archer S (1989). Have southern Texas savannas been converted to woodlands in recent history?. *American Naturalist* 134: 545-561.

Archer S (1990). Development and stability of grass/woody mosaics in a subtropical savanna parkland, Texas, USA. *Journal of Biogeography* 17: 453-462.

Archer S (1995). Tree-grass dynamics in a Prosopis-thornscrub savanna parkland: Reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience* 2: 83-99.

Archer S, Scifres C, Bassham CR & Maggio R (1988). Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs* 58: 111-127.

Ataroff (1975). Estudios ecológicos poblacionales en dos especies de árboles de las sabanas de los llanos. Tesis de Grado, Facultad de Ciencias, ULA. 51 pp.

Bailey HP (1979). A simple moisture index based upon a primary law of evaporation. *Geograf. Ann.* 3-4: 196-215.

Barnes PW & Archer S (1999). Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation?. *Journal of Vegetation Science* 10: 525-536.

Bazzaz FA (1997). Allocation of resources in plants: State of the science and critical questions. In: Bazzaz FA & Grace J (Eds.). Plant Resource Allocation. Academic Press, pp. 1-23.

Beadle CL (1987). Plant Growth Analysis. En: Coombs J, Hall DO, Long SP, Scurlock JMO (Eds.). Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis. Second edition. Pergamon Press, Great Britain. pp. 298.

Beard, JS (1967). Some vegetation types of tropical Australia in relation to those of Africa and America. *Journal of Ecology* 55, 271-290.

Belsky AJ (1994). Influences of trees on savanna productivity: test of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75: 922-932.

Belsky AJ, Amundson RG, Duxbury JM, Riha SJ, Ali AR & Mwonga SM (1989). The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* 26: 1005-1024.

Belsky AJ, Mwonga SM, Amundson RG, Duxbury JM & Ali AR (1993). Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high and low rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology* 30: 143-155.

Bertness MD & Hacker SD (1994). Physical stress and positive interactions among marsh plants. *American Naturalist* 144: 363-372.

Bolaños JA & Longstreth DJ (1984). Salinity effects on the water potential components and bulk elastic modulus of *Alternanthera phytolerooides* (Mart.) Griseb. *Plant Physiology* 75: 281-284.

Borchert R (1994a). Induction of rehydration and budbreak by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. *Trees* 8: 198-204.

Borchert R (1994b). Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* 8: 115-125.

Borchert R (1994c). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.

Bourlière F (1983). *Ecosystems of the World*. 13. Tropical Savannas. Elsevier, Amsterdam.

Bowen BJ & Pate JS (1993). The significance of root starch in post-fire shoot recovery of the resprouter *Stirlingia latifolia* R. Br. (Proteaceae). *Annals of Botany* 72: 7-16.

Bradstock RA & Myerscough PJ (1988). The survival and population response to frequent fires of two woody resprouters *Banksia serrata* and *Isopogon anemonifolius*. *Australian Journal of Botany* 36: 415-431.

Burguess SSO, Adams MA, Turner NC & Ong CK (1998). The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115: 306-311.

Caldwell MM & Richards JH (1989). Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia* 79: 1-5.

Calkin HW & Pearcy RW (1984). Seasonal progressions of tissue and cell water relations parameters in evergreen and deciduous perennials. *Plant, Cell and Environment* 7: 347-352.

Cesar, J. & Menaut, J.C. 1974. Le pleuplement végétale. *Bulletin de Liaison des Chercheurs de Lamto*, Numéro special 2:1-16.

Chapin III FS (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematic* 11: 233-260.

Chaves MM (1991). Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42: 1-16.

Chiariello NR, Mooney HA & Williams K (1989). Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. En: Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney HA, Rundel PW. 1989. *Plant Physiological Ecology. Field methods and instrumentation*. Chapman and Hall. Great Britain. pp. 457.

Cirne P & Scarano FR (2001). Resprouting and growth dynamics after fire of the clonal shrub *Andira legalis* (Leguminosae) in a sandy coastal plain in south-eastern Brazil. *Journal of Ecology* 89: 351-357.

Clayton-Greene KA (1983). The tissue water relations of *Callitris columellaris*, *Eucalyptus melliodora* and *Eucalyptus microcarpa* investigated using the pressure-volume technique. *Oecologia* 57: 368-373.

Connell JH & Slatyer RO (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.

Cook RE (1985). Growth and development in clonal plant populations. En: Jackson J, Buss LW, Cook RE (Eds.). *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press, pp. 259-296.

Coutinho LM (1982). Ecological effect of fire in Brazilian Cerrado. En: Huntley BJ & Walker EH (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas. Ecological Studies* 42, Springer-Verlag, Berlin, pp. 273-291.

Cowan IR & Farquhar GD (1977). Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. En: Jennings DH (ed.). *Integration of Activity in the Higher Plants*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 205-229.

Dauguet JM & Menaut JC (1992). Evolution sur 20 ans d'une parcelle de savanna boisée non protégée du feu dans la réserve de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Candollea* 47: 621-630.

Dawson TE (1993). Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565-574.

de Bie S, Ketner P, Paasse M & Geerling C (1998). Woody plant phenology in the West Africa savanna. *Journal of Biogeography* 25: 883-900.

de Kroon H, Fransen B, van Rheenen JWA, van Dijk A & Kreulen R (1996). High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labelling. *Oecologia* 106: 73-84.

De Steven D (1991). Experiments on mechanisms of tree establishment in old field succession: seedling survival and growth. *Ecology* 72: 1076-1088.

Demmig-Adams B, Adams WW, Winter K, Meyer A, Schreiber U, Pereira JS, Kruger A, Czygan FC & Lange OL (1989). Photochemical efficiency of photosystem II, photon yield

of O₂ evolution, photosynthetic capacity and carotenoid composition during the mid-day depression of net CO₂ uptake in *Arbutus unedo* growing in Portugal. *Planta* 177: 377-387.

Diamantoglou S, Rhizopoulou S, Herbig A & Kull U (1989). Seasonal trends in energy content and storage substances in the mediterranean shrub *Ephedra*. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum* 10: 263-274.

Dias IFO, Miranda AC & Miranda HS (1996). Efeitos do fogo no regime térmico do solo de um campo sujo de cerrado. En: Miranda HS, Saito CH & Dias BFS (Eds.). Impactos de queimadas em áreas de Cerrado e Restinga. Depto. De Ecología, Universidade de Brasília.

Duff GA, Myers BA, Williams RJ, Eamus D, O'Grady A & Fordyce IR (1997). Seasonal patterns in soil moisture, vapour pressure deficit, tree canopy cover and pre-dawn water potential in a northern Australian savanna. *Australian Journal of Botany* 45: 211-224.

Eamus D & Cole SC (1997). Diurnal and seasonal comparisons of assimilation, phyllode conductance and water potential of three *Acacia* and one *Eucalyptus* species in the wet-dry tropics of Australia. *Australian Journal of Botany*. 45: 275-290.

Eamus D, Myers BA, Duff GA & Williams RJ (1999). Seasonal variations in photosynthetic rate of eight savanna tree species of Australia. *Tree Physiology* 19: 665-672.

Eamus D & Prior L (2001). Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. *Advances in Ecological Research* 32: 113-197.

Evans JR (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78: 9-19.

Farji A (1992). Dinámica de islas boscosas en una sabana-parque: la actividad de las *Attini* (Hymenoptera, Formicidae) y su relación con la invasión de las leñosas. Tesis MSc., Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, pp. 66.

Farquhar GD & Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 317-345.

Felippe GM & Dale JE (1990). The effects of phosphate supply on growth of plants from the Brazilian Cerrado: experiments with seedlings of the annual weed *Bidens gardneri* Baker (Compositae), *Qualea grandiflora* (Mart.) (Vochysiaceae). *Oecologia* 82: 81-86.

Fenner M (1987). Seedlings. *New Phytologist* 106: 35-47.

Ferri MG (1961). Problems of water relations of some Brazilian vegetation types, with special consideration of the concepts of scleromorphy and xerophytism. En: Plant-water relationships in arid and semiarid conditons. Proceedings of the Madrid Symposium, pp. 191-197, Arid Zone Research, UNESCO, Paris.

Field C & Mooney HA (1986). The photosynthesis – nitrogen relationship in wild plants. En: Givnish TJ (Ed.). On the Economy of Plant Form and Function. Cambridge University Press. pp. 25-55.

Field C, Merino J & Mooney HA (1983). Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia* 60: 384-389.

Fitter AH (1987). An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytol.* 106: 61-77.

Fittkau E & Klinge H (1973). On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5: 2-14.

Foldats E & Rutkis E (1975). Ecological studies of chaparro (*Curatella americana* L) and manteco (*Byrsonima crassifolia* HBK) in Venezuela. *Journal of Biogeography* 2: 159-178.

Fordyce IR, Duff GA & Eamus D (1997). The water relations of *Allosyncarpia ternata* (Myrtaceae) at contrasting sites in the monsoonal tropics of northern Australia. *Australian Journal of Botany* 45: 259-274.

Foyer CH (1988). Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation of leaves. *Plant Physiol. Biochem.* 26: 483-492.

Franco A (1998). Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* 136: 69-76.

Franco AC & Lüttge U (2002). Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356-365.

Franco AC, Nardoto GB & Souza MP (1996a). Patterns of soil water potential and seedling survival in the Cerrados of Central Brazil. Proceedings of the 1st International Symposium on Tropical Savannas, Brasilia, pp. 277-280.

Franco AC, Souza MP & Nardoto GB (1996b). Estabelecimento e crescimento de *Dalbergia miscolobium* Benth. em áreas de campo sujo e cerrado no DF. Memórias del Simposio: Impacto das Queimadas sobre os Ecossistemas e Mudanças Globais, Brasilia, pp. 84-91.

Franks PJ, Gibson A & Bachelard EP (1995). Xylem permeability and embolism susceptibility in seedlings of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. From two different climatic zones. *Australian Journal of Plant Physiology* 22: 15-21.

Frost P & Robertson F (1987). The ecological effects of fire in savannas. En: Determinants of tropical savannas (Ed. Walker BH), pp. 93-140. IUBS Monograph series # 3. IRL Press, Paris.

García-Núñez C, Azócar A & Silva JF (1996). Fruit, seed production and size structure in some evergreen tree species of the venezuelan savannas. Proceedings of the 1st International Symposium on Tropical Savannas, pp. 284-289.

García-Núñez C, Azócar A & Silva JF (2001). Seed production and soil seed bank in three evergreen woody species from a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology* 17: 563-576.

Garnier E (1992). Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology* 80: 665-675.

Givnish TJ & Vermeij GJ (1976). Sizes and shapes of liane leaves. *American Naturalist* 110: 743-778.

Godoy SMS & Felipe GM (1992). Crecimiento inicial de *Qualea cordata*, una árvore dos Cerrados. *Revista Brasileira de Botânica* 15: 23-30.

Goldstein G & Sarmiento G (1987). Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. En: Walker BH (ed.). *Determinants of Tropical Savannas*. IUBS monograph series 3, IRL Press, Oxford, pp. 13-38.

Goldstein G, Sarmiento G & Meinzer F (1986). Patrones diarios y estacionales en las relaciones hídricas de árboles siempreverdes de la sabana tropical. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* 7(21) 107-119.

