

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL



ESTUDIO DE ALGUNOS ASPECTOS DE LA ECOFISIOLOGIA DE TRES
GRAMINEAS EN LA SABANA ESTACIONAL

Tesis

presentada por RAMON ADRIAN TORRES ante la
UNIVERSIDAD DE LOS ANDES como requisito
parcial para optar al grado de:
MAGISTER SCIENTIARUM EN ECOLOGIA TROPICAL

Mérida, abril de 1984

VEREDICTO

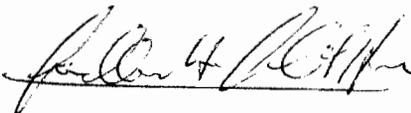
Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias con fecha 18 de Noviembre de 1983, para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por RAMON ADRIAN TORRES para optar al Título de Magister Scientiarum en Ecología Tropical y que se titula:

"ESTUDIO DE ALGUNOS ASPECTOS DE LA ECOFISIOLOGIA DE TRES GRAMINEAS EN LA SABANA ESTACIONAL"

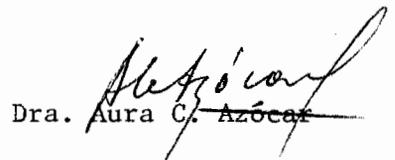
hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy 18 de junio de 1984 a las 4 1/2 pm. nos constituimos como jurado en el salón de Reuniones del Postgrado de Ecología Tropical y designamos como Presidente del Jurado al Prof. Rigoberto Andresen. SEGUNDO: A continuación procedimos a discutir el trabajo presentado a nuestro consideración con el fin de decidir si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. TERCERO: A las 5 pm. de este mismo días, el Jurado se reunió en el salón B-3 del Postgrado de Ecología Tropical y se procedió al acto público de sustentación del trabajo de Tesis presentado a requerimiento del Jurado. CUARTO: Una vez concluida la sustentación correspondiente el Jurado interrogó al aspirante sobre diversos aspectos a que el trabajo se refiere. QUINTO: Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. SEXTO: Una vez concluido el acto de presentación el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: SE APRUEBA LA TESIS DE MAESTRIA PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION Y SE RECOMIENDA SU PUBLICACION.

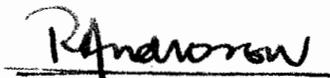
En Mérida a los dieciocho días del mes de junio de mil novecientos ochenta y cuatro.



Dr. Guillermo Goldstein



Dra. Aura C. Azócar



Dr. Rigoberto Andressen

ESTA TESIS FUE DIRIGIDA POR EL DR. FREDERICK MEINZER
Y EL DR. GUILLERMO GOLDSTEIN.

Este trabajo fue realizado mediante subsidio otorgado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas a través de la División de Proyectos Institucionales de la Dirección de Educación al Programa Titulado: "Procesos y adaptaciones de plantas de Ecosistemas Tropicales con clima contrastante"; cuyo responsable es la Dra. Aura Azocar.

AGRADECIMIENTO

Al profesor Dr. Frederick Meinzer, por sugerirme las ideas principales de esta tesis y por su contribución en el diseño de los trabajos de campo y laboratorio.

Al profesor Dr. Guillermo Goldstein, por su permanente apoyo moral e intelectual y su invaluable ayuda en la redacción definitiva de esta tesis.

A mis amigos y compañeros Ing. Forestal Américo Catalán S., Bot. Fermín José Rada R. por la colaboración desinteresada en los trabajos de campo; a Marisol Jaimes en los trabajos de laboratorio.

A la Sra. Carmen A. Trejo por el excelente mecanografiado de esta tesis.

A todas aquellas personas que han hecho posible, directa o indirectamente, la realización de esta tesis de maestría.

RESUMEN

La interpretación de algunas de las características ecofisiológicas de tres gramíneas C⁴ fue estudiada en una sabana estacional.

En *Trachypogon vestitus* y *Leptocoryphium lanatum* (nativas) e *Hyparrhenia rufa* (especie introducida) durante la estación húmeda y seca, se midieron en el campo: potencial hídrico, conductancia y transpiración foliar y factores de control microambiental. En el laboratorio se estudió el intercambio gaseoso (CO₂ y vapor de H₂O) en respuesta al déficit de presión de vapor y radiación fotosintéticamente activa. También se obtuvieron curvas de presión-volumen para calcular los componentes del potencial hídrico foliar total.

Los resultados indican que estas especies exhiben pocas diferencias cuando la disponibilidad del agua en el suelo es alta (estación húmeda), pero en la estación seca existen diferencias que se pueden resumir en lo siguiente: *L. lanatum* exhibe un mayor ajuste estomático y altos valores de resistencia al flujo de agua que las otras dos especies, lo que le permite reducir pérdida de agua por transpiración y evitar caída de su potencial hídrico cuando la demanda evaporativa es alta. El ajuste osmótico estacional en *L. lanatum* también es menor que en *T. vestitus* e *H. rufa*; además presenta un bajo módulo de elasticidad de las paredes celulares foliares.

T. vestitus y en menor grado *H. rufa* en la estación seca, tienen mayores tasas de transpiración y menor resistencia hidráulica, que permiten rápidas caídas de potencial hídrico foliar y potencial de turgor. Además *T. vestitus* e *H. rufa* poseen células de paredes relativamente rígidas y bajos valores de potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor. Estas características les permitiría un flujo de agua mayor en fase líquida. Por lo tanto *T. vestitus* e *H. rufa* parecen ser especies más tolerantes a la sequía, mientras que *L. lanatum* tienen características de especies menos tolerante (o más evasora).

Bajo condiciones controladas, la capacidad fotosintética de *L. lanatum* es relativamente baja, sin embargo la tasa fotosintética no muestra una tendencia asintótica ni variaciones en la conductancia, ni a la radiación fotosintéticamente activa. *T. vestitus* e *H. rufa* presentan sus tasas de fotosíntesis máxima mayor que *L. lanatum*, pero tienden a saturarse a valores relativamente altos de conductancia estomática y radiación fotosintéticamente activa.

Finalmente, no se observaron diferencias significativas en la eficiencia de uso de agua entre las especies investigadas, pero aunque los resultados no son concluyentes parecería ser que *L. lanatum* tiene una eficiencia de uso de agua mayor particularmente en las horas de la mañana y cuando la demanda evaporativa del ambiente es alta.

Todas las características anteriores de estas especies, permitirían explicar los patrones de crecimiento y fenología de las mismas. *L. lanatum*, que es una especie de floración temprana, posee mayor ajuste estomático, valores de conductancia y transpiración foliar bajos, su potencial hídrico no alcanza valores tan negativos, flexibilidad en sus pares celulares (bajo módulo de elasticidad), eficiencia de uso de agua relativamente alta, alta sensibilidad estomática a la demanda evaporativa del ambiente y la capacidad de mantener potenciales de turgor positivo durante la mayor parte del día explicarían parcialmente la habilidad que tiene esta especie para desarrollarse y reproducirse al fin de la estación seca y principios de la húmeda, antes que las demás especies analizadas en este trabajo.

T. vestitus (especie intermedia) e *H. rufa* (especie tardía), casi no presentan ajustes estomático, tienen mayores valores de conductancia y transpiración foliar, mayor ajuste osmótico, pared celular más rígida, menor resistencia al flujo de agua en la estación seca y mayor capacidad fotosintética. Todo esto le conferiría a estas dos especies características de plantas tolerantes a déficit hídrico, lo que les permitiría continuar con sus actividades metabólicas (aunque restringidas) durante la estación seca

C O N T E N I D O

	Pág.
LISTA DE FIGURAS	
LISTA DE TABLAS	
LISTA DE APENDICES	
INTRODUCCION	1
MATERIALES Y METODOS	5
A. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO	5
1. UBICACION	5
2. GEOMORFOLOGIA Y SUELOS	5
3. CLIMA	5
4. VEGETACION	5
B. DESCRIPCION DE LAS ESPECIES	8
C. TRABAJOS DE CAMPO	8
1. VARIABLES MICROCLIMATICAS	9
1a. Temperatura del aire y humedad relativa del ambiente	9
1b. Radiación Solar Total	9
2. VARIABLES DE RESPUESTA DE LAS PLANTAS	10
2a. Potencial hídrico foliar: ψ_f	10
2b. Conductancia foliar: K_s	11
2c. Temperatura foliar: $T^{\circ}f$	15
2d. Densidad de Flujo Transpiracional: DFT	15

CONTENIDO (Cont.)

	Pág.
D. TRABAJOS DE LABORATORIO	16
1. COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL TEJIDO FOLIAR	16
2. SISTEMA DE INTERCAMBIO GASEOSO	20
RESULTADOS	26
A. RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPECIES EN EL CAMPO	26
1. CURSOS DIARIOS DE VARIABLES AMBIENTALES Y RESPUESTA DE LAS PLANTAS	26
2. RESISTENCIA HIDRAULICA	32
3. CURSOS DIARIOS DE POTENCIAL HIDRICO FOLIAR DE TURGOR Y POTENCIAL OSMOTICO	34
B. COMPONENTES Y CARACTERISTICAS DEL POTENCIAL HIDRICO DEL TEJIDO FOLIAR	40
1. TENDENCIA ESTACIONAL	44
2. COMPARACION ENTRE ESPECIES EN LA MISMA ESTACION	46
3. AJUSTE OSMOTICO	47
4. POTENCIAL HIDRICO FOLIAR Y SUS COMPONENTES EN RELACION AL CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD.	49
C. POTENCIAL HIDRICO, CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD Y RESISTENCIA A LA SEQUIA	51
D. EXPERIMENTOS BAJO CONDICIONES CONTROLADAS	55
DISCUSION	82
A. RELACIONES HIDRICAS EN EL CAMPO	82
B. CURVAS DE PRESION-VOLUMEN Y MECANISMOS DE RESISTENCIA A LA SEQUIA	86
C. IMPLICACIONES ECOLOGICAS	91

CONTENIDO (Cont.)

	Pág.
APENDICE A	95
APENDICE B	114
APENDICE C	117
APENDICE D	119
BIBLIOGRAFIA	124

LISTA DE FIGURAS

Figura		Pág.
1	Representación de una curva de presión-volumen clásica.	19
2	Curso diario en <i>L. lanatum</i> (●), <i>T. vestitus</i> (○) e <i>H. rufo</i> (▲), de potencial hídrico foliar (ψ_f), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) y radiación solar (R_s), realizado el 19-9-82, estación húmeda.	27
3	Curso diario en <i>L. lanatum</i> (●), <i>T. vestitus</i> (○) y <i>H. rufo</i> (▲), de potencial hídrico foliar (ψ_f), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) y radiación solar (R_s), realizado el 8 de marzo del 83, estación seca.	30
4	Relación entre el potencial hídrico foliar (ψ_f) y tasa de transpiración (DFT) en las tres especies: <i>L. lanatum</i> (●), <i>T. vestitus</i> (○) y <i>H. rufo</i> (▲). Estación húmeda (16-9-82) (—) y Estación seca (8-3-83)(---). Los valores individuales no se grafican. Ver Tabla 15 (apéndice A) pero ecuaciones de regresión y coeficiente de correlación (r).	33
5	Potencial hídrico foliar (ψ_f) versus Densidad de flujo transpiracional (DFT) (Histeresis) para las tres especies: <i>L. lanatum</i> (●), <i>T. vestitus</i> (○) y <i>H. rufo</i> (▲). Las flechas indican la dirección de las mediciones a través del día. a) estación húmeda 16-9-82, b) estación seca 8-3-83.	35
6	Curva diaria de potencial hídrico foliar (ψ_f) (—), potencial de turgor estimado (ψ_p) (○), potencial osmótico estimado (ψ_π) (---) en la estación húmeda (16-9-82). a) <i>L. lanatum</i> , b) <i>T. vestitus</i> y c) <i>H. rufo</i> .	37

LISTA DE FIGURAS (Cont.)

Figura		Pág.
7	Curso diario de potencial hídrico foliar (ψ_f) (—), potencial de turgor estimado (ψ_p) (o), potencial osmótico estimado (ψ_s) (---) en la estación seca (08-3-83). a) <i>L. lanatum</i> , b) <i>T. vestitus</i> y c) <i>H. rufo</i> .	39
8	Curvas de Presión-Volumen (a y b) y diagrama de Höfler (c y d) mostrando las variaciones de potencial hídrico foliar (●), potencial osmótico (▲) y potencial de turgor (o) en función del volumen de agua extraído (V_e); en <i>L. lanatum</i> durante la estación húmeda (3-6-82) y seca (24-2-83). El potencial de turgor es positivo y los otros dos negativos.	41
9	Curvas de Presión-Volumen (a y b) y diagrama de Hofler (c y d) mostrando las variaciones de potencial hídrico foliar (●), potencial osmótico (▲) y potencial de turgor (o) en función del volumen de agua extraído (V_e); en <i>T. vestitus</i> durante la estación húmeda (3-6-82) y seca (24-2-83). El potencial de turgor es positivo y los otros dos negativos.	42
10	Curvas de Presión-Volumen (a y b) y diagrama de Hofler (c y d) mostrando las variaciones de potencial hídrico foliar (●), potencial osmótico (▲) y potencial de turgor (o) en función del volumen de agua extraído (V_e); en <i>H. rufo</i> durante la estación húmeda (3-6-82) y seca (24-2-83). El potencial de turgor es positivo y los otros dos negativos.	43
11	Relación entre el potencial hídrico foliar (ψ_f) y el contenido relativo de humedad (CRH%) estimado con información de la curva de P-V, durante la estación húmeda (junio-82) (—) y seca (febrero 83) (---), para <i>L. lanatum</i> (●), <i>T. vestitus</i> (o) y <i>H. rufo</i> (▲)	52

LISTA DE FIGURAS (Cont.)

Figura		Pág.
12	Relación entre el potencial de turgor (Ψ_p) y el contenido relativo de humedad (CRH%) estimado con información de la curva de P-V, durante la estación húmeda (junio-82) (—) y seca (febrero-83) (---); para <i>L. lanatum</i> (●), <i>T. vestitus</i> (○) y <i>H. rufa</i> (▲).	54
13	Relación entre la fotosíntesis neta (FN) y la conductancia foliar (K_s) en <i>L. lanatum</i> , bajo condiciones controladas de laboratorio. Ecuación de ajuste en el texto. Se mantuvo constante la RFA = $1.000 \mu E m^{-2} S^{-1}$, $t^{\circ}f = 30 \pm 1.5^{\circ}C$ y el DPV varió entre 1.5 o 3.5 KPa.	56
14	Relación entre la fotosíntesis neta (FN) y la conductancia foliar (K_s) en <i>T. vestitus</i> , bajo condiciones controladas de laboratorio. Ecuación de ajuste en el texto. La mantuvo constante la RFA = $1.000 \mu E m^{-2} S^{-1}$, $t^{\circ}f = 30.1 \pm 1.5^{\circ}C$ y el DPV varió entre 1.0 a 3.5 KPa.	57
15	Relación entre la fotosíntesis neta (FN) y la conductancia foliar (K_s), bajo condiciones controladas de laboratorio. Ecuación de ajuste en el texto. Se mantuvo constante RFA = $1.000 \mu E$ $t^{\circ}f = 30^{\circ}C \pm 1.0^{\circ}C$ y el DPV varió entre: 1.1 a 3.1 KPa. En <i>H. rufa</i> .	58
16	Relación entre la conductancia foliar (k_s) y la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) en <i>L. lanatum</i> , se mantuvo constante: RFA = $1.000 \mu E m^{-2} S^{-1}$, $t^{\circ}f = 30^{\circ}C \pm 1.5^{\circ}C$	60
17	Relación entre la conductancia foliar (K_s) y la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) en <i>T. vestitus</i> , bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante RFA = $1.000 \mu E m^{-2} S^{-1}$; $t^{\circ}f = 30.1^{\circ}C \pm 1.5^{\circ}C$ Ecuación de ajuste en el texto.	61

LISTA DE FIGURAS (Cont.)

Figura		Pág.
18	Relación entre la conductancia foliar (Ks) y la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) en <i>H. rufo</i> , bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante: $RFA = 1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ $t^{\circ}f = 30^{\circ} \pm 1.0^{\circ}C$. Ecuación de ajuste en el texto.	62
19	Variaciones de la densidad de flujo transpiracional (DFT) calculado (explicado en el texto) a cambios en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) - <i>L. lanatum</i> (θ), <i>T. vestitus</i> (σ) e <i>H. rufo</i> (Δ)	65
20	Variaciones de la fotosíntesis neta (FN) a cambios en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) en <i>L. lanatum</i> . En el gráfico se incluyen valores medidos y calculados según el procedimiento indicado en el texto.	66
21	Variaciones de la fotosíntesis neta (FN) a cambios en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) en <i>T. vestitus</i> . En la figura se incluyen valores medidos y calculados según el procedimiento indicado en el texto.	67
22	Variaciones de la fotosíntesis neta (FN) a cambios en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) en <i>H. rufo</i> . En el gráfico se incluyen valores medidos y calculados según el procedimiento indicado en el texto.	68
23	Respuesta de la Fotosíntesis neta (FN) a cambios en la RFA (radiación fotosintéticamente activa) en <i>L. lanatum</i> bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante $t^{\circ}f = 30.2 \pm 0.5^{\circ}C$, $DPV = 2.1 \pm 0.05$ KPa. Ecuación en el texto.	70
24	Respuesta de la fotosíntesis neta (FN) a cambios en la RFA, en <i>T. vestitus</i> bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante $t^{\circ}f = 30 \pm 1.1^{\circ}C$; $DPV = 2.0 \pm 0.1$ KPa. Ecuación en el texto.	71

LISTA DE FIGURAS (Cont.)

Figura		Pág.
25	Respuesta de la fotosíntesis neta (FN) a cambios en la RFA, en <i>H. rufo</i> bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante: $t^{\circ}f = 30.5 \pm 0.6^{\circ}C$, $DPV = 1.9 \pm 0.1$ KPa. Ecuación en el texto.	72
26	Respuesta de la conductancia foliar (Ks) a cambios en la R.F.A. en <i>L. lanatum</i> bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante: $t^{\circ}f = 30.2 \pm 0.5^{\circ}C$, $DPV = 2.1 \pm 0.05$ KPa. Ecuación en el texto.	74
27	Respuesta de la conductancia foliar (Ks) a cambios en la RFA en <i>T. vestitus</i> bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante: $t^{\circ}f = 30 \pm 1.1^{\circ}C$, $DPV = 2.0 \pm 0.1$ KPa. Ecuación en el texto.	75
28	Respuesta de la conductancia foliar (Ks) a cambios en la RFA en <i>H. rufo</i> bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante: $t^{\circ}f = 30.5 \pm 0.6^{\circ}C$, $DPV = 1.9 \pm 0.1$ KPa.	76
29	Variaciones en la eficiencia de uso de agua (UEA) a cambios en la demanda evaporativa del ambiente (DPV) en <i>L. lanatum</i> (●), <i>T. vestitus</i> (○) e <i>H. rufo</i> (▲). Curvas obtenidas mediante procedimientos explicados en el texto.	79
30	Curso diario de la eficiencia de uso de agua (UEA) para <i>L. lanatum</i> (●), <i>T. vestitus</i> (○) e <i>H. rufo</i> (▲) en la estación seca (8-3-83). Curvas obtenidas mediante procedimiento explicado en el texto.	80
31	Curso diario de la eficiencia de uso de agua (UEA) para <i>L. lanatum</i> (●), <i>T. vestitus</i> (○) e <i>H. rufo</i> (▲), en la estación seca (3-2-83). Curvas obtenidas mediante procedimiento explicado en el texto.	81