Goldstein G, Rada F, Canales J & Azócar A (1990). Relaciones hídricas e intercambio de gases en especies de sabanas americanas. En: *Las Sabanas Americanas, aspectos de su biogeografía, ecología y utilización*. (Ed. Sarmiento, G.), pp. 219-242. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana.

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. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. Medellín. Simposio. pp. 37-49.

Goldstein G, Rada F, Sternberg L, Burguera JL, Burguera M, Orozco A, Montilla M, Zabala O, Azócar A, Canales MJ & Celis A (1989b). Gas exchange and water balance of a mistletoe species and its mangrove hosts. *Oecologia* 78: 176-183.

Gomez-Sal A, Rey-Benayas JM, Lopez-Pintor A & Rebollo S (1999). Role of disturbance in maintaining a savanna-like pattern in Mediterranean *Retama sphaerocarpa* shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10: 365-370.

González VC (1967). Efectos del fuego sobre la reproducción de algunas plantas de los llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 111:70-103.

Grime JP (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 222.

Grime JP & Hunt R (1975). Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63: 393-422.

Grundy IM, Campbell BM & Frost PGH (1994). Spatial pattern, regeneration and growth rates of *Brachystegia spiciformis* and *Julbernardia globiflora*. *Vegetatio* 115: 101-107.

Harper J (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.

Hesla BI, Tieszen HL & Boutton TW (1985). Seasonal water relations of savanna shrubs and grasses in Kenya, East Africa. *Journal of Arid Environments* 8: 15-31.

Hinckley TM, Duhme F, Hinckley AR & Richter H (1980). Water relations of drought hardy shrubs: Osmotic potential and stomatal reactivity. *Plant, Cell and Environment* 3: 131-140.

Hoffmann WA (1996). The effects of fire and cover on seedling establishment in neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84: 383-393.

Hoffmann WA (1998). Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* 35:422-433.

Hoffmann WA (1999). Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology* 80: 1354-1369 .

Hoffmann WA, Bazzaz FA, Chatterton NJ, Harrison PA & Jackson RB (2000). Elevated CO₂ enhances resprouting of a tropical savanna tree. *Oecologia* 123: 312-317.

Hunt R (1978). Plant Growth Analysis. Studies in Biology No. 96. Edward Arnold, London. pp.67.

Jacklyn P (2000). Tropical savannas: not what they used to be. *Savanna Links*. <http://savanna.ntu.edu.au>. Issue 14: 8-11.

Jackson PC, Meinzer FC, Bustamante M, Goldstein G, Franco A, Rundel PW, Caldas L, Iglar E & Causin F (1999). Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19: 717-724.

Jacob J & Lawlor D (1991). Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants. *Journal of Experimental Botany* 42: 1003-1011.

Jones HG (1992). Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology. Second edition, Cambridge University Press, pp. 428.

Jones HG (1998). Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 49: 387-398.

Jones MM & Turner NC (1978). Osmotic adjustments in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiology* 61: 122-126.

Jordan PW & Nobel PS (1979). Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in north western sonoran desert. *American Journal of Botany* 66: 1079-1084.

Kanegae MF, Braz da S. V & Franco AC (2000). Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgiliodes* em duas fitofisionomias típicas dos Cerrados do Brasil Central. *Revista Brasileira Bot.*, São Paulo 23: 459-468.

Keeley JE, Keeley MB & William B (1998). Stem demography and post-fire recruitment of a resprouting serotinous conifer. *Journal of Vegetation Science* 10: 69-76.

- Kellman M & Miyanishi K (1982). Forest seedlings establishment in neotropical savannas: observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *Journal of Biogeography* 9: 193-206.
- Kitajima K (1996). Ecophysiology of tropical tree seedlings. En: Mulkey SS, Chazdon RL and Smith AP (eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, pp. 559-596.
- Kitajima K & Fenner M (2000). Ecology of Seedling Regeneration. En: Fenner M (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd Edition. CABI Publishing, UK, pp. 331-359.
- Knoop WT & Walker BH (1985). Interactions of woody and herbaceous vegetation in a Southern African savanna. *Journal of Ecology* 73: 235-253.
- Labouriau LG, Marques Valio IF, Labouriau ML & Handro W (1963). Nota sobre a germinação de sementes de plantas de Cerrados em condições naturais. *Rev. Brasil. Biol.* 23: 227-237.
- Labouriau LG, Marques Valio IF & Heringer EP (1964). Sobre o sistema reproductivo de plantas dos Cerrados. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, 36: 449-464.
- Lacey CJ, Walker J & Noble IR (1982). Fire in Australian tropical savannas. En: Huntley BJ & Walker EH (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin, pp. 247-272.
- Lambers H & Poorter H (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: A search of physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 22: 187-261.
- Lambers H, Chapin F & Pons T (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York. pp. 540.
- Lamont BB (1988). Sexual versus vegetative reproduction in *Banksia elegans*. *Botanical Gazette* 149: 370-375.
- Larcher W (1995). *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Third Edition, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 506.
- Lawlor W (1993). *Photosynthesis: Molecular, Physiological and Environmental Processes*. 2nd. edition. Longman Group. pp. 316.
- Le Roux X & Mordelet P (1995). Leaf and canopy CO₂ assimilation in a West African humid savanna during the early growing season. *Journal of Tropical Ecology* 11: 529-545.
- Le Roux X & Bariac T (1998). Seasonal variations in soil, grass and shrub water status in a West African humid savanna. *Oecologia* 113: 456- 466.

Le Roux X, Bariac T & Mariotti A (1995). Spatial partitioning of the soil water resource between grass and shrub components in a West African humid savanna. *Oecologia* 104: 147-155.

Lloyd J & Farquhar GD (1994). ^{13}C discrimination during CO_2 assimilation by the terrestrial biosphere. *Oecologia* 99: 649-660.

Long SP, Hallgreen JE. 1987. Measurement of CO_2 assimilation by plants in the field and the laboratory. En: Coombs J, Hall DO, Long SP, Scurlock JMO (eds). Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis. Second edition. Pergamon Press, Great Britain. pp. 298.

Marañón T & Grub PJ (1993). Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology* 7: 591-599.

Matlack GR, Gibson DJ & Good RE (1993). Regeneration of the shrub *Gaylussacia baccata* and associated species after low-intensity fire in an Atlantic coastal plain forest. *American Journal of Botany* 80: 119-126.

Medina E (1967). Intercambio gaseoso de árboles de las sabanas de *Trachypogon* de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 111: 56-69.

Medina E. (1982). Physiological ecology of neotropical savanna plants. En: Ecology of Tropical Savannas (Ed. B.J. Huntley and B.H. Walker), pp. 308-335. Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin.

Medina E (1986). Forest, savannas and montane tropical environments. En: Baker NR and Long SP (Eds.). Photosynthesis in Contrasting Environments. Elsevier Science Publishers B.V., (Biomedical Division), pp. 139-171.

Medina E. & Silva J. (1990). The savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrients availability. *Journal of Biogeography* 17: 403-413.

Medina E & Francisco M (1994). Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. *Tree Physiology* 14: 1367-1381.

Meinzer F, Seymour V & Goldstein G (1983). Water balance in developing leaves of four tropical savanna woody species. *Oecologia*. 60: 237-243.

Meinzer FC, Goldstein G & Jaimes M (1984). The effect of atmospheric humidity on stomatal control of gas exchange in two tropical coniferous species. *Canadian Journal of Botany* 62: 591-595.

Meinzer FC, Goldstein G, Franco AC, Bustamante M, Iglar E, Jackson P, Caldas L & Rundel PW (1999). Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian Cerrado woody species. *Functional Ecology* 13: 273-282.

Mérida T & Medina E (1967). Anatomía y composición foliar de árboles de las sabanas de *Trachypogon* en Venezuela. *Boletín Sociedad Venezolana Ciencias Naturales* 111: 45-55.

Miyaniishi K & Kellman M (1986). The role of nutrient reserves in regrowth of two savanna shrubs. *Canadian Journal of Botany* 64: 1244-1248.

Monasterio M & Sarmiento G (1976). Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3: 325-356.

Montilla M, Azócar A & Goldstein G (1989). Efectos de la hemiparásita *Phthirusa pyrifolia* sobre el balance hídrico de dos hospedantes. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum* 10: 379-396.

Mooney HA, Field C & Vázquez-Yanes C (1984). Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. En: Medina E, Mooney HA and Vázquez-Yanes C (Eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. The Hague, Boston, Lancaster, pp. 113-128.

Mooney HA, Gulmon SL, Rundel PW & Ehleringer J (1980). Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the northern Atacama desert. *Oecologia* 44: 177-180.

Mordelet P (1993). Influence of tree shading on carbon assimilation of grass leaves in Lamto savanna, Côte d'Ivoire. *Acta Oecologica* 14: 119-127.

Mordelet P & Menaut JC (1995). Influences of trees on above-ground production dynamics of grasses in a humid savanna. *Journal of Vegetation Science* 6: 223-228.

Mordelet P, Abbadie L & Menaut JC (1993). Effects of tree clumps on soil characteristics in a humid savanna of West Africa (Lamto, Côte d'Ivoire). *Plant and Soil* 153: 103-111.

Moreira AG & Klink CA (2000). Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian savannas. *Ecotropicos* 13: 43-51.

Morgan JM (1984). Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 35: 299-319.

Müller L (1961). Un aparato de microKjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. *Turrialba* 11: 17-25.

Myers BA, Duff GA, Eamus D, O'Grady A & Williams RJ (1997). Seasonal variation in water relations of trees of differing leaf phenology in a wet-dry tropical savanna near Darwin, northern Australia. *Australian Journal of Botany* 45: 225-240.

Nardoto GB, Souza MP & Franco A (1998). Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos dp estresse hídrico e sombreamento. *Revta Brasil. Bot., São Paulo* 21: 313-319.

O'Connor TG (1995). *Acacia karroo* invasion of grassland: environmental and biotic effects influencing seedling emergence and establishment. *Oecologia* 103: 214-223.

Olivares E & Medina E (1992). Water and nutrient relations of woody perennials from tropical dry forests. *Journal of Vegetation Science* 3: 383-392.

Oliveira PE (1998). Fenologia e biologia reproductiva das especies de Cerrado. En: Sano SM & Pedrosa de Almeida S (Eds.). Cerrado: ambiente e flora. EMBRAPA, Planaltina, DF.

Oliveira PE & Silva JC (1993). Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the Cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:67-79.

Osmond CB, Björkman O & Anderson DJ (1980). Physiological Processes in Plant ecology: Toward a Synthesis with Atriplex. Ecological Studies v. 36. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 467.

Parkhurst D & Loucks O (1972). Optimal leaf size in relation to environment . *Journal of Ecology* 60: 505-537.

Pathre U, Sinha AK, Shirke PA & Sane PV (1998). Factors determining the midday depression of photosynthesis in trees under monsoon climate. *Trees* 12: 472-481.

Pearcy RW, Ehleringer JR, Mooney HA & Rundell PW (1989). Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation. Chapman and Hall, New York, pp. 457.

Peterson CJ & Jones RH (1997). Clonality in woody plants: A review and comparison with clonal herbs. En: de Kroon H & van Groenendael JM (Eds.). The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 263-289.

Picon C, Guehl JM & Ferhi A (1996). Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Plant, Cell and Environment* 19: 182-190.

Pitelka LF & Ashmun JW (1985). Physiology and integration of ramets in clonal plants. En: Jackson J, Buss LW, Cook RE (Eds.). Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. Yale University Press, New Haven, USA, pp, 399-435.