LISTA DE TABLAS

Tabla		Pág.
1	<p>Datos de algunas variables microclimáticas, donde $\bar{X}(1)$ es promedio mensual, $\bar{X}(2)$ promedio diario y \bar{X} promedio anual. Estación Barinas-Aeropuerta-Edo. Barinas. Período 1976-1982. Lat. $08^{\circ}36' 55''$ Long. $70^{\circ}12' 15''$ Alt: 180 m.s.n.m.</p>	6
2	<p>Datos de algunas variables microclimáticas, donde $\bar{X}(1)$ es promedio mensual, $\bar{X}(2)$ promedio diario y \bar{X} medio anual. Estación Barinas-Aeropuerta -Edo. Barinas. Año 1982. Lat: $08^{\circ} 36' 55''$ Long $70^{\circ}12' 15''$ Alt. 180 m.s.n.m.</p>	7
3	<p>Valores mínimos de potencial hídrico (Ψ_f), máximos de conductancia foliar (k_s), densidad de flujo transpiracional (DFT) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) para las tres especies: EH = estación húmeda (16-9-82) y ES = estación seca (8-3-83).</p>	31
4	<p>Medidas de la Resistencia Hidráulica (R_p) en las especies durante la estación húmeda (16-9-82) y estación seca (8-3-83).</p>	32
5	<p>Parámetros de relaciones hídricas obtenidos de las curvas de presión-volumen: potencial osmótico de saturación (ψ_{π}^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (ψ_{π}^0), contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRH(ppt)), módulo de elasticidad (ϵ), ajuste osmótico pasivo ($\Delta\psi_{\pi}$), número de osmoles de soluto por peso seco (N_s/P_s) y porcentaje de retención de agua osmótico en plasmólisis incipiente (V_p/V_o), durante la estación húmeda (3-6-82) y estación seca (24-2-83) para las tres especies.</p>	48

LISTA DE APENDICES

		Pág.
<p>APENDICE A. RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPECIES EN EL CAMPO</p>		
Tabla 1.	Curso diario en <i>L. lanatum</i> de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) 16 de septiembre de 1982.	96
Tabla 2.	Curso diario en <i>T. vestitus</i> de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) 16 de septiembre de 1982.	97
Tabla 3.	Curso diario en <i>H. rufo</i> de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) 16 de septiembre de 1982.	98
Tabla 4.	Curso diario de las variables microclimáticas: temperatura del aire ($T^{\circ}a$), humedad relativa (HR) y radiación solar (R_s), medido el 16 de septiembre 1982.	99
Tabla 5.	Curso diario <i>L. lanatum</i> de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) 8 de marzo de 1983.	99
Tabla 6.	Curso diario en <i>T. vestitus</i> de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) 8 de marzo de 1983.	100

LISTA DE APENDICES (Cont..)

	Pág.
Tabla 7. Curso diario en <i>H. rufo</i> de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) 8 de marzo de 1983.	101
Tabla 8. Curso diario de las variables microclimáticas: temperatura del aire ($T^{\circ}a$), humedad relativa (HR) y radiación solar (R_s), medido el 8 de marzo de 1983.	102
Tabla 9. Curso diario en <i>L. lanatum</i> de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), 23 de julio de 1982.	102
Tabla 10. Curso diario en <i>T. vestitus</i> de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), 23 de julio de 1982.	103
Tabla 11. Curso diario en <i>H. rufo</i> de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), 23 de julio de 1982.	104
Tabla 12. Curso diario de <i>L. lanatum</i> de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), 3 de febrero de 1983.	105

LISTA DE APENDICES (Cont..)

	Pág.
Tabla 13. Curso diario en <i>T. vestitus</i> de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire, (DPV), 3 de febrero de 1983.	106
Tabla 14. Curso diario en <i>H. rufo</i> de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire, (DPV), 3 de febrero de 1983.	107
Tabla 15. Ecuación de regresión lineal entre el potencial hídrico foliar (ψ_f) y la densidad de flujo transpiracional (DFT) en las tres especies estudiadas, en la estación húmeda (16-9-82) y seca (8-3-83). Se incluye sus respectivos coeficientes de correlación (r)	108
Tabla 16. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_{π}) en <i>L. lanatum</i> , estación húmeda (Sep. 82).	108
Tabla 17. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_{π}) en <i>T. vestitus</i> , estación húmeda, (Sept. 82).	109
Tabla 18. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_{π}) en <i>H. rufo</i> , estación húmeda, (Sept. 82).	109
Tabla 19. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_{π}), en <i>L. lanatum</i> , estación seca, 8 marzo del 83.	110

LISTA DE APENDICES (Cont..)

	Pág.
Tabla 20. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_{π}), en <i>T. vestitus</i> , estación se <u>ca</u> , 8 marzo, 83.	110
Tabla 21. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_{π}), en <i>H. rufo</i> , estación se <u>ca</u> , 8 marzo 83.	111
Tabla 22. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_{π}), en <i>L. lanatum</i> , estación se <u>ca</u> , 3 febrero 83.	111
Tabla 23. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_{π}), en <i>T. vestitus</i> , estación se <u>ca</u> , 3 de febrero 83.	112
Tabla 24. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_{π}), en <i>H. rufo</i> , estación se <u>ca</u> , 3 de febrero 83.	112
 APENDICE B. COMPONENTES Y CARACTERISTICAS DEL POTENCIAL HIDRICO DEL TEJIDO FOLIAR.	
Tabla 1. Parámetros de relaciones hídricas obtenidos de las curvas de P-V: potencial osmótico de saturación (ψ_{π}^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (CRH (ppt)) módulo de elasticidad (ϵ), ajuste osmótico pasivo ($\Delta\psi_{\pi}$), número de osmoles de soluto por peso seco (N_s/P_s) y porcentaje de retención de agua osmótico en plasmólisis incipiente (V_p/V_o) durante la estación húmeda y se <u>ca</u> en las tres especies estudiadas.	115
Tabla 2. Valores de potencial hídrico foliar (ψ_f), volumen de agua extraída (V_e), peso seco (p_s) y peso saturado (P_{sat}) utilizadas en las realizaciones de la curva de P-V, para a) <i>L. lanatum</i> , b) <i>T. vestitus</i> y c) <i>H. rufo</i> tanto en la estación húmeda y se <u>ca</u> .	116

LISTA DE APENDICES (Cont.)

	Pág.
<p>APENDICE C. POTENCIAL HIDRICO, CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD Y RESISTENCIA A LA SEQUIA</p>	
<p>Tabla 1. Regresión lineal entre potencial hídrico (Ψ_f) y contenido relativo de humedad (CRH%) obtenidos con la curva de P-V, durante la estación húmeda (6-6-82) y seca (24-2-83) en las tres especies estudiadas.</p>	118
<p>Tabla 2. Regresión lineal entre el potencial de turgor (Ψ_p) y contenido relativo de humedad (CRH%) obtenidos con la curva de P-V, durante la estación húmeda (6-6-82) y seca (24-2-83) en las tres especies.</p>	118
<p>APENDICE D. EXPERIMENTOS BAJO CONDICIONES CONTROLADAS</p>	
<p>Tabla 1. Variación de la Fotosíntesis Neta (FN) a cambios en la conducción foliar (K_s), bajo condiciones controladas en las tres especies.</p>	120
<p>Tabla 2. Respuesta de la conductancia foliar (K_s) a cambios en la diferencia de vapor entre el aire y la hoja (DPV), bajo condiciones controladas en las tres especies estudiadas.</p>	120
<p>Tabla 3. Variaciones de la densidad de flujo transpiracional (DFT) calculado (explicación en el texto) a cambios en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) para las tres especies.</p>	121
<p>Tabla 4. Variaciones de la Fotosíntesis Neta (FN) a cambios en la diferencia de presión entre el aire y la hoja (DPV) (calculados como se explica en el texto) para las tres especies estudiadas.</p>	121
<p>Tabla 5. Variaciones de la Fotosíntesis Neta (FN) o cambios en la Radiación fotosintéticamente activa (RFA) bajo condiciones controladas en laboratorio, para las tres especies.</p>	122

LISTA DE APENDICES (Cont..)

	Pág.
Tabla 6. Variaciones de la conductancia foliar (Ks) a cambios en la Radiación fotosintéticamente activa (RFA) para las tres especies, bajo condiciones controladas en laboratorio.	122
Tabla 7. Influencia de la demanda evaporativa del ambiente (DPV) sobre la eficiencia en el uso de agua (UEA) (bajo condiciones controladas) calculado como FN/DFT ($mg\ CO_2/mgH_2O$) por unidad de tiempo y unidad de área.	123
Tabla 8. Cursos diarios de la Eficiencia de uso de agua (UEA) para las tres especies estudiadas en dos días de la estación seca (3-2 y 8-3-83) EUA calculado como se explica en el texto.	123

INTRODUCCION

Los llanos occidentales de Venezuela y particularmente los ubicados al Norte del Estado Barinas, zona de nuestro estudio, se caracterizan por poseer clima megatérmico con isoterma anual. La diferencia entre la media del mes más frío y la del mes más cálido es de sólo 3°C. Su clima hídrico es marcadamente estacional, concentrándose las precipitaciones en siete a ocho meses del año.

A pesar de existir condiciones climáticas similares la vegetación de la zona presenta dos tipos fisonómicos muy diferentes: sabana y bosque, cuya presencia respondería a factores topográficos, geomorfológicos y/o edáficos diferentes.

La sabana estacional que es la mejor representada, es uno de los ecosistemas más extensos de América del Sur, conformando un tipo fisonómico-ecológico de ecosistema natural exclusivo de zonas tropicales cálidas y húmedas. Su característica esencial es la de presentar una cubierta herbácea dominada por gramíneas y ciperáceas perennes, con la típica forma de crecimiento en "macolla", con un estrato arbóreo abierto (Sarmiento, 1978). El suelo es pobre en nutrientes y la mayor acumulación de materia vegetal viva y muerta se produce en los niveles adyacentes a la superficie del suelo; entre -20 cm y + 20 cm, en la mayoría de los casos se encuentra más de las dos terceras partes de la biomasa herbácea total del Ecosistema (Sarmiento, 1978).

Las sabanas estacionales se caracterizan por la alta diversidad de gramíneas con síndrome fotosintético C⁴. Estas especies sin embargo tienen patrones de crecimiento, reproducción y arquitectura diferentes. Un ejemplo de diversidad ecológica en gramíneas de la Sabana estacional lo constituyen las siguientes especies: *Leptocoryphium lanatum*, *Trachypogon vestitus* e *Hyparrhenia rufa*. Las dos primeras son nativas, mientras que *H. rufa* es originaria del Africa y fué introducida a Venezuela desde el Brasil aproximadamente en 1920 como forrajera. Esta especie se encuentra ampliamente distribuida en las sabanas de Venezuela, como especie dominante compitiendo y desplazando a

algunas especies nativas, ya sea por acción del hombre o por sus características propias de alta agresividad. Es frecuente encontrarla en áreas disturbadas y algunos autores sugieren que parece ser favorecida por el fuego. (Daubenmire, 1972; Parsons, 1972).

Las tres gramíneas en "macolla" son perennes y presentan una fase anual de semireposo (Sarmiento, 1978) con fenorritmos reproductivos diferentes: *L. lanatum* es de floración precóz o temprana (abril-mayo), *T. vestitus* es de floración intermedia (julio-agosto-septiembre), mientras que *H. rufa* la floración es tardía (mediados de octubre-noviembre).

En cuanto a su amplitud ecológica las tres gramíneas C⁴ son de sabana estacional, *T. vestitus* y *L. lanatum* pueden ocupar lugares más secos que *H. rufa*, esta aunque se encuentra en lugares más húmedos que las anteriores, no llega a ocupar suelos hidromórficos. (Sarmiento, 1978).

En la sabana estacional (donde se realizó este trabajo) uno de los elementos ambientales determinantes (que más influencia tiene) en las características estructurales y funcionales de la vegetación es el agua. El agua que se encuentra disponible para las plantas actúa como regulador de las posibilidades de establecimiento y persistencia particularmente de las especies herbáceas perennes, sobre todo en la época seca cuando la disponibilidad en el suelo es baja, por lo tanto estas especies, que presentan fenorritmos diferentes, deberían poseer estrategias adaptativas distintas en cuanto a su balance hídrico e intercambio gaseoso para cumplir con su ciclo anual a pesar del déficit hídrico estacional a que están sometidas.

El objetivo del presente trabajo de tesis es conocer algunas características ecofisiológicas en las tres especies de gramíneas arriba mencionadas en relación al déficit hídrico; caracterizar algunos mecanismos de control al flujo de agua en el continuo suelo-planta-atmósfera y las estrategias de resistencia a períodos de sequía en las especies; analizar la respuesta fotosintética de estas gramíneas C⁴ a variables ambientales, bajo condiciones controladas. Posiblemente estas gramíneas difieren en las respuestas a los períodos de déficit hídrico mediante el control de la apertura y cierre estomático, aumentando la

sensibilidad estomática a períodos de alta demanda evaporativa, ajustando osmóticamente sus tejidos foliares, etc., lo que les permitiría mantener turgor y así continuar con sus actividades metabólicas, particularmente en las especies que comienzan a crecer antes de la época húmeda.

Hoy en día, existe un conocimiento adecuado sobre la ecología y características fisiológicas (balance hídrico) de algunas especies de gramíneas de clima templado, en especial de especies cultivadas, sin embargo, en las sabanas tropicales los estudios sobre mecanismos de regulación del balance hídrico, adaptaciones ecofisiológicas y resistencia a la sequía son relativamente escasos en gramíneas de la sabana estacional.

Sánchez-Díaz y Kramer (1973), estimaron el potencial de turgor en hojas de maíz y sorgo, sujeto a déficit hídrico en condiciones controladas, mediante mediciones de potencial hídrico y potencial osmótico. Los cambios en el potencial de turgor fueron más grandes en sorgo que en maíz, durante el desarrollo del déficit hídrico, y también después del riego. Esto sugiere que en sorgo la elasticidad de las paredes celulares baja más que en maíz.

Turner (1975) comparó el comportamiento estomático al déficit hídrico, evaporación (traspiración) del maíz en suelo con alto y bajo potencial hídrico, mostrando ajuste osmótico a bajos potenciales hídricos en maíz. Además, el comportamiento estomático no previene el desarrollo del déficit hídrico.

Henson, y col., (1982) en *Pennisetum americanum*, en tres tipos de experimentos de campo en la India, encontró (1) ajuste osmótico en la estación de crecimiento, (2) ajuste osmótico durante las horas de la mañana y (3) diferente ajuste osmótico entre hojas del dosel y basal.

Maxwell y Redmann (1978) determinaron, potencial hídrico foliar, potencial osmótico, potencial de turgor, contenido relativo de humedad y sus interrelaciones en una gramínea xérica: *Agropyron dasystachyum*, de

un pastizal de Canadá. Esta gramínea se encuentra entre las especies tolerantes a la sequía y su habilidad para ajustarse a fluctuaciones del déficit hídrico en la estación de crecimiento probablemente se deba a cambios en la estructura del tejido o simples cambios en el potencial osmótico.

Jones y Turner (1978), estudiaron la relaciones entre el potencial hídrico, osmótico y de turgor y el contenido relativo de agua en sorgo con tres regímenes diferentes de déficit hídrico. Encuentran ajuste osmótico y el potencial de turgor cero ocurre al mismo valor de contenido relativo de agua (94%) independiente de la historia del déficit hídrico.

En este estudio se hizo mayor énfasis en el comportamiento de las tres gramíneas C⁴ (cuando el déficit hídrico se hace más intenso en la estación seca) evaluando la regulación estomática a las pérdidas de agua, ajuste osmótico y tolerancia a la sequía; así como también la influencia de dos factores diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV), radiación fotosintéticamente activa (RFA), sobre el intercambio gaseoso bajo condiciones controladas de laboratorio.

MATERIALES Y METODOS

A. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

1. **UBICACION.** La sabana en estudio se encuentra ubicada en el Hato Palma Sola, situado más o menos a 5 km al NE de Barinas (Lat. $08^{\circ}36' 55''$; Lon. $70^{\circ}12' 12''$; Alt. 180 m.s.n.m.).
2. **GEOLOGIA.** Desde el punto de vista geológico, la zona de estudio está localizada sobre los sedimentos más antiguos del cuaternario: (QIV) que bordean los Andes Venezolanos, depositados sobre la formación Río Yuca (Silva y col., 1971), formando parte del "piedemonte andino". Los suelos son arenosos, de perfil lateríticos y bien diferenciados, ricos en concreciones férricas y manganeso, con rodados y fracciones gruesas en todo el Perfil, (Silva y col., 1971).
3. **CLIMA.** La zona presenta un clima tropical estacional AW (Silva y Sarmiento, 1976), con un régimen biestacional donde se diferencia claramente una estación seca y otra húmeda de aproximadamente 6 a 7 meses de duración. El promedio anual de precipitaciones es bastante variable de un año a otro, y según los datos obrados en la estación meteorológica de Barinas (Lat. $08^{\circ}36' 55''$, Lon. $70^{\circ}12' 15''$, Alt. 180 m.s.n.m.) para los últimos siete años: (1976-1982), el promedio anual de precipitaciones es de 1.674 mm. La temperatura a lo largo del año es uniforme, siendo la media anual de 26.5°C , con una máxima media de 31.3°C y la mínima media de 22.3°C . (Tabla 1 y 2).

Resumiendo, el clima del área de estudio es megatérmico, con isoterminia anual marcada y neta estacionalidad hídrica.

4. **VEGETACION.** La sabana en donde se realizó el estudio correspondiente a lo que Sarmiento y Monasterio (1975) han definido como ecosistema de sabana estacional. El tipo de vegetación es una sabana parque, abierta con islotes (matas) de bosque decídúo y también árboles (Silva y Sarmiento, 1976).

Tabla 1. Datos de algunas variables microclimáticas, donde $\bar{X}(1)$ es promedio mensual, $\bar{X}(2)$ promedio diario y \bar{X} media anual. Estación Barinas-aeropuerto. Edo. Barinas. Período 1976-1982. LAT: 08°-36'-55"; LONG: 70°-12'-15"; ALT: 180 m.s.n.m.

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	\bar{X}
Temperatura (°C)													
MED.	26.9	27.9	28.1	28.2	25.8	25.2	25.2	25.5	25.9	26.5	26.8	26.6	26.55
MAX.M	32.9	33.6	33.1	32.1	30.3	29.5	29.6	30.7	30.2	31.4	31.1	31.8	31.36
MIN.M	21.2	22.6	22.6	23.4	22.8	22.2	21.8	21.8	22.4	22.4	22.9	21.9	22.33
Precipitación (mm)													TOTAL
$\bar{X}(1)$	2.8	6.5	54.0	196.2	273.1	291.1	230.8	179.1	209.9	149.2	115.1	43.1	1750.9
Total	263.6	212.5	177.6	119.7	133.5	132.1	155.6	160.0	185.5	201.8	220.5	224.5	
Horas de Sol													
$\bar{X}(2)$	8.5	7.3	6.2	4.0	4.2	4.4	4.9	5.8	6.2	6.4	7.4	7.2	
Humedad (%)													
$\bar{X}(1)$	63	58	60	68	79	82	82	81	82	79	76	73	
Radiación (Cal/cm ²)													
$\bar{X}(2)$	402	413	403	353	375	377	388	406	411	405	386	365	
Evaporación (mm)													
$\bar{X}(2)$	7.6	8.5	8.0	6.3	4.6	4.3	4.4	5.0	5.3	5.4	5.4	5.8	

FUENTE: División de Hidrología MARNR

Tabla 2. Datos de algunas variables microclimáticas, donde $\bar{X}(1)$ es promedio mensual $\bar{X}(2)$ promedio diario y \bar{X} media anual. Estación Barinas aeropuerto. Edo. Barinas. Año 1982. LAT: 08° 36' 55", LONG: 70° 12' 12" ; ALT: 180 m.s.n.m.

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O
Temperatura (°C)										
MED.	27.0	27.5	28.3	25.7	26.0	25.9	26.2	25.5	26.1	26.1
MAX.M	33.2	33.4	34.0	29.3	30.3	30.3	30.3	30.8	31.9	31.4
MIN.M	21.8	23.5	23.5	23.2	23.2	23.0	22.1	22.0	22.3	22.4
Precipitación (mm)										
$\bar{X}(1)$	2.5	1.7	7.6	319.3	396.8	153.6	230.7	206.0	354.7	99.3
Horas de sol										
Total	237.0	149.1	146.7	78.1	127.7	141.9	137.9	176.2	176.0	183.1
$\bar{X}(2)$	7.7	5.3	7.9	2.6	4.1	4.7	4.4	5.7	5.9	5.9
Humedad (%)										
$\bar{X}(1)$	64	63	60	78	82	84	83	83	82	78
Radiación (cal/cm ²)										
$\bar{X}(2)$	382	357	370	296	366	393	361	385	410	377
Evaporación (mm)										
$\bar{X}(2)$	7.1	6.9	7.9	5.1	4.6	4.1	4.4	4.8	4.9	4.9

FUENTE: División de Hidrología MARNR

Las especies arbóreas más características de esta sabana son: *Byrsonina crassifolia*, *B. coccolobifolia*, *Curatela americana*, *Bowdichia virgiloides*, *Palicourea rígida* y *Casearia silvestris*; (Goldstein y col., 1983); en el estrato herbáceo (50-100 cm de alto) continuo, las especies dominantes son: *Trachypogon vestitus*, *Leptocoryphium lanatum*, *Axonopus canescens*, *Trachypogon plumosus*, *Hyparrhenia rufa*.