Poorter H & Evans JR (1998). Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116: 26-37.

Poorter H & Remkes C (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83: 553-559.

Popma P & Bongers F (1988). The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* 75: 625-632.

Prado CHBA & De Moraes JAPV (1997). Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33: 103-112.

Prior L & Eamus D (1999). Seasonal changes in leaf water characteristics of *Eucalyptus tetradonta* and *Terminalia ferdinandiana* saplings in a northern Australian savanna. *Australian Journal of Botany* 47: 587-599.

- Prior L, Eamus D & Duff GA (1997a). Seasonal trends in carbon assimilation, stomatal conductance, pre-dawn leaf water potential and growth in *Terminalia ferdinandiana*, a deciduous tree of northern Australian savannas. *Australian Journal of Botany* 45: 53-69.
- Prior L, Eamus D & Duff GA (1997b). Seasonal and diurnal patterns of carbon assimilation, stomatal conductance and leaf water potential in *Eucalyptus tetradonta* saplings in a wet-dry savanna in northern Australia. *Australian Journal of Botany* 45: 241-258.
- Purdie RW (1977). Early stages of regeneration after burning in dry sclerophyll vegetation. II Regeneration by seed germination. *Australian Journal of Botany* 25: 35-46.
- Ramía M (1970). Plantas de las sabanas llaneras. U.C.V. Facultad de Agronomía. Maracay, Venezuela.
- Ramírez N (1993). Producción y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica* 25(1): 46-60.
- Raw A & Hay J (1985). Fire and other factors affecting a population of *Simarouba amara* in "cerradão" near Brasília, Brazil. *Revta. Brasil. Bot.* 8: 101-107.
- Reich PB (1993). Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: "the blind men and the elephant retold". *Functional Ecology* 7: 721-725.
- Reich PB & Borchert R (1988). Changes with leaf ages in stomatal function and water status of several tropical tree species. *Biotropica* 20: 60-69.
- Reich PB, Uhl C, Walters MB & Ellsworth DS (1991). Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia* 86: 16-24.
- Reinartz JA & Popp JW (1987). Structure of clones of northern prickly ash (*Xanthoxylum americanum*). *American Journal of Botany* 74: 415-428.
- Rizzini CT & Heringer EP (1962). Studies of underground organs of trees and shrubs from some Southern Brazilian savannas. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, 34: 235-294.
- Rizzini CT (1965). Experimental studies on seedling development of Cerrado Woody Plants. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 552: 410-426.
- Roberts S, Strain B & Knoerr K (1981). Seasonal variations of leaf tissue elasticity in four forest tree species. *Physiologia Plantarum* 52: 245-250.
- Roberts S & Knoerr K (1977). Components of water potential estimated from xylem pressure measurements in five tree species. *Oecologia* 28: 191-202.
- Rutherford MC (1983). Growth rates, biomass and distribution of selected woody plant roots in *Burkea africana* - *Ochna pulchra* savanna. *Vegetatio* 52: 45-63.

San José JJ & Fariñas MR (1971). Estudio sobre los cambios de la vegetación protegida de la quema y el pastoreo en la Estación Biológica de los Llanos. *Boletín Sociedad Venezolana Ciencias Naturales* 119-120: 136-147.

San José JJ & Fariñas MR (1983). Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon savanna*, Venezuela. *Ecology* 64: 447-453.

San José JJ & Fariñas MR (1991). Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savannas protected for 25 fire years. *Acta Oecologica* 12: 237-247.

Sarmiento G (1983). The savannas of tropical America. En: Bourlière F (Ed.). *Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam, pp. 245-288.

Sarmiento G (1984). *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press, Cambridge, MA. USA. 235 pages.

Sarmiento G (1990). Ecología comparada de ecosistemas de sabanas de América del Sur. . En: *Las Sabanas Americanas, aspectos de su biogeografía, ecología y utilización*. (Ed. Sarmiento, G.), pp. 219-242. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana.

Sarmiento G (1992). Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 325-336.

Sarmiento G (1996). Biodiversity and water relations in tropical savannas. En: Solbrig OT, Medina E & Silva JF (Eds.). *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: A Global Perspective*. Ecological Studies, Vol. 121, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 61-75.

Sarmiento G & Monasterio M (1975). A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America. En: Golley FB & Medina E (Eds.). *Tropical Ecological Systems*. Ecological Studies 11. Springer-Verlag, Berlin, pp. 223-250.

Sarmiento G & Monasterio M (1983). Life forms and phenology. En: Bourlière F (Ed.). *Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam, pp. 79-108.

Sarmiento G, Monasterio M & Silva JF (1971). Reconocimiento ecológico de los Llanos Occidentales. I. Las unidades ecológicas regionales. *Acta Científica Venezolana* 22: 52-61.

Sarmiento G, Goldstein G & Meinzer F (1985). Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Review*. 60, 315-355.

Sasaki RM, Machado EC, Lagôa & Felipe GM (1997). Effect of water deficiency on photosynthesis of *Dalbergia miscolobium* Benth., a Cerrado tree species. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 9: 83-87.

Sato A & Moraes JAPV (1992). O efeito do estresse hídrico sobre as trocas do CO₂ gasoso em plantas jovens de espécies do Cerrado. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 35: 763-775.

Schnee L (1984). Plantas Comunes de Venezuela. Colección Ciencias Biológicas VIII, UCV. Caracas, Venezuela.

Scholes RJ & Archer SR (1997). Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematic* 28: 517-544.

Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC & Franco A (2002). Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612.

Schulze ED (1982). Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. En: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB & Ziegler H (Eds.). *Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation. Encyclopedia of Plant Physiology. Vol 12B.* Springer – Verlag. Berlin. Heidelberg – New York. pp. 616-676.

Schulze ED (1986). Carbon dioxide and water vapour exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annual Review of Plant Physiology* 37: 247-274.

Schulze ED & Hall AE (1982). Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. En: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB & Ziegler H (Eds.). *Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation. Encyclopedia of Plant Physiology. Vol 12B.* Springer – Verlag. Berlin. Heidelberg – New York. pp. 181-230.

Schulze ED, 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.

Silva GT, Sato MN & Miranda HS (1996). Mortalidade de plantas lenhosas em um campo sujo de Cerrado submetido a queimadas prescritas. Memorias del Simposio: Impacto das Queimadas sobre os Ecosistemas e Mudanças Globais, Brasília, pp.93-101.

Silva JF (1996). Biodiversity and stability in tropical savannas. En: Solbrig OT, Medina E and SilvaJF (Eds.). *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: A Global Perspective. Ecological Studies, Vol. 121,* Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 161-174.

Silva JF & Ataroff M (1985). Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum* 6: 41-51.

Silva JF & Sarmiento G (1976). La composición de las sabanas en Barinas en relación con las unidades edáficas. *Acta Científica Venezolana.* 27: 68-78.

Silva JF & Sarmiento G (1997). Densidad de leñosas de la sabana estacional y frecuencia de quemadas: la hipótesis del equilibrio fluctuante. *Ecotropicos* 10: 65-78.

Silva JF, Zambrano A & Fariñas MR (2001). Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography* 28: 977-983.

Smith S (2002). Respuesta espacial de las leñosas dominantes de las sabanas de mesas, al patrón espacial del agua disponible. Tesis Doctoral, Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, pp. 83.

Sobrado MA (1986). Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68: 413-416.

Sobrado MA (1996). Embolism vulnerability of an evergreen tree. *Biol. Plantarum* 38: 297-301.

Solbrig OT (1996). The diversity of the savanna ecosystem. En: Solbrig OT, Medina E and SilvaJF (Eds.). *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: A Global Perspective*. Ecological Studies, Vol. 121, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 1-27.

Sperry JS & Pockman WT (1993). Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell and Environment* 16: 279-287.

Taiz L & Zeiger E (1991). *Plant Physiology*. The Benjamin / Cummings Publishing Company, Inc., California, pp. 565.

Tezara W, Fernández MD, Donoso C & Herrera A (1998). Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five species from a semiarid ecosystem. *Photosynthetica* 35: 399-410.

Thomas DS & Eamus D (1999). The influence of pre-dawn leaf water potential on stem hydraulic conductivity and foliar ABA concentrations on stomatal responses to atmospheric water content and temperature. *Journal of Experimental Botany* 50: 393-400.

Thomas DS, Eamus D & Bell D (1999a). Optimisation theory of stomatal behaviour I. A critical evaluation of five methods of calculation. *Journal of Experimental Botany* 50: 385-392.

Thomas DS, Eamus D & Bell D (1999b). Optimisation theory of stomatal behaviour II. Stomatal responses of several tree species of north Australia to changes in light, soil and atmospheric water content and temperature. *Journal of Experimental Botany* 50: 385-392.

Tilman D (1985). The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125: 827-852.

Tilman D & Wedin D (1991). Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology* 72: 685-700.

Trollope WSW (1982). Ecological effects of fire in South African savannas. En: Huntley BJ & Walker EH (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin, pp. 292-306.

Tyree MT & Hammel HT (1972). The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany* 23:267-282.

Tyree MT & Jarvis PG (1982). Water in tissue and cells. En: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB & Ziegler H (Eds.). *Physiological Plant ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation*. Springer-Verlag. New York, pp. 35-78.

Van de Koppel J & Prims-Herbert HT (1998). The importance of herbivore interactions for the dynamics of African savanna woodlands: a hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 14: 565-576.

van der Hammen T (1983). The paleoecology and paleogeography of savannas. In: Bourlière F (Ed.). *Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam, 19-35.

van Groenendael JM, Klimeš L, Klimešová J & Hendriks RJJ (1997). Comparative ecology of clonal plants. En: Silvertown J, Franco M & Harper JL (Eds.). *Plant Life Histories: Ecology, Phylogeny and Evolution*. Cambridge University Press, pp. 191-209.

Vetaas OR (1992). Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 337-344.

von Caemmerer S & Farquhar GD (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.

Walker BH (1987). A general model of savanna structure and function. En: Walker BH (Ed.). *Determinants of tropical savannas*. IUBS, Paris, pp. 1-12.

Walker BH & Noy-Meir I (1982). Aspects of stability and resilience of savanna ecosystems. In *Ecology of Neotropical Savanna*. Ecol. Stud. 42. Springer, Berlin, pp 556-590.

Walker J & Gillison AN (1982). Australian savannas. En: Huntley BJ & Walker EH (Eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin, pp. 5-24.

Walter H (1971). *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Edinburgh, UK, Oliver & Boyd.

Weltzin JF & McPherson GR (1999). Facilitation of conspecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones. *Ecological Monographs* 69: 513-534.

Whelan RJ (1997). *The Ecology of Fire*. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, United Kingdom, pp. 346.

Williams JE, Davis SD & Portwood K (1997). Xylem embolism in seedlings and resprouts of *Adenostoma fasciculatum* after fire. *Australian Journal of Botany* 45: 291-300.

Williams RJ, Myers BA, Muller WJ, Duff GA & Eamus D (1997). Leaf phenology of woody species in a North Australian tropical savanna. *Ecology* 78: 2542-2558.

Williams RJ, Myers BA, Eamus D & Duff GA (1999). Reproductive phenology of woody species in a North Australian tropical savanna. *BIOTROPICA* 31: 626-636.

Wilson TB & Witkowski TF (1998). Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *Journal of Arid Environments* 38: 541-550.