B. DESCRIPCION DE LAS ESPECIES

Las especies estudiadas en este trabajo son las gramíneas C4. *Leptocoryphium lanatum*, (H.B.K.)Nees, *Trachypogon vestitus*, Anders e *Hyparrhenia rufa*, (Nees) Stapf. Las tres especies son gramíneas en macolla, siendo *L. lanatum* y *T. vestitus* nativas, mientras que *H. rufa* es originaria del Africa y fué introducida a Venezuela desde el Brasil como forrajera (Parsons, 1972). Estas gramíneas son perennes y presentan una fase anual de semireposo (Sarmiento, 1978) con fenorritmos reproductivos diferentes: *L. lanatum* es de floración precoz o temprana (abril-mayo); *T. vestitus* es de floración intermedia (julio-agosto-septiembre); mientras que *H. rufa* la floración es tardía (mediados de octubre-noviembre).

En cuanto a su amplitud ecológica las tres gramíneas son de sabana estacional, *L. lanatum* y *T. vestitus* pueden ocupar lugares más secos que *H. rufa*, la cual puede hallarse en lugar más húmedos, pero sin llegar a ocupar suelos hidromórficos. (Sarmiento, 1978).

C. TRABAJOS DE CAMPO

En el Hato Palma Sola, en la sabana del Estado Barinas se realizaron los estudios de campo. Los trabajos de campo se realizaron con cada una de las especies, en sitios elegidos previamente donde las mismas se encuentran bien representadas y libre de influencias antrópicas.

Las variables microclimáticas y respuesta de la planta fueron medidos si multáneamente cada dos horas aproximadamente, durante un curso diario (8 am-18 pm), tanto en la estación húmeda y seca del período 1982-83).

1. VARIABLES MICROCLIMATICAS

Para las mediciones de variables microclimáticas se ubicaron torres de mediciones a 50 cm (dosel de las gramíneas) y 150 cm. de altura. Se utilizaron dos psicrómetros y un piranómetro.

1a. Temperatura del aire y humedad relativa del ambiente

Para la temperatura del aire ($t^{\circ}a$) se utilizó la medida de temperatura obtenido con el bulbo seco del psicrómetro Assman. El contenido de vapor de agua del aire (presión parcial) fue medido con el psicrómetro de aspiración Assman ubicado a dos alturas: 50 cm y 150 cm. Para obtener la humedad relativa ambiental se utilizaron tablas (Bulletin of the U.S. Weather Bureau No. 1071). Para calcular la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV) se utilizó la presión de vapor del agua en el ambiente a 50 cm.

1b. Radiación Solar total.

Fue medido con un Piranómetro LI-COR modelo LI 200S y un integrador LI-COR modelo LI-500. Estas mediciones se realizaron tomándose la radiación solar incidente durante un lapso de 5 minutos (No. de impulsos en el integrador). Para el cálculo de la Radiación Solar se usó la siguiente fórmula:

$$R_s = |N^2 \text{ impulsos} / 0.1896 \text{ impulsos/watt.h.m}^{-2} | | 60 \text{ min.h}^{-1} / \text{tmin} | = | \text{Watt.m}^{-2} |$$

El piranómetro fué colocado en la torre microclimática a 150 cm de altura.

2. VARIABLES DE RESPUESTA DE LAS PLANTAS

2.a. Potencial Hídrico foliar: ψ_f

Cuando se corta un tallo o pecíolo, la columna de agua se retira inmediatamente de la superficie cortada del tallo, debido a que el agua del sistema de conducción o xilema en la planta está sometido a una presión negativa (tensión). Si al mismo tallo cortado se le aplica una presión positiva igual a la tensión a que estaba sometida el agua antes de la excisión del tallo, el agua volverá a la superficie cortada. Este es el principio básico de la bomba de Scholander, utilizado para medir el potencial hídrico de las hojas de estas gramíneas. El método de equilibrio de presión, descrito por Scholander y col., (1964) que se usa para medir potencial hídrico de hojas y tallos, consiste de una cámara donde se encierra la muestra con una entrada de nitrógeno gaseoso u otro gas inerte. La entrada del nitrógeno a la cámara se gradua con una llave y la presión - en la cámara se puede leer en un manómetro, hasta la necesaria para hacer retornar la columna de agua hasta la superficie cortada y expuesta a la presión atmosférica. Además, consta de una lupa binocular que facilita la observación del momento preciso cuando el agua aparece en la superficie. Uno de los supuestos de esta técnica para medir potencial hídrico es que el potencial hídrico del tejido foliar y del xilema en los tallos están en equilibrio, y de que el potencial osmótico del agua en el xilema es muy pequeño y por lo tanto despreciable

Mediciones en el Campo

Para realizar las mediciones utilizamos una Bomba de Scholander PMS modelo 600, con todos sus accesorios (tapones de goma, sacabocados, etc). Durante el ciclo diario realizado en el campo, el potencial hídrico se midió a las 7 am y luego cada dos horas a partir de las 8 am y hasta 18 pm; además, se midió a las 7 pm (puesta del sol). La primera medición de la mañana (7 am) se realizaba en macollas que al final del día anterior eran herméticamente encerradas en bolsas de plástico hasta el momento

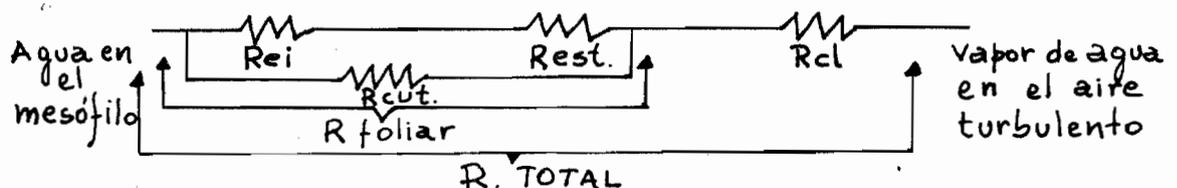
to de su medición; de esta forma se obtendría mejor el potencial hídrico del suelo. En la mayoría de las veces, las muestras que se extraían para las mediciones de potencial hídrico, se trataban de que fueran de los mismos ejemplares donde se realizaban las otras mediciones: K_s y T° foliar.

2b. Conductancia Foliar: K_s

El flujo de vapor de agua desde el interior de la hoja hasta el aire turbulento que rodea las hojas es esencialmente un proceso de difusión. Para describir este proceso se usa una ecuación derivada de la primera ley de Fick

$$\text{Flujo} = \frac{\Delta C}{R} \quad \text{donde} \quad \Delta C = \text{es la diferencia de concentración de la sustancia y } R \text{ es la resistencia.}$$

De acuerdo con esta ley, el flujo de una sustancia es igual a un coeficiente de proporcionalidad multiplicado por una fuerza; en este caso concreto el flujo es igual al gradiente de concentración de vapor de agua (ΔC) dividido por la resistencia (R). Si en esta ecuación el flujo es la transpiración, vemos que los factores que afectan a la tasa de transpiración son la diferencia de concentración de vapor de agua entre el interior de la hoja y el aire que lo rodea y la resistencia a la difusión de vapor de agua. Esta resistencia difusiva es variable y consta de varias resistencias y usando la analogía de un circuito eléctrico tenemos las vías de difusión de vapor de agua:



Siendo R_{ei} la resistencia difusiva de los espacios intercelulares, $R_{est.}$ la resistencia estomática, $R_{cut.}$ la resistencia cuticular y $R_{cl.}$ es la resistencia de la capa límite que rodea a la hoja. R_{ei} es muy pequeña comparado con las otras dos y por lo tanto es ignorada.

Entonces en la hoja la relación entre las Resistencias sería:

$$R_{\text{foliar}} = \frac{R_{\text{est.}} \times R_{\text{cut.}}}{R_{\text{est.}} + R_{\text{cut.}}}$$

Generalmente se usa el concepto de Resistencia para interpretar las relaciones que describe el proceso de difusión y para representar las vías de difusión entre la hoja y el aire. En los estudios de comportamiento estomático y de transpiración en la planta se usa generalmente la conductancia (K_s) que es $1/R$; es decir que K_s es una medida de la facilidad con que el vapor de agua difunde desde el interior de la hoja hasta el aire que lo rodea. El uso del término conductancia presenta ciertas ventajas tales como: a) la relación entre conductancia (k_s) y transpiración ($DFT = K_s \Delta C$) es lineal; b) evita interpretaciones erróneas de datos que pueden surgir de gráficos de resistencia versus algún factor; además, el uso de resistencia puede sugerir efecto de umbral y saturación cuando no existen. (Meinzer, 1982). En el presente trabajo se usa el término Conductancia (K_s).

Mediciones en el Campo

Para realizar las mediciones de conductancia (K_s) en las tres especies estudiadas en el campo, utilizamos un Porómetro de Respuesta Dinámica (no ventilado). Este Porómetro está provisto de un Medidor de Resistencia Foliar LI-COR 60 y un sensor de humedad (en cámara) LI-COR 20S, con un termistor para medir temperatura foliar. Además, cuenta con un sistema de desecante y un cronómetro manual.

La hoja se introduce en la cámara que contiene el sensor de humedad relativa que funciona en un rango fijo y estrecho; y el termistor para determinar la temperatura de la hoja. El aumento de la humedad relativa (después que se ha bajado la humedad a valores de aproximadamente 15-20% mediante aire seco que circula por un tubo previo paso por el desecante) debido a la transpiración de la hoja que esta en la cámara, es detectado por un microamperímetro. Con el cronómetro se mide el tiempo de trán

sito que tarda la humedad en recorrer una porción (20-60) de una escala arbitraria que va de 0 a 100. Al mismo tiempo (antes de sacar la hoja de la cámara) se registra la temperatura foliar en microamperes.

Cálculos

Para el cálculo de conductancia (Ks): 1) Es necesario transformar los microamperes en grados centígrados. Esto se realiza mediante la ecuación de calibración:

$$t^{\circ}\text{C} = \frac{\mu \text{ A} - 18.5}{1.25}$$

2) Con un factor de corrección (obtenido por calibración a 25°C) se normalizan los valores de tiempo de tránsito a una temperatura de 25°C:

$$F_{\text{corrección}} = e^{\left(\frac{\ln t^{\circ} - 3.14}{0.704}\right)}$$

3) Este factor de corrección calculado, se multiplica por el tiempo de tránsito obtenido en el campo, y de esa manera se obtiene el tiempo de tránsito (Δt) corregido que se introduce en la ecuación del tipo $R = A + B \times \Delta t$ (obtenido en la calibración del porómetro a 25°C) para obtener los valores finales de resistencia foliar. 4) Por último, se obtiene el inverso de la resistencia foliar que es igual a la conductancia ($K_s = 1/R$)

La ecuación para realizar el cálculo final de resistencia varía debido a que al final de cada ciclo diario (en ambas épocas) en el laboratorio se realiza la calibración del porómetro, la que arroja pequeñas diferencias en la ecuación (vease calibración). Para las mediciones de Ks, en las gramíneas estudiadas, se calculó un factor de corrección para las hojas, ya que estas debido a su escaso ancho (promedio) no llegaba a cubrir completamente el área de abertura del porómetro, por lo tanto:

$$\text{Fac. de corrección} = \frac{\text{Superficie abertura porómetro}}{\text{Superficie que cubre la hoja}}$$

Las mediciones de conductancia foliar (K_s) en el campo se realizaron durante un ciclo diario (8 am-6 pm) a intervalos de 2 horas siendo coincidente con las mediciones de microclima, potencial hídrico y temperatura foliar, etc. Estas mediciones de K_s , se realizaba en ambas superficies foliares (adaxial-abaxial) y se trató de que siempre las hojas medidas fueras del mismo individuo para las distintas horas.

Calibración

Después de realizar cada una de las mediciones de campo, se realizó en el laboratorio la calibración del porómetro de respuesta dinámica, para obtener la ecuación de Resistencia a 25°C . Para ello, se utilizó una placa de calibración, perforada con distintas densidades de poros (8, 15, 30, 60 y completamente abierta), con su base de acrílico; papel de filtro; agua destilada y una cámara Percival (Modelo E-30B) para mantener la temperatura constante a 25°C , medido con un termómetro de mercurio colocado en su interior.

Sobre la base acrílica de la placa de calibración se colocó tiras de papel de filtro Whatman N° 50 humedecida, de más o menos 10 cm de largo, de manera que los extremos libres pudieran llegar a una caja de Petri conteniendo agua destilada. Un papel de filtro grueso se humedece y se coloca sobre las tiras y con una varilla de vidrio se elimina el exceso de agua de la superficie. Luego, se fija la placa de resistencia sobre el papel humedecido y es ajustado de manera que la placa quede en estrecho contacto con el papel húmedo. Posteriormente se monta el sensor (completamente seco) y se coloca sobre una de las porciones de la placa sin perforaciones. El conjunto es introducido en la cámara ambiental Percival a la temperatura de calibración deseada (25°C) y se deja equilibrar por aproximadamente una hora.

El sensor colocado sobre el sitio sin perforación, se ajusta en el microamperímetro a 100, poniendo el interruptor en CAL. Se bombea aire seco hasta que la aguja baje hasta 10 (interruptor en HUM 1). Luego, se po-

ne el sensor sobre las perforaciones y con el cronómetro se mide el tiempo de tránsito entre 20 a 60 (HUM 1) en el microamperímetro. Generalmente se realizan cinco o más mediciones en cada perforación, de manera que no haya demasiada variación entre los tiempos de tránsito. Con los datos de Resistencia extraídos del Manual de Instrucciones del aparato (porómetro) para 25°C y los tiempos de tránsitos medidos para cada densidad de perforación se ajusta una ecuación de la forma $\Delta t = A + B.R$. Luego, despejando R obtenemos el valor de la Resistencia que vamos a utilizar para obtener los valores de K_s de las mediciones de campo, siendo $K_s = 1/R$ en cm.s^{-1}

2.c. Temperatura foliar: $T^{\circ}\text{f}$

Termocuplas de calibre 36 de cobre-constantan fueron colocados en la superficie inferior de la hoja. En la unión de referencia a 0°C utilizamos un compensador electrónico OMEGA MCJ. La diferencia de voltaje lo registramos en un microvoltímetro digital DATA PRECISION Modelo 258. La corriente eléctrica generada es proporcional a la diferencia de temperatura. La respuesta es aproximadamente lineal: 0°C-0.1 v y c/grados centígrados son 0.039 μv . La conversión de los microvoltios en grados centígrados son realizados mediante tablas. La medición de la temperatura foliar se realizó con por lo menos tres termocuplas en cada individuo. (tres hojas).

2.d. Densidad de Flujo Transpiracional: DFT

La densidad de flujo transpiracional (DFT; $\text{mg cm}^{-2} \text{s}^{-1}$), con los valores obtenidos en el campo, se calculó mediante la ecuación:

$$\text{DFT} = (\text{ph} - (\text{paxHR}/100)) \times K_s$$

donde:

ph es la densidad de saturación del vapor de agua a la temperatura de la hoja (mg/cm^3) (asumiendo saturación a esa $T^{\circ}\text{f}$).

P_a es la densidad de saturación del vapor de agua a la temperatura del aire (mg/cm^3).

HR es la humedad relativa del ambiente (50cm) (%)

K_s es la conductancia foliar (cm/seg)

Se utilizaron tablas para la obtención de las densidades de saturación de vapor de agua de la hoja y el aire.

2c. Diferencia de Presión de Vapor entre la hoja y el aire: DPV

La diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV; KPa) se calculó utilizando la siguiente ecuación:

$$DPV = P_h - (P_a \times HR/100)$$

donde:

P_h = presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (KPa)

P_a = presión de vapor de saturación a la temperatura del aire (KPa)

HR = humedad relativa (%)

D. TRABAJOS DE LABORATORIO

Los mismos se llevaron a cabo en los laboratorios del Grupo de Ecología Vegetal de la ULA, en la Facultad de Ciencias de Mérida.

1. COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL TEJIDO FOLIAR

Mediante las curvas de Presión-Volumen (Tyree y Hammel, 1972), se estimaron los componentes del ψ_f (potencial hídrico foliar) para las tres especies estudiadas.

Al finalizar cada ciclo diario tanto en la estación húmeda como seca, se extrajeron muestras para curvas de presión-volumen de la siguiente manera: las hojas son cortadas y el extremo cortado es puesto inmediatamente en un recipiente con agua; una vez dentro del agua se vuelve a cortar un poco el extremo bajo agua, para evitar que queden burbujas de aire en el extremo cortado previamente. Las hojas con su recipiente se encierra en bolsas plásticas y transportadas al laboratorio, donde son puestas en lugar oscuro durante más o menos doce horas, para permitir que las hojas alcancen completa saturación. Transcurrido este tiempo, las hojas son extraídas del recipiente y la porción sumergida es cortada y el resto se pesa con una precisión de 1 mg, para determinar su peso saturado. Luego las hojas son insertadas en un tapón de goma y se coloca en la cámara de presión. El corte en la hoja se observa a través de una lupa binocular montado sobre la cámara. La presión dentro de la cámara se aumenta gradualmente a una tasa constante de 0.01 MPa/seg. (Ritchie y Hinkley, 1975). El valor de la presión se lee en el momento en que aparece la primer gota sobre la hoja cortada. Esta presión se registra como el potencial hídrico del xilema (ψ_f), luego se disminuye lentamente la presión para evitar que el tejido se dañe. Inmediatamente la muestra se pesa en una Balanza Mettler PN 163, con la precisión de 0.001 g. La muestra luego se pone en algún lugar como para que transpire libremente. Cada 20-30 minutos se vuelve a medir el potencial hídrico y se pesa rápidamente (peso fresco). Este procedimiento se repite varias veces hasta que luego de por lo menos 8-10 horas, las determinaciones de potencial hídrico no varien demasiado. Por último la muestra se colocó en estufa BLUE M (Modelo OV 18A) a una temperatura de 80°C durante 24 horas o hasta peso constante. La muestra extraída de la estufa es pesada para obtener el peso seco de la misma y contenido de agua total de la muestra.

Para su mejor interpretación se grafica $1/\psi_f$ versus V_e que es el cambio total de contenido de agua (agua extraída), para cada valor de ψ_f .

Las curvas de Presión-Volumen (Figura 1), permite la estimación de importantes parámetros en estudios de relaciones hídricas de las plantas. Estos parámetros que se calculan en este trabajo son:

ψ_{π}^{100} = Potencial osmótico a completa saturación

ψ_{π}^0 = Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor

ψ_p = Potencial de turgor

CRH(ppt) = Contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor

E = Módulo de Elasticidad

Ns = Número de osmoles de solutos presente en la hoja por gramo peso seco.