Wright IJ & Westoby M (2000). Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology* 14: 97-107.

Wütherich D, Azócar A, García-Núñez C & Silva JF (2001). Seed dispersal in *Palicourea rigida* H.B.K, a common treelet species from a neotropical savannas. *Journal of Tropical Ecology* 17: 449-458.

Zinck A & Stagno P (1966). Estudio edafológico de la zona Río Santo Domingo – Río Paguey, Estado Barinas. MOP, División de Edafología, Caracas.

ANEXO

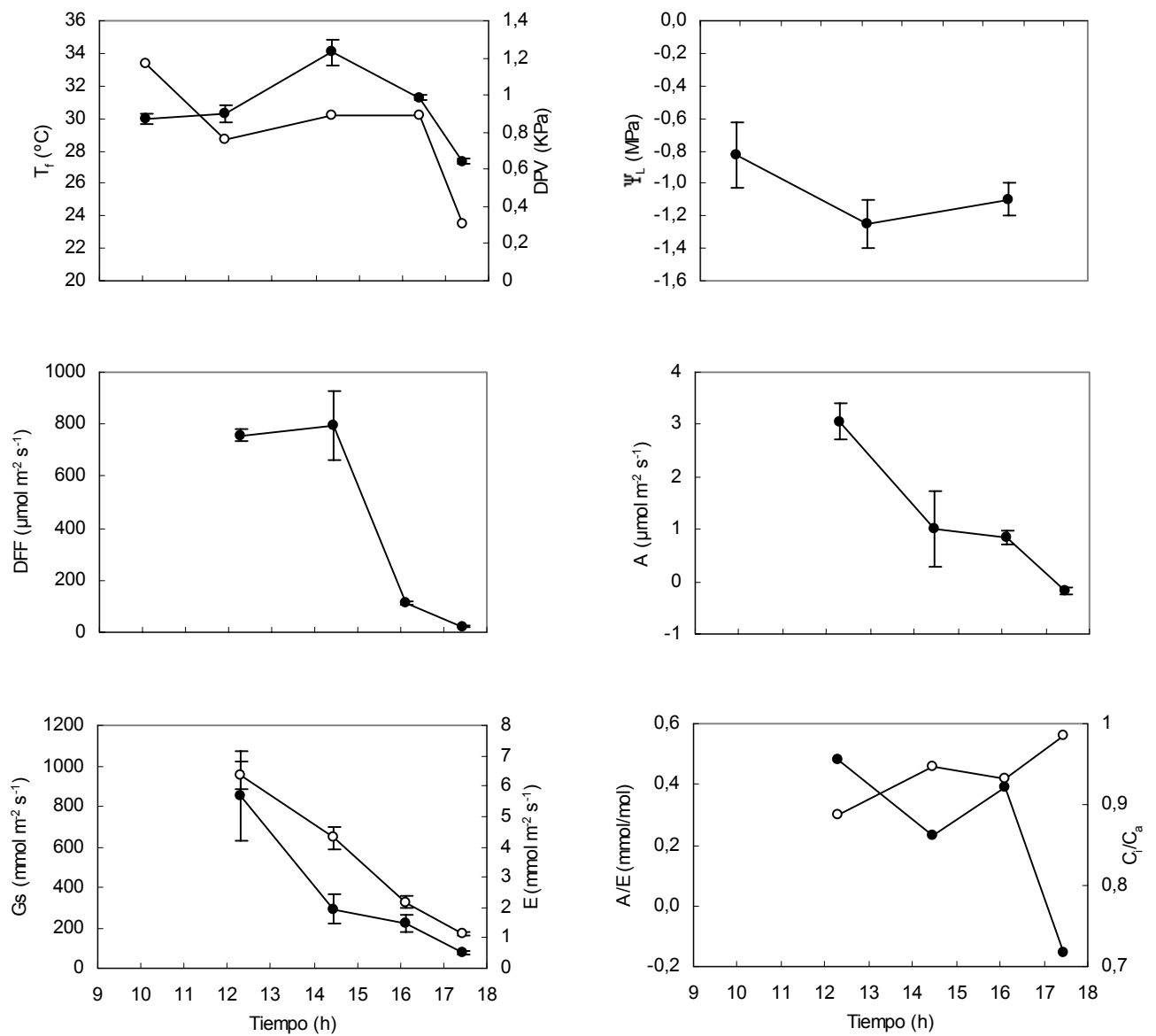


Figura 1. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), radiación fotosintéticamente activa (RFA), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (G_s ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época de lluvias (05 de noviembre 1998) para individuos juveniles de *P. rigida*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

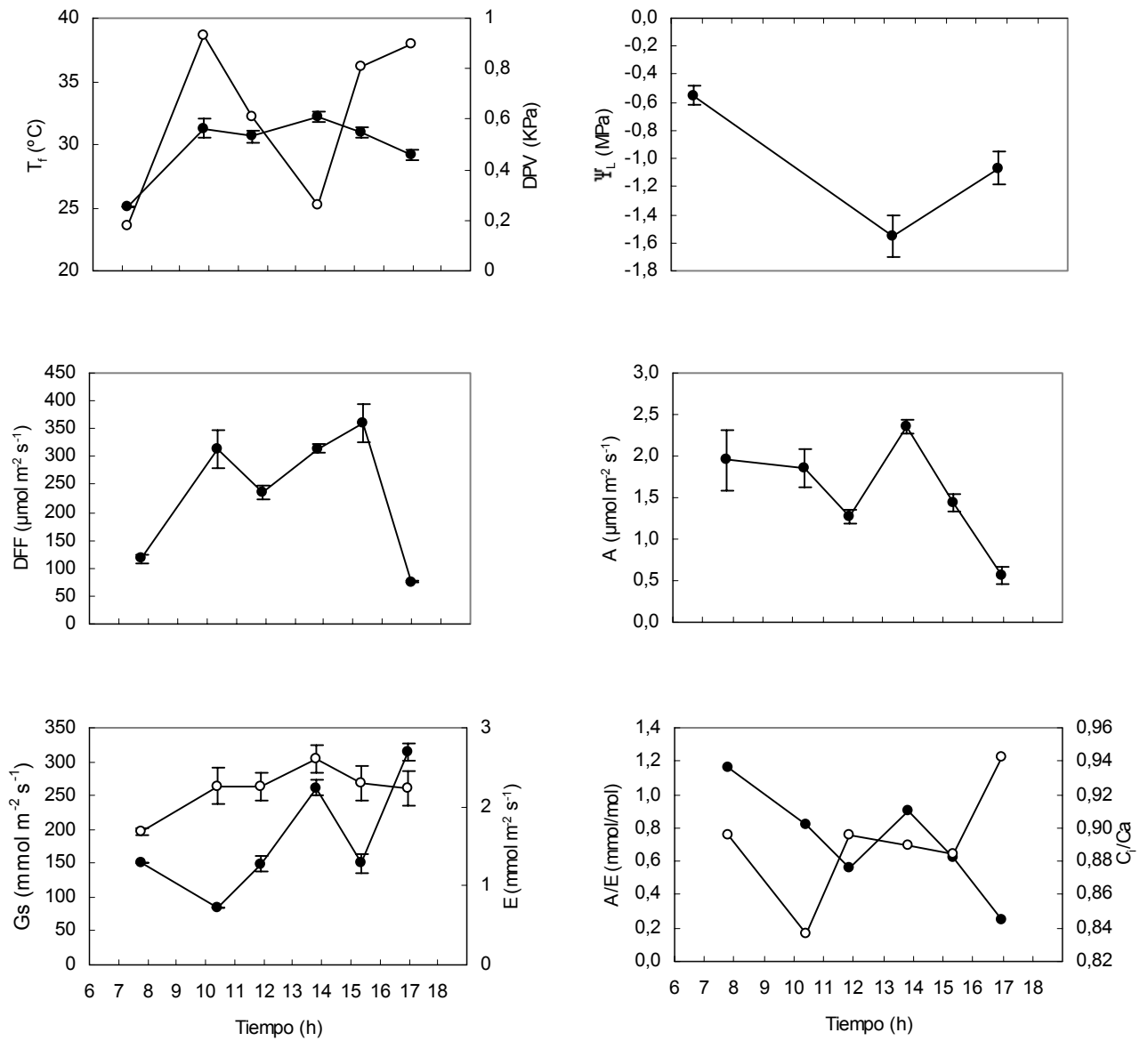


Figura 2. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (G_s ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época de lluvias (06 de noviembre 1998) para individuos juveniles de *P. rigida*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n= 5$).

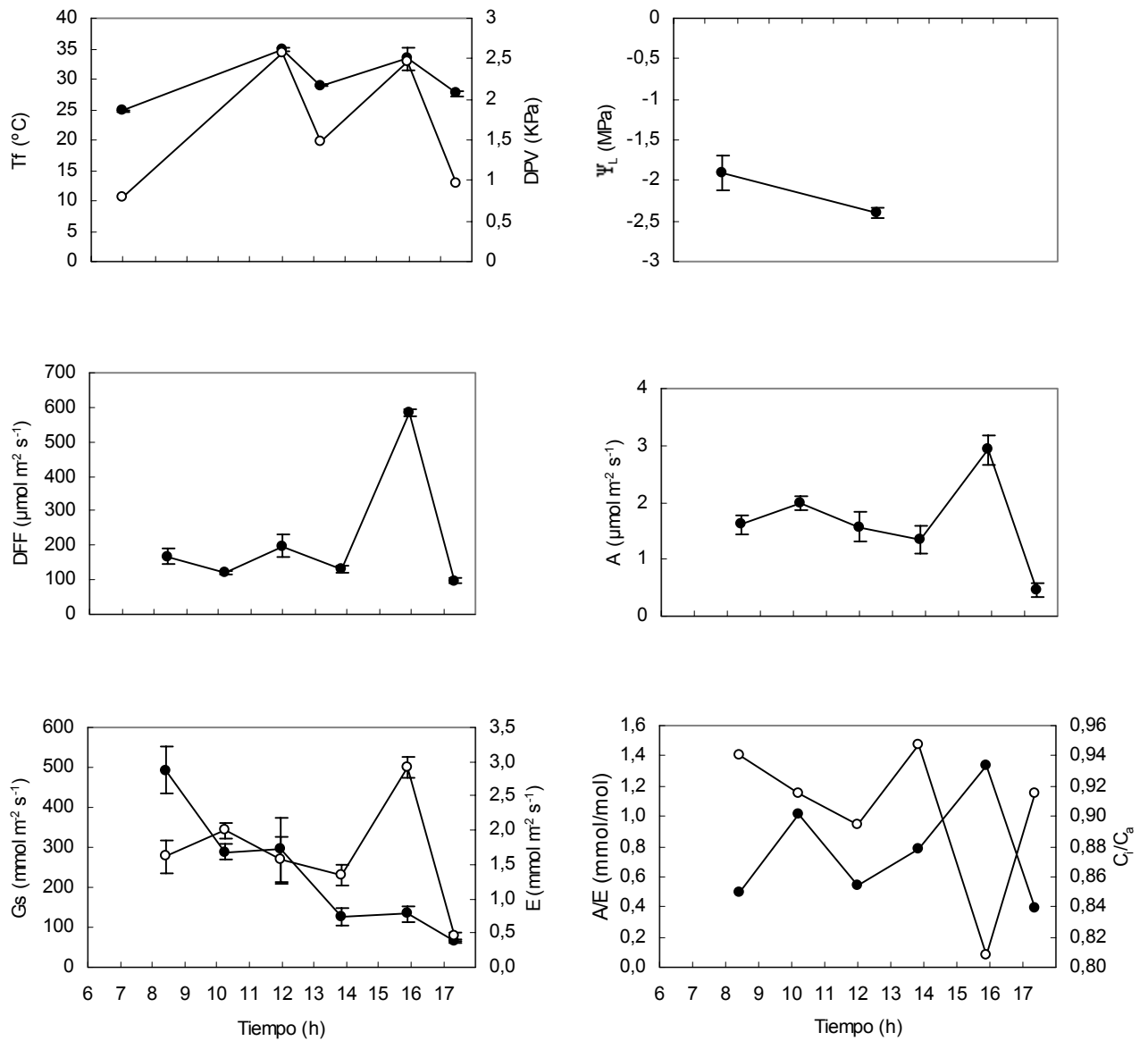


Figura 3. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (G_s ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día del período de transición entre la época de lluvias y la época seca (08 de diciembre 1998), para individuos juveniles de *P. rigida*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