Para calcular los parámetros citados se procedió de la siguiente manera:

1) Se obtiene el contenido total de agua de la muestra: V_t

$$V_t = \text{peso saturado} - \text{peso seco}$$

2) El cambio total de contenido de agua para cada valor de ψ_f medido, V_e , fué calculado sustrayendo el peso fresco en ese punto del peso saturado;

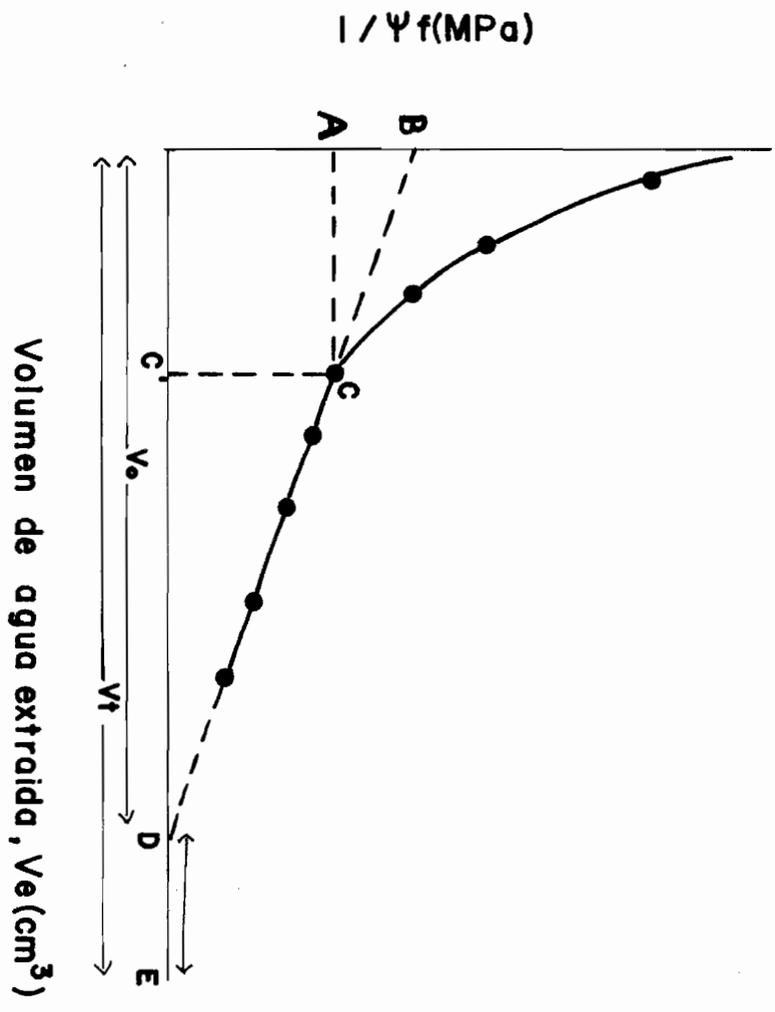
$$V_e = \text{peso saturado} - \text{peso fresco}$$

3) Los datos obtenidos anteriormente (1,2) fueron utilizados para graficar la relación entre V_e y $1/\psi_f$. El gráfico tiene dos fases: a) relación exponencial cuando la pérdida total de agua de la muestra es pequeña; y b) relación lineal ocurre cuando grandes cantidades de agua han sido extraídas de la muestra.

4) Ajustando los puntos de la parte lineal de la curva a la ecuación de una recta ($1/\psi_{\pi} = A + B \times V_e$) se obtiene el ψ osmótico de saturación (ψ_{π}^{100}), cuando $V_e = 0$.

Figura 1. Relación entre el recíproco de la presión aplicada $1/\psi_f$, y el volumen de agua extraído de las muestras, V_e .

- A = recíproco del potencial osmótico (ψ_{π}^0) en el punto de plasmolisis incipiente
- B = recíproco del potencial osmótico a completa saturación (ψ_{π}^{100})
- C = punto de plasmolisis incipiente ($\psi_p = 0$)
- C' = V_e en el punto de pérdida de turgor
- V_o = Volumen de agua simplásmica
- V_t = volumen total de agua a completa saturación existente en la muestra
- DE = fracción de agua apoplástica de la muestra
- CD = volumen de agua simplásmica que queda en la muestra después de ser alcanzado el punto de plasmólisis incipiente.



- 5) El potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (ψ_{tr}^0) se obtiene subjetivamente seleccionando el valor de V_e correspondiente al punto donde la curva se hace lineal. Ese valor de $V_e(\text{ppt})$ es introducido en la ecuación de regresión anterior ($1/\psi_{\text{tr}} = A + B \times V_e$) obteniéndose el ψ osmótico en el punto de pérdida de turgor.
- 6) El contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRH (ppt)) se obtiene de la razón: $\text{CRH} = \frac{(V_t - V_e)}{V_t}$ y sustituyendo V_e por $V_e(\text{ppt})$ se obtienen CRH(ppt).
- 7) Módulo de elasticidad (E), fueron utilizados los puntos correspondiente a la parte exponencial de la curva. En este trabajo el módulo de elasticidad se calculó utilizando el método de Warren-Wilson (1967), citado en Wilson y col. (1979), donde, se asume que existe una relación lineal entre ψ_p y el contenido relativo de humedad, y la pendiente de esa relación es igual a $\tan \alpha$. Entonces módulo de elasticidad puede calcularse de la siguiente manera:

$$E = \text{CRH}(\text{ppt}) \times \tan \alpha$$

(También se han calculado E, con otros métodos siendo el de Warren-Wilson el que resultó más adecuado para estas gramíneas).

2. SISTEMA DE INTERCAMBIO GASEOSO

Para medir fotosíntesis neta (FN), densidad de flujo transpiracional (DFT) y conductancia foliar (K_s) a variaciones en diferencia de vapor de agua (DPV) entre la hoja y el aire y radiación fotosintéticamente activa (RFA), se utilizó un sistema de medición de intercambio gaseoso.

Los componentes de este sistema abierto (el aire no se recicla) de intercambio gaseoso son: el Higrómetro Termoeléctrico EG + G Modelo 880 para medir contenido de humedad del aire que circula por el sistema; el Analizador de Gas Infrarrojo (IRGA) Beckman Modelo 865 que mi

de la concentración de CO₂ circulante; la cubeta o cámara de asimilación, semejante a la desarrollada por H.A. Mooney y col.(1971). La cubeta consta de un radiador y un ventilador que permite controlar la temperatura foliar en la cubeta mediante el bombeo de agua a distintas t° a través del radiador y con el ventilador se mezcla el aire y se mantiene constante la capa límite de la hoja. Esta cubeta presenta orificios que permiten introducir termocuplas para controlar las t° del radiador y foliar, y también la conexión del sensor cuántico. En la cubeta (cámara) se puede introducir la planta (pequeña) o parte de ella y luego se sella la misma para evitar pérdidas o entradas de aire del medio que lo rodea. Sus paredes son de "Plexiglas" forradas interiormente con vidrio y teipe de Teflón, para evitar que las paredes adsorban vapor de agua; la capacidad aproximada de la cubeta es de 10 litros.

El sistema neumático: el flujo de aire en el sistema se obtiene del exterior, y este aire pasa primero a través de dos tambores que sirven como reservorio para amortiguar los cambios de CO₂ ambiental. Posteriormente este flujo se divide en dos corrientes; una que pasa a través de un humidificador de 1000 ml de capacidad y la otra a través de un tubo desecante (CaSO₄). Para controlar la humedad del aire que entrará a la cubeta de asimilación se mezclan las dos corrientes en distintas proporciones de aire seco y saturado controlados con dos válvulas micrométricas. El flujo de aire que entra a la cubeta se controla con un flujímetro lo que nos permite hacer pasar por la cubeta un litro de aire por minuto. Al pasar el aire a través de la cubeta la planta modifica la concentración de CO₂ y su contenido de humedad de acuerdo a las condiciones ambientales que estemos variando (luz, t°, DPV). Esa corriente de aire alterado que sale de la cámara pasa a través del higrómetro de punto de rocío que mide el contenido de humedad.

Diferencias en el punto de rocío del aire que entra y que sale de la cámara se debe a la transpiración de la planta. Después que sale del higrómetro el flujo de aire pasa por un desecante (igual al anterior) antes de pasar por el analizador de gas infrarrojo, ya que el vapor de a-

gua absorbe radiación infraroja, por lo tanto interfiere en la determinación de la concentración de CO₂. Además de este flujo de muestra, existe otro de referencia que describe el mismo recorrido pero sin pasar por la cámara. Periódicamente se conecta este flujo de referencia al analizador de gas infrarojo para comparar las concentraciones de CO₂ de referencia con la muestra.

Las termocuplas de temperatura del radiador, temperatura foliar y las mediciones con el higrómetro, analizador de gas se encuentran conectados a un registrador de cartas Cole-Parmer Modelo 8373-30. Los accesorios necesarios que presenta el sistema de intercambio gaseoso son: bomba de aire (preferentemente de membrana); tubos inertes y de buen diámetro y flujímetro bien calibrado.

Este sistema nos permite hacer las mediciones en el laboratorio y ver el efecto de cambios de factores ambientales individuales.

Para poder analizar los datos que se obtienen en el sistema, se debe registrar la siguiente información:

- flujo de aire que se mide: muestra o referencia
- cambios en los parámetros (RFA, t°, DPV, etc.)
- Punto de rocío del aire (entrada y salida de la cámara)
- Velocidad del flujo de aire
- Velocidad del registrador de carta
- hora.

Una vez finalizadas las mediciones en la cámara, la muestra se extrae y se mide el área foliar con medidor de área foliar Li-Cor modelo LI-3000. Además, en nuestro trabajo, medimos el potencial hídrico de las hojas de la macolla que eran intriducidas en la cámara y las que quedaban afuera.

Antes de cada serie de mediciones en la cámara de intercambio gaseoso es necesario calibrar el analizador de gas infrarojo, previo calentamiento

del aparato. La calibración consiste en hacer pasar 255 ppm de CO₂ por la celda de referencia del analizador y sellar la misma. El mismo procedimiento por la celda de muestra y calibrar el 0 en el aparato y en el registrador de cartas. Luego se pasa 348 ppm de CO₂ por la celda de muestra durante aproximadamente unos dos minutos. De esa manera se obtiene el valor en partes por millón de CO₂ que vale cada división del registrador de cartas, necesario para los cálculos posteriores:

Ecuaciones y cálculos para obtener:

FN, DFT, Ks y DPV de las mediciones en la cámara de intercambio gaseoso son:

Tasa de fotosíntesis neta (FN; mg CO₂ dm⁻² h⁻¹)

$$FN = f(1 \text{ min}) \times (Ca - Cc) \mu\text{l l}^{-1} \times \frac{44 \text{ mg mmol}^{-1}}{2.24 \times 10^4 \mu\text{l mmol}^{-1}} \times \frac{273}{TA} \times \frac{Pa}{760} \times \frac{60 \text{ min h}^{-1}}{A (\text{dm}^2)}$$

Donde:

f es el flujo de aire (l min⁻¹) a través de la cubeta

Ca - Cc es la diferencia de concentración de CO₂ (ppm ó μl l⁻¹) entre el aire ambiental (Ca) y el aire que sale de la cubeta (Cc).