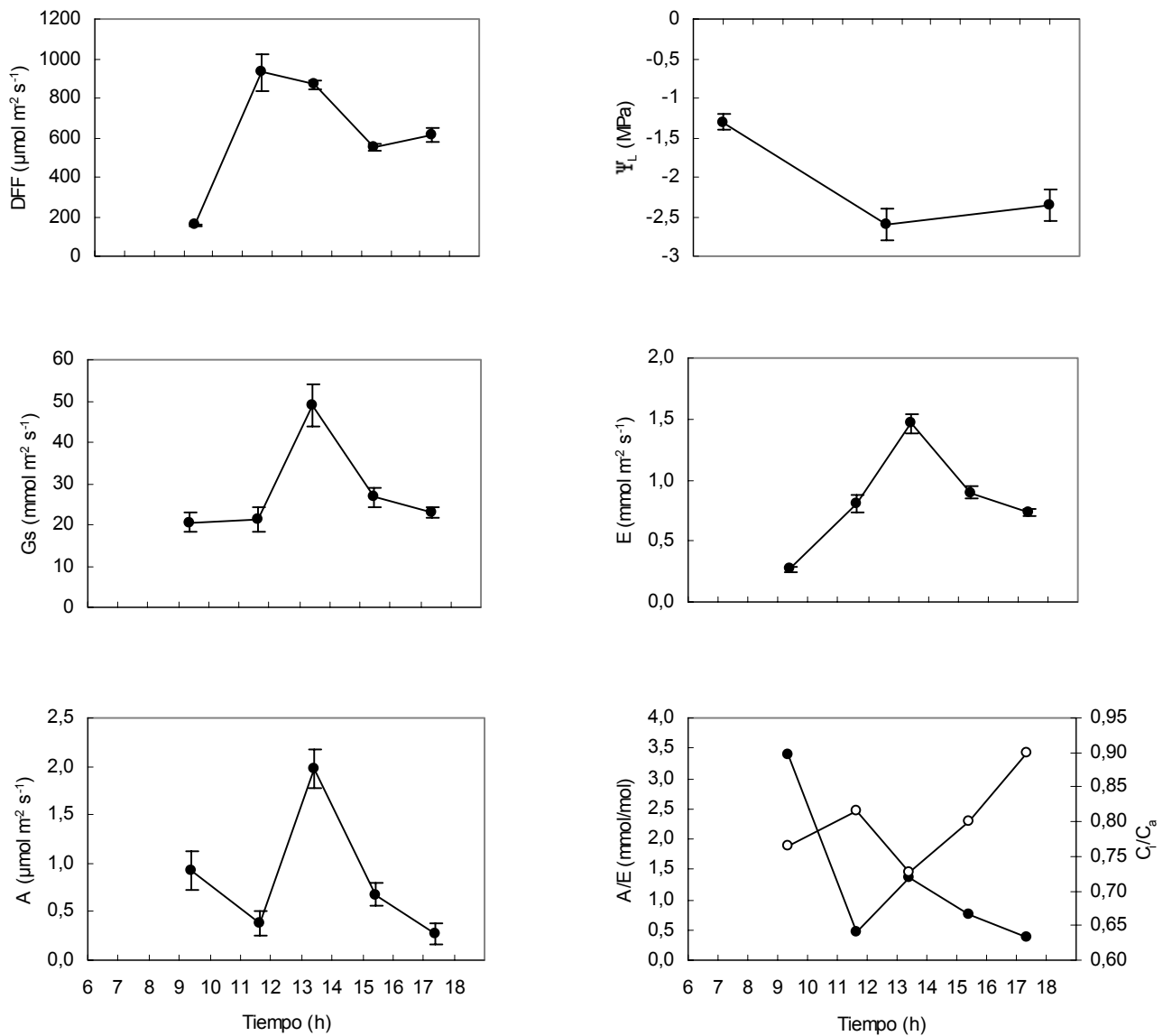


Figura 4. Curso diario de densidad de flujo de fotones (DFF), potencial hídrico foliar (Ψ_L), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (Gs ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época seca (22 de enero de 1999), para individuos juveniles de *P. rigida*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n= 5$).

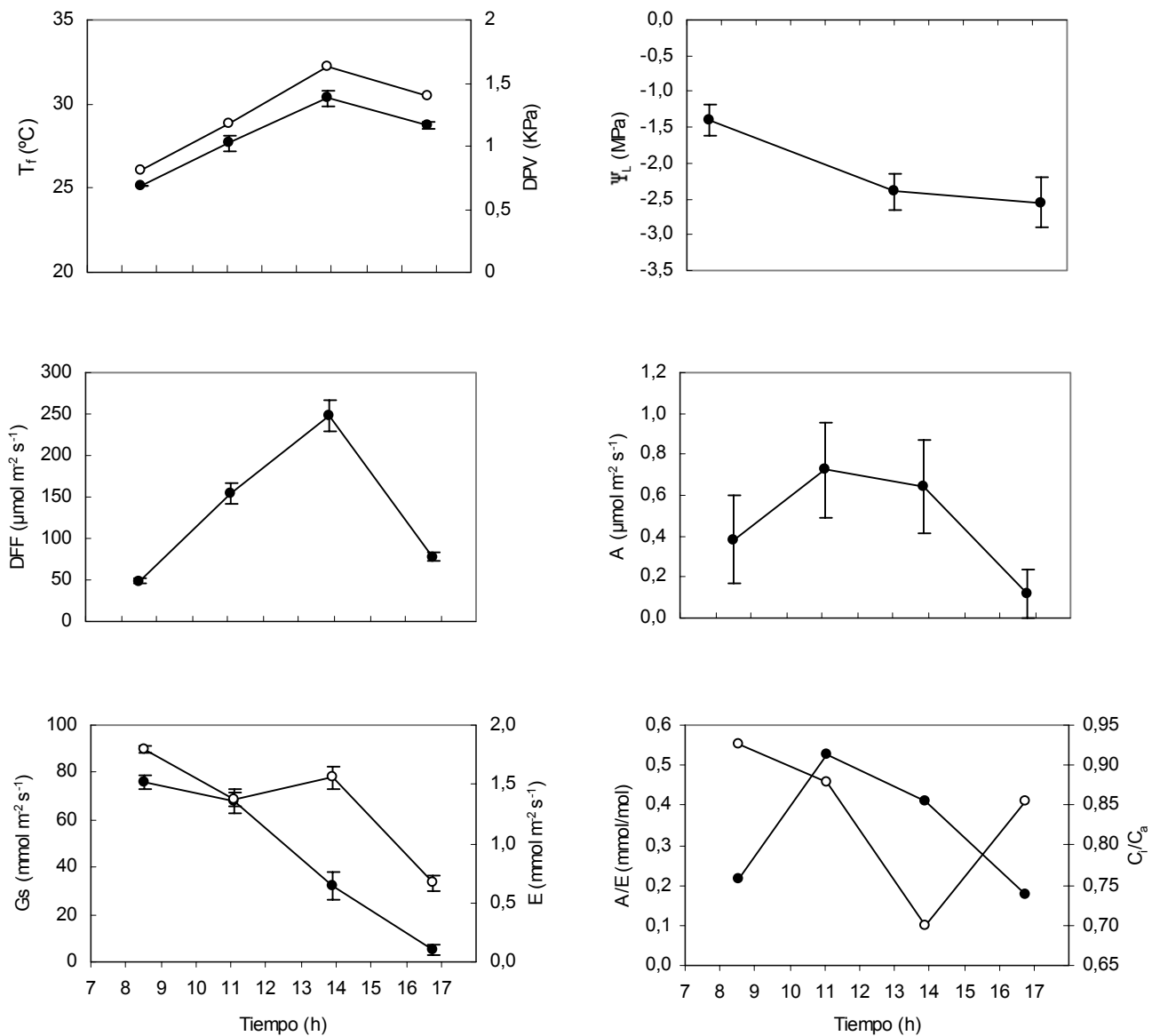


Figura 5. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), potencial hídrico foliar (Ψ_L), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (G_s ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época seca (11 de febrero de 1999), para individuos juveniles de *P. rigida*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n= 5$).

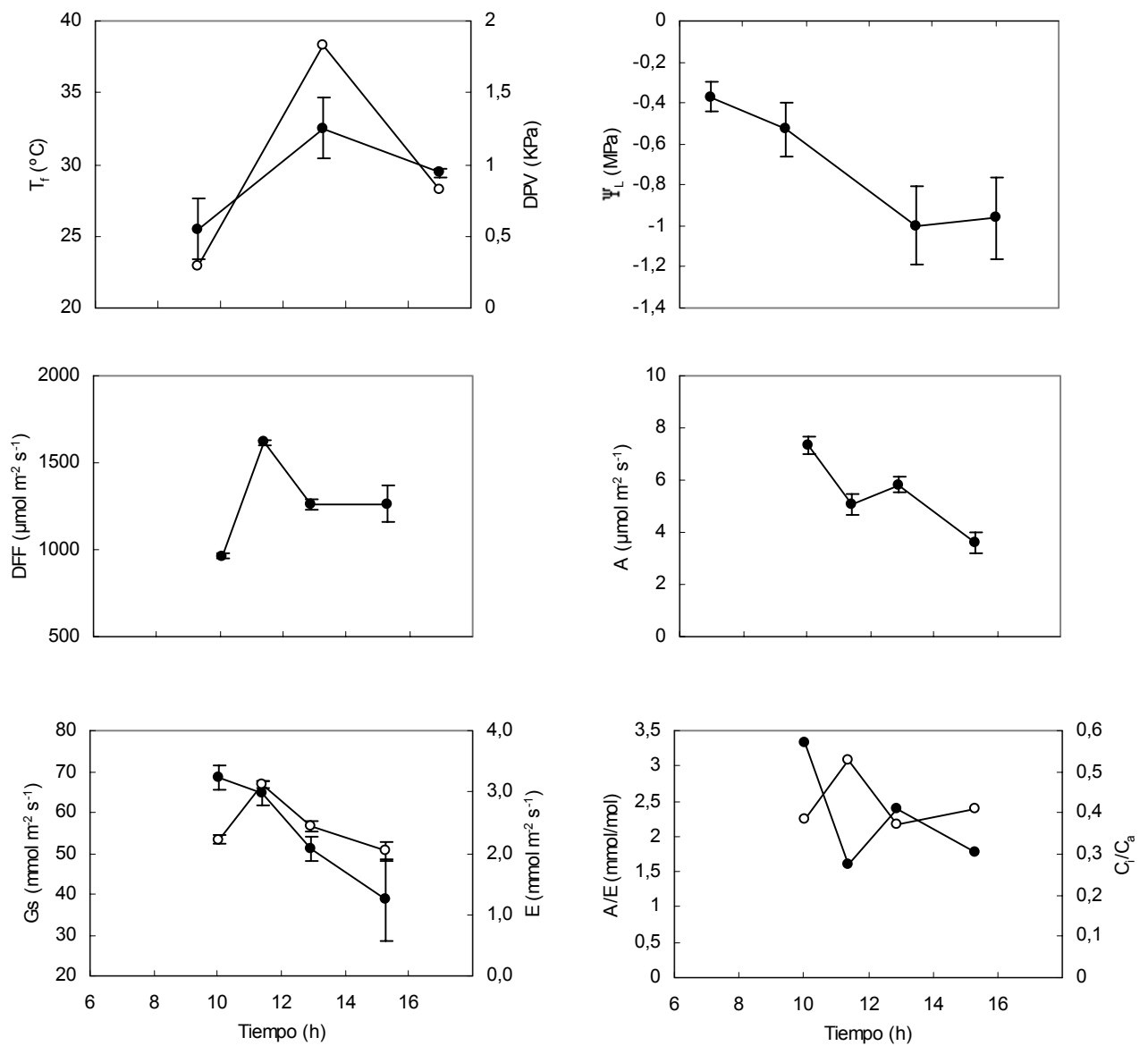


Figura 6. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (G_s ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época de lluvias (13 de mayo 1998) para individuos adultos de *P. rigida*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

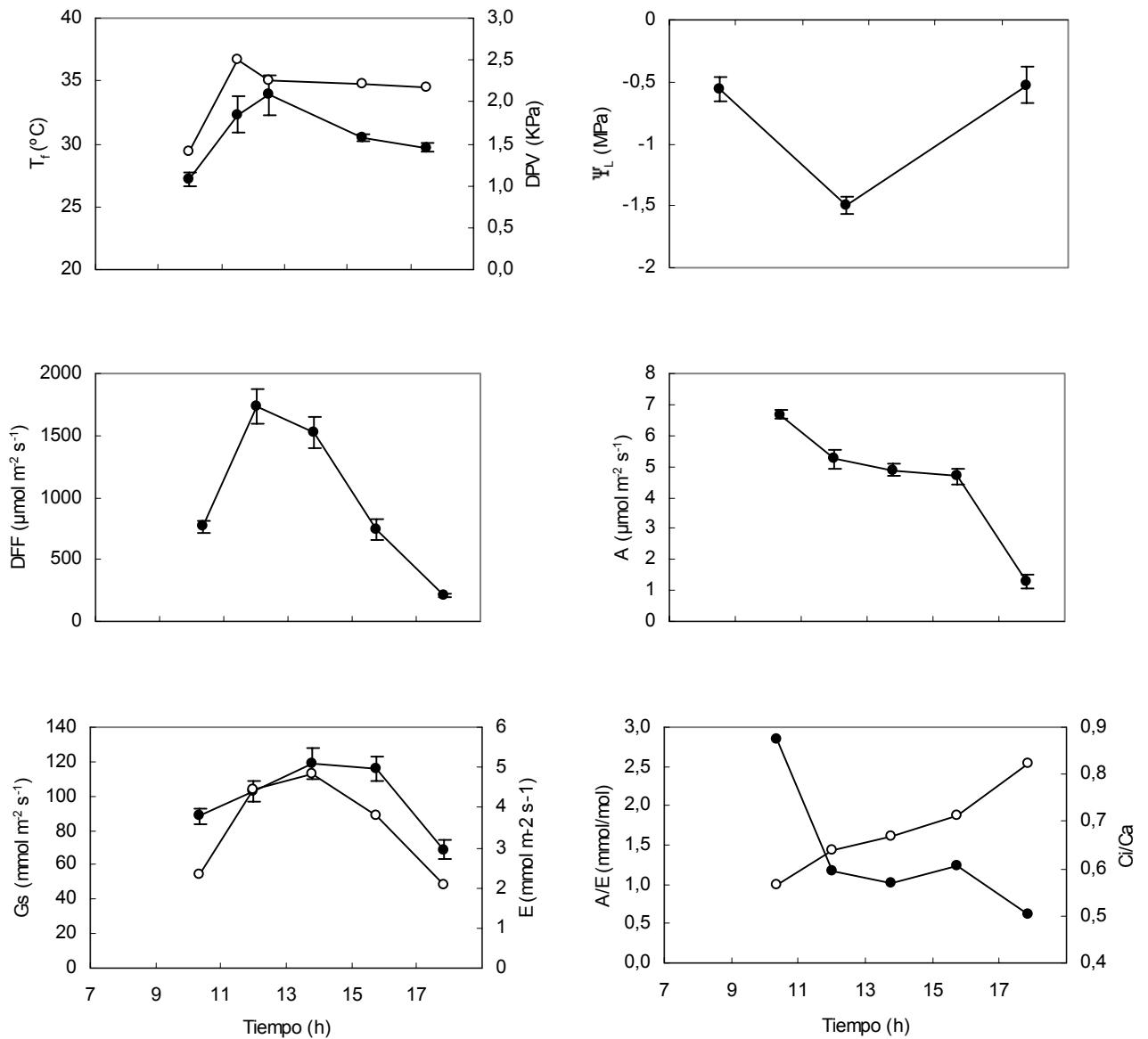


Figura 7. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (Gs ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época seca (17 de febrero 2000) para individuos adultos de *P. rigida*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

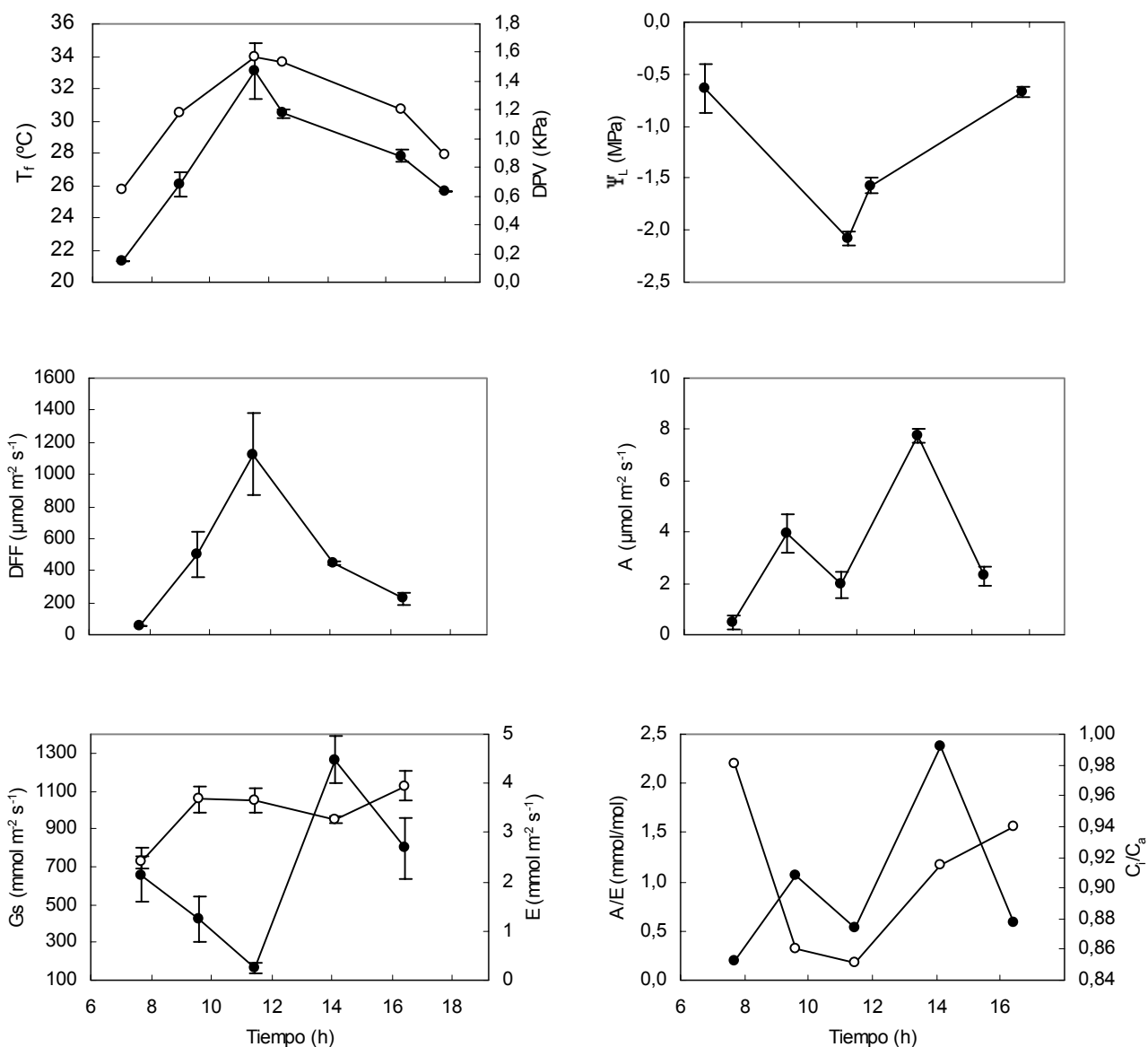


Figura 8. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV O), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (G_s ●), tasa de transpiración (E O), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a O), en un día representativo de la época de lluvias (04 de noviembre 1999) para rebrotes jóvenes de *C. silvestris*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

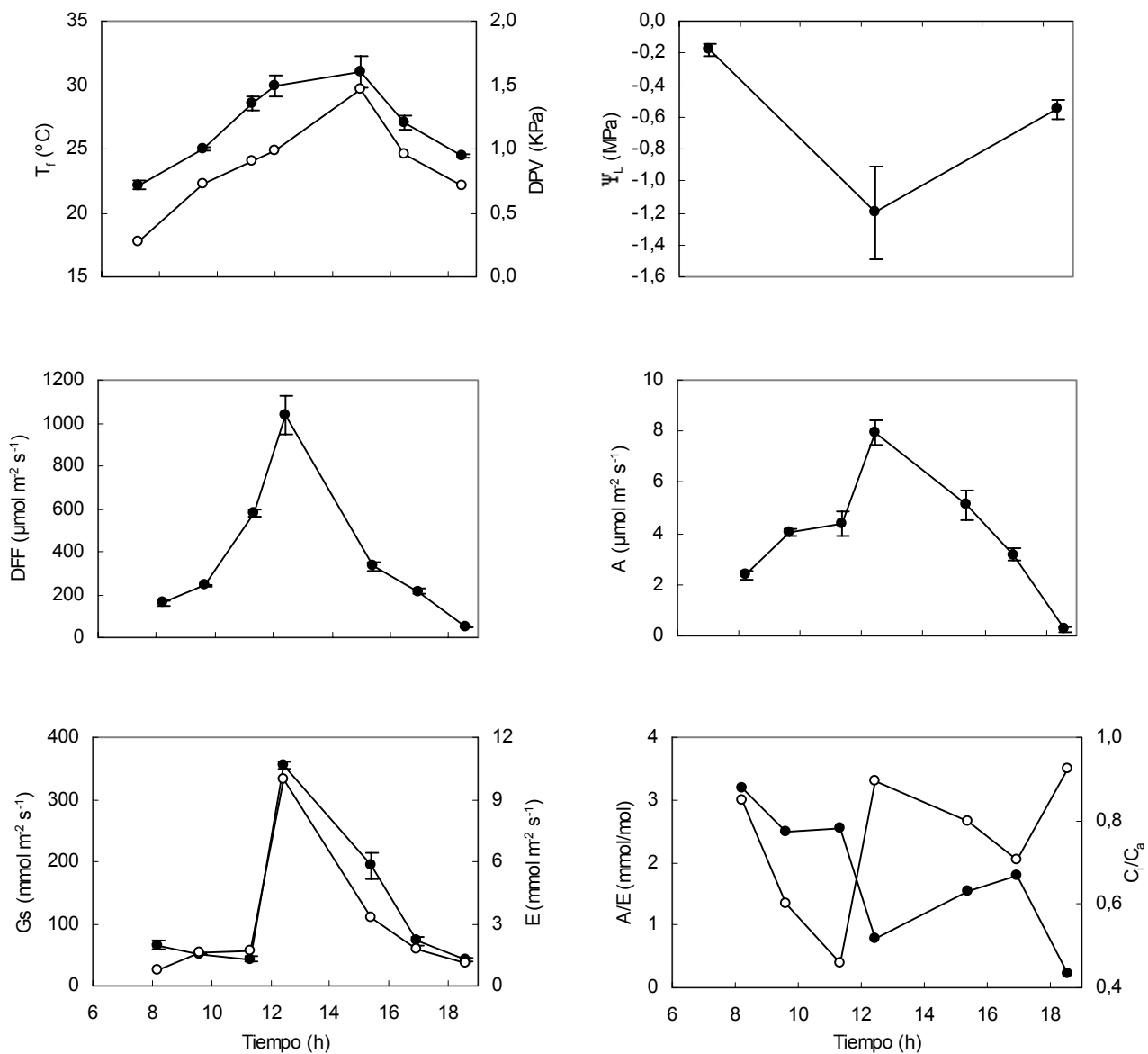


Figura 9. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (Gs ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época de lluvias (25 de julio 2000) para rebrotes jóvenes de *C. silvestris*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n= 5$).

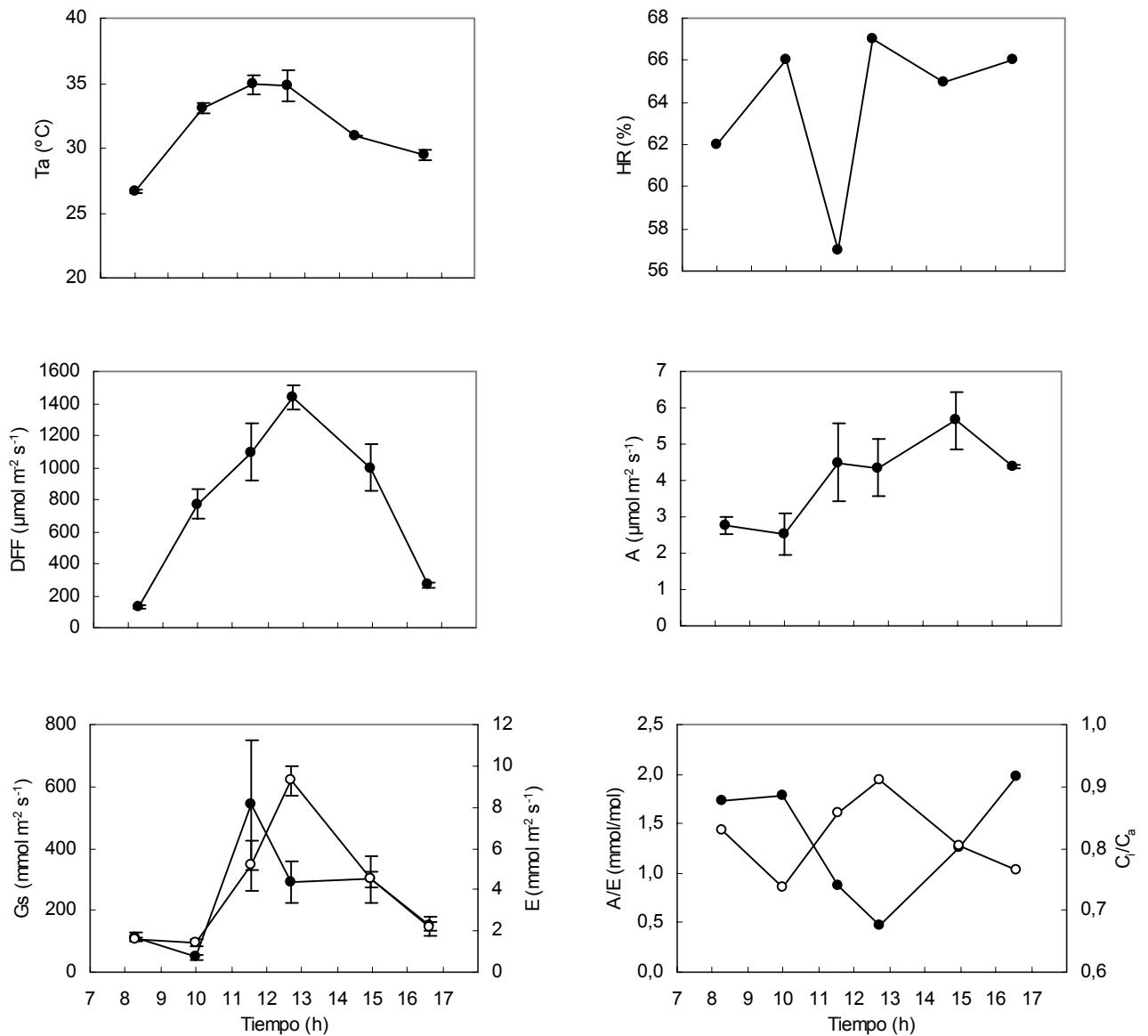


Figura 10. Curso diario de temperatura del aire (T_a), humedad relativa (HR), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (Gs ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época de lluvias (14 de junio 2000) para rebrotes jóvenes de *C. silvestris*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

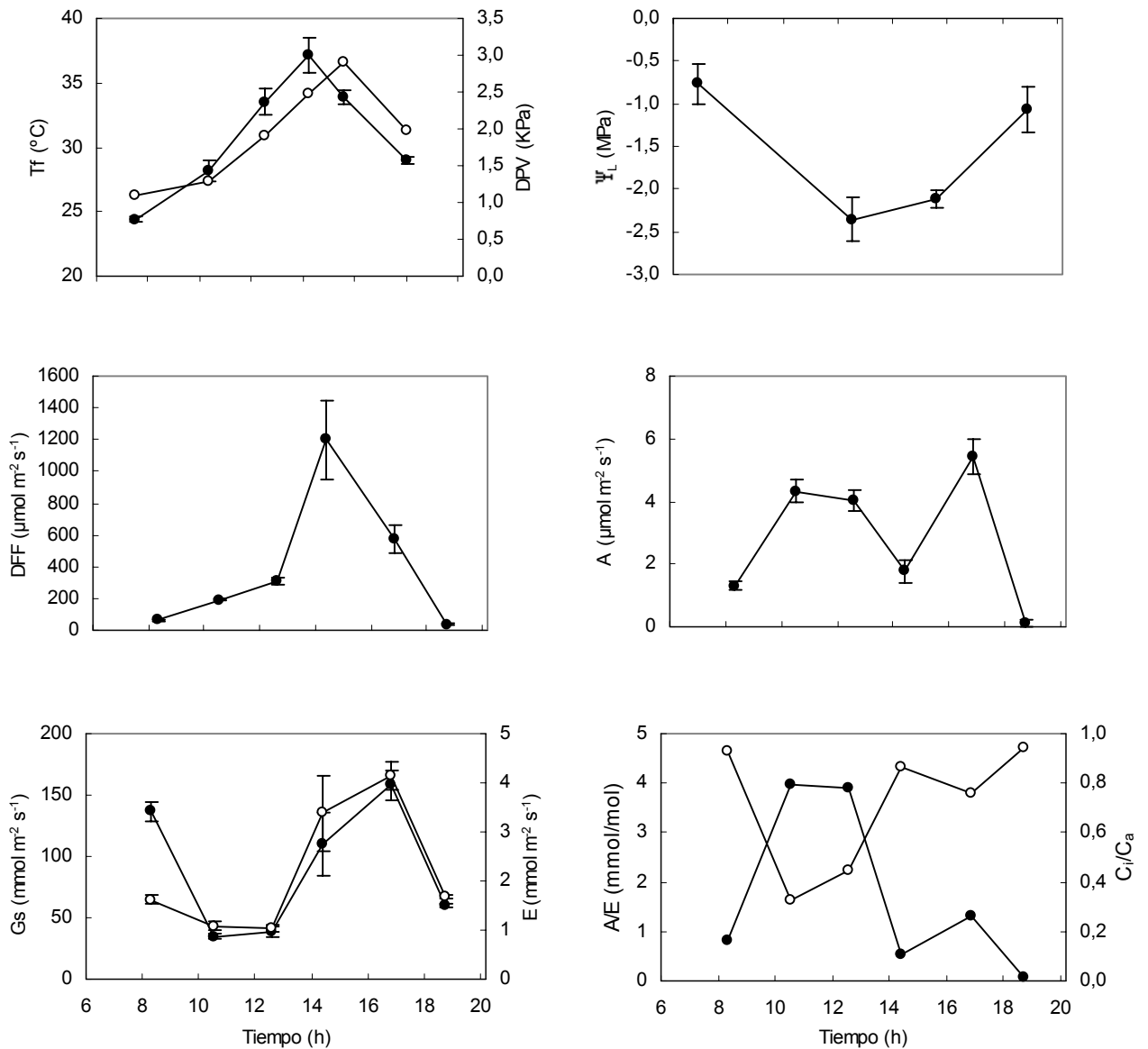


Figura 11. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (G_s ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época seca (03 de febrero 2000) para rebrotes jóvenes de *C. silvestris*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

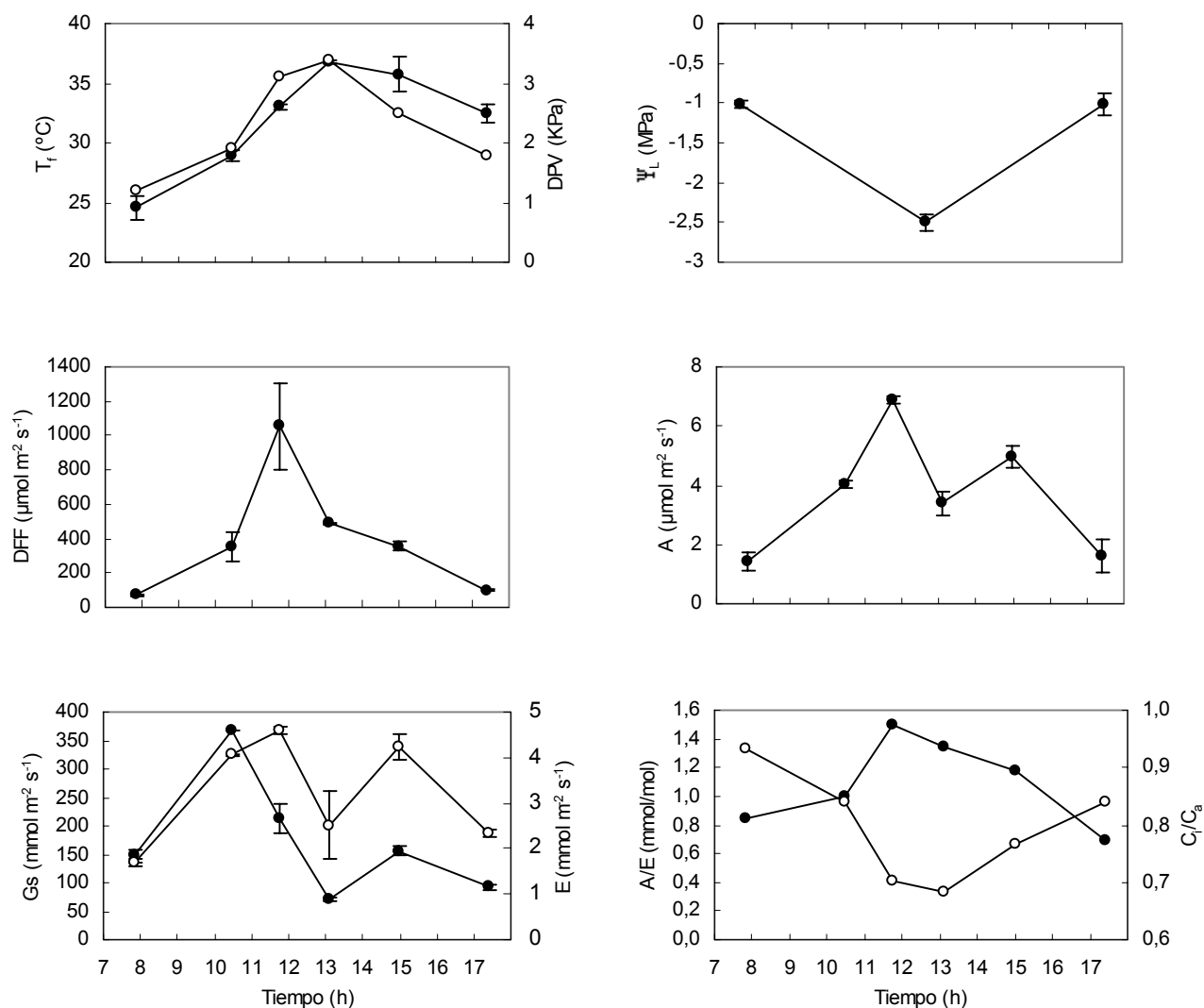


Figura 12. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (G_s ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época seca (25 de febrero 2000) para rebrotes jóvenes de *C. silvestris*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).

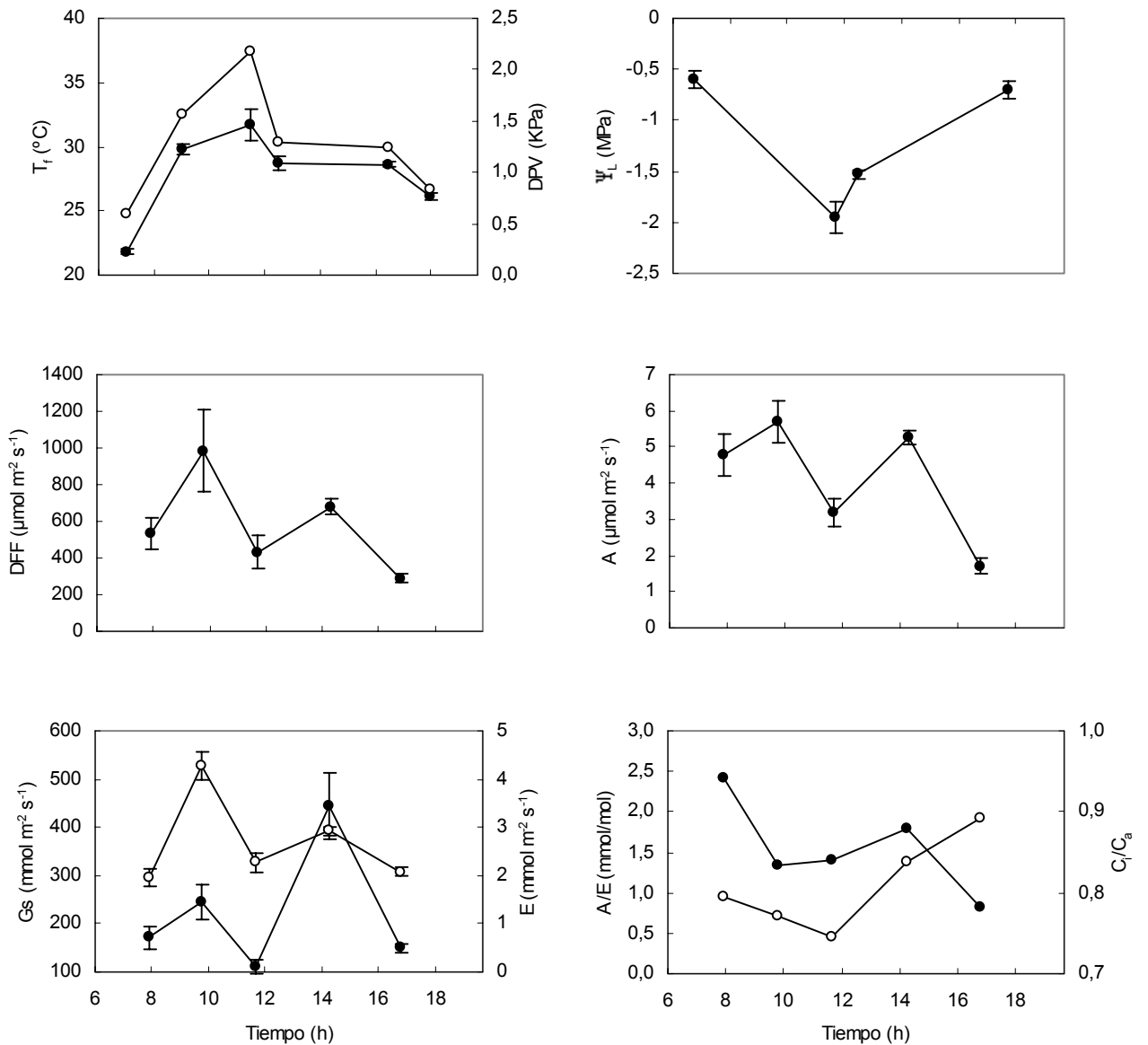


Figura 13. Curso diario de temperatura foliar (T_f ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (Gs ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época de lluvias (04 de noviembre 1999) para individuos adultos de *C. silvestris*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n= 5$).

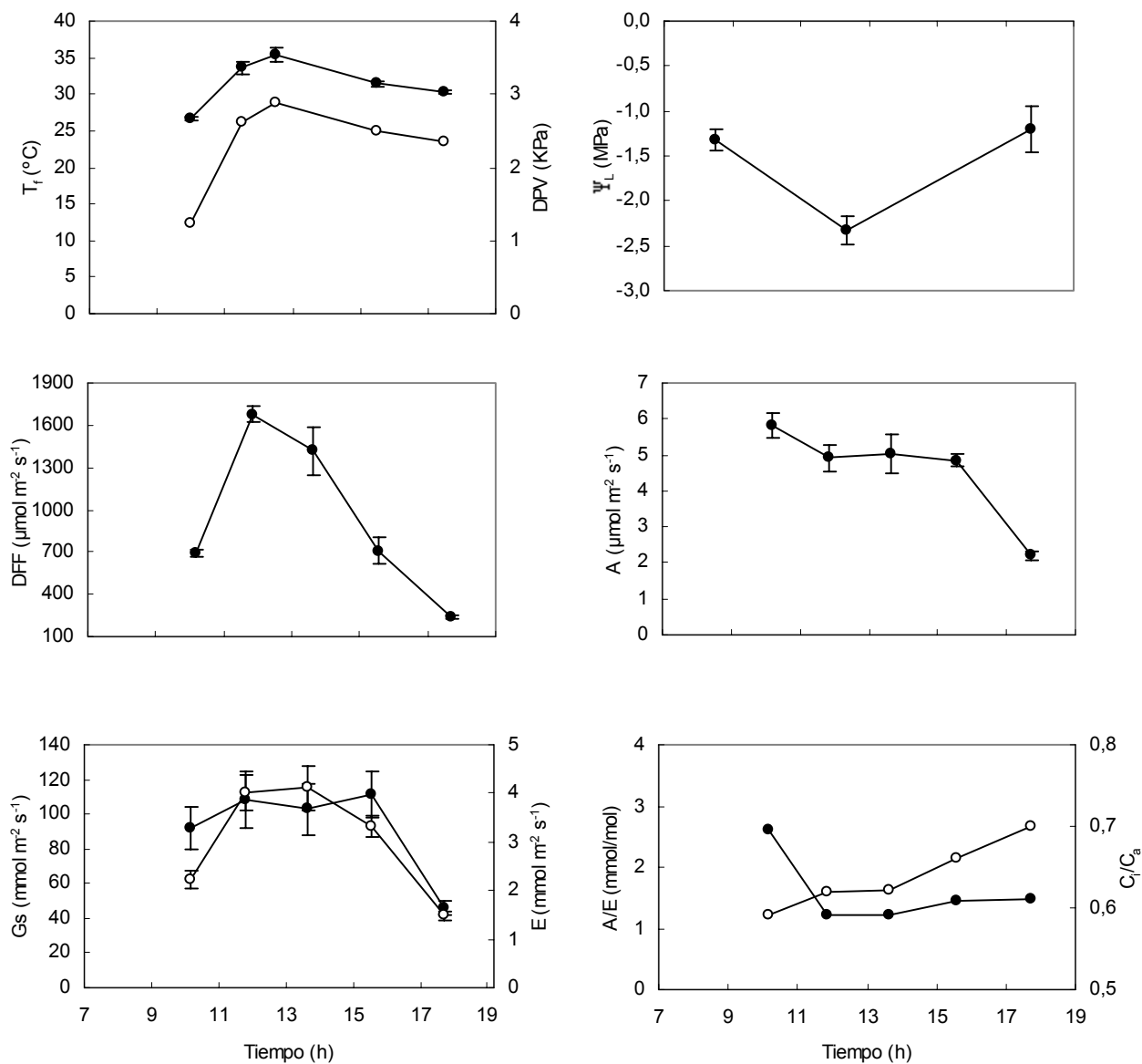


Figura 14. Curso diario de temperatura foliar (Tf ●), diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV ○), potencial hídrico foliar (Ψ_L), densidad de flujo de fotones (DFF), tasa de asimilación de CO_2 , conductancia estomática (Gs ●), tasa de transpiración (E ○), eficiencia de uso de agua (A/E ●) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el CO_2 ambiental (C_i/C_a ○), en un día representativo de la época seca (17 de febrero 2000) para individuos adultos de *C. silvestris*. Las barras representan ± 1 ES de la media ($n=5$).