Ta es la temperatura del flujímetro (25°C) + 273 = °K

Pa es la presión barométrica de Mérida (640)

A es el área foliar en dm²

Tasa de Transpiración (DFT; mg cm⁻² s⁻¹)

$$DFT = \frac{f (p_{vc} - p_{va})}{A}$$

Donde:

f es el flujo de aire en $\text{cm}^3 \text{s}^{-1}$

ρ_{vc} y ρ_{va} son las densidades de vapor de agua (mg cm^{-3}) en el aire que sale de la cubeta y entra en la cubeta.

A es el área foliar en cm^2

Para calcular ρ_{vc} o ρ_{va} se hace a partir del punto de rocío (PR) del aire.

Mediante una tabla se obtienen los valores de densidad de vapor de saturación correspondiente a las temperaturas registradas.

Conductancia foliar ($K_s, \text{cm.s}^{-1}$)

$$K_s = \frac{DFT}{(\rho_{vh} - \rho_{vc})}$$

Donde:

ρ_{vh} es la densidad de vapor de agua dentro de la hoja (mg/cm^3)
(densidad de saturación correspondiente a la temperatura foliar)

ρ_{vc} es la densidad de vapor de agua del aire que sale de la cubeta (mg/cm^3).

Diferencia de presión de vapor entre hoja-aire (DPV, KPa)

$$DPV = \rho_{vh} - \rho_{vc}$$

Donde:

ρ_{vh} = presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (KPa)

ρ_{vc} = presión de vapor de saturación a la temperatura del aire que sale de la cubeta.

En los cálculos de FN y DFT en *L. lanatum*, la superficie foliar se tomó por el haz y envés de las hojas, ya que en ambas superficies las conductancias son muy parecidas. En *T. vestitus* y *H. rufa* solamente se utilizó la superficie del envés de las hojas porque en ambas especies la conductancia del haz no es apreciable.

Material Vegetal

Las gramíneas eran trasplantadas en potes y transportadas al laboratorio. Generalmente se tomaban individuos adultos, bien desarrollados y con abundante follaje. Las mediciones de laboratorio se realizaban antes de los 3 ó 4 días siguientes al trasplante, ya que las especies eran muy afectadas por los cambios de temperatura entre la zona de estudio y el laboratorio.

Procedimientos experimentales

Dentro de la cubeta (cámara) se introducía una cierta cantidad de follaje necesario para producir diferencias en la concentración de dióxido de carbono entre el aire que entra y sale de la cámara. Las hojas eran dispuestas de manera semejante a su disposición en los ejemplares del campo y que todas recibieran radiación fotosintéticamente activa (RFA).

Una vez colocada la muestra en la cubeta, y ya funcionando el sistema de intercambio gaseoso, la condición de equilibrio se alcanzaba en aproximadamente una hora a dos horas, para cada lectura, la condición de equilibrio se obtenía cuando las diferencias en la concentración de dióxido de carbono del aire que entra y sale de la cámara se mantiene constante.

Para obtener diferencias de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) se cambiaba la humedad en el flujo de aire de entrada a la cámara.

Las variaciones en la radiación fotosintéticamente activa (RFA) se consiguió interponiendo mallas plásticas entre la fuente de luz y la cámara. La temperatura foliar se mantenía constante bombeando agua (a la temperatura deseada) a través del radiador de la cubeta y con el ventilador del mismo se mezcla el aire, controlándose de esta manera la temperatura foliar.

RESULTADOS

A. RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPECIES EN EL CAMPO

1. CURSOS DIARIOS DE VARIABLES AMBIENTALES Y RESPUESTA DE LAS PLANTAS

Las mediciones de respuestas de las especies en el campo, se realizaron con el objeto de evaluar el papel de los estomas y la de resistencia al flujo de agua en fase líquida sobre la regulación del balance hídrico.

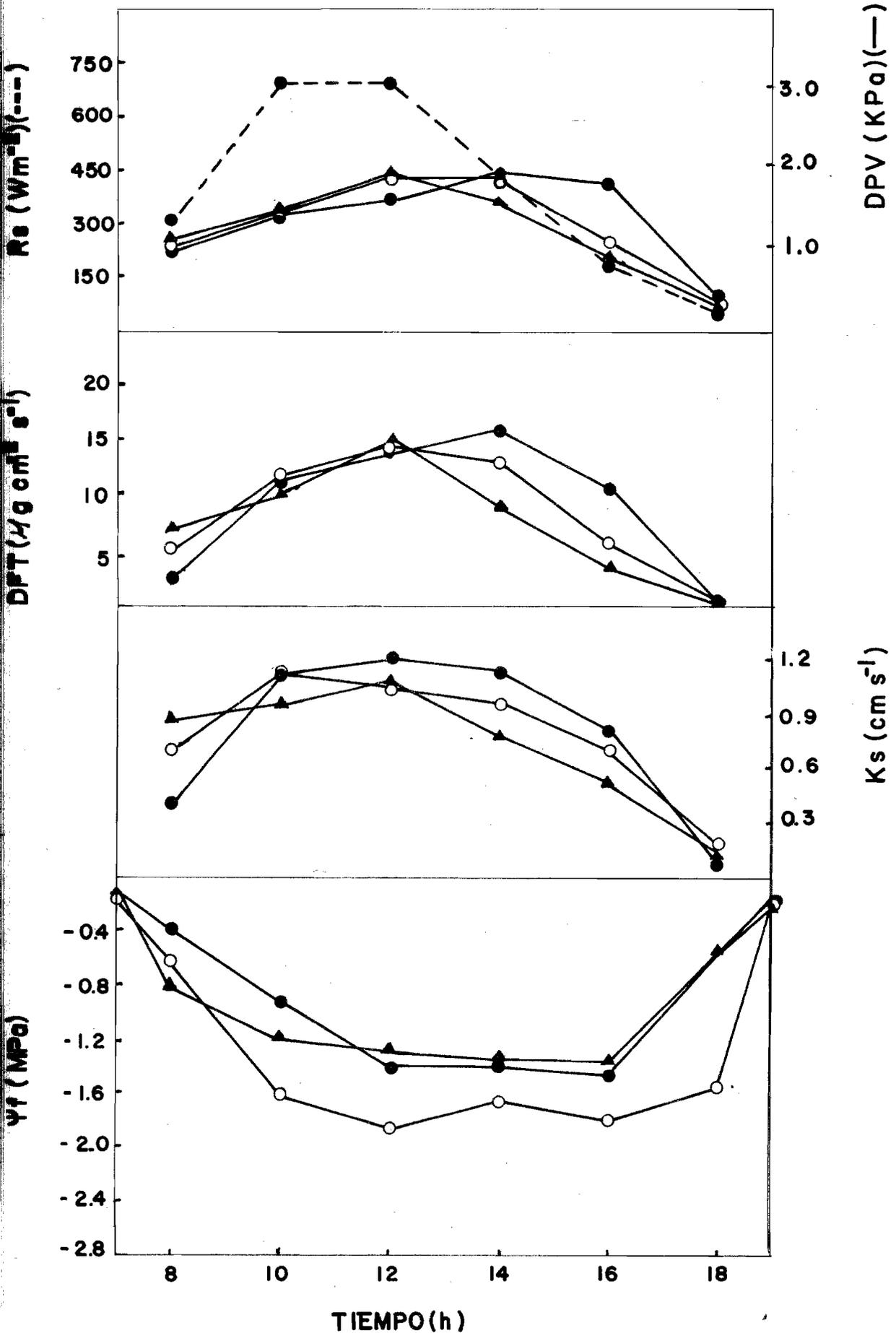
En la Figura 2, se encuentran representadas las variables que describen el comportamiento de las especies estudiadas durante el día 16-9-82, un día típico de la estación húmeda en la sabana estacional, con nubosidad durante las horas de la tarde. Las variables medidas durante el curso diario son: potencial hídrico foliar (ψ_f), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) y radiación solar (R_s),

Leptocoryphium lanatum, *Trachypogon vestitus* e *Hyparrhenia rufa*, tienen un ψ_f en las primeras horas de la mañana (7 am) prácticamente iguales. En *L. lanatum*, la caída del ψ_f es menos pronunciada que las otras dos especies hasta llegar al medio día, para alcanzar su punto más negativo de -1.47 Mpa. a las 16 hs. La recuperación es rápida y casi completa durante las horas de la tarde. La conductancia foliar (K_s) a las 8 hs. es la menor de las tres especies, y ya a las 12 hs. alcanza su valor máximo de $1.21 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ para declinar paulatinamente hacia el final de tarde. La densidad de flujo transpiracional (DFT), coincide bien con la curva de K_s y también con la de DPV.

El DPV presenta su pico máximo a las 14 hs. con valores de 2.001 Kpa. Al aumentar el DPV, aumenta el DFT y también la K_s como consecuencia de un aumento de la apertura estomática alrededor del medio día. *L. lanatum*,

Figura 2. Curso diario en *L. lanatum* (●), *T. vestitus* (○) e *H. rufo* (▲), de potencial hídrico foliar (ψ_f), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) y radiación solar (R_s), realizado el 19-9-82, estación húmeda.

16/09/82 ESTACION HUMEDA



presenta una mayor K_s en el haz de la hoja que en enves, lo que presupone una mayor densidad de éstomas por área foliar en el haz (y enves) o un comportamiento estomático diferente de los estomas del haz.

En *T. vestitus*, la caída del ψ_f es rápida hasta las 10 hs, alcanzando su punto más negativo de -1.87 Mpa a las 12 hs., siendo este valor el más negativo de las tres especies. La recuperación en horas de la tarde es casi completa y muy rápida. El K_s , alcanza su pico máximo a las 10 hs. con un valor de $1.12 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, pero ya al medio día comienza a decrecer lentamente. La curva del DFT, se corresponde con la de K_s , con su pico que se produce dos horas después y coincide con el ψ_f que alcance su valor más negativo. El DPV tiene su pico máximo de 1.92 Kpa a las 12 hs. (coincide con el ψ_f más negativo), estando desplazado con respecto a K_s .

El ψ_f en *H. rufa* exhibe una tasa de disminución más rápida durante las primeras horas de la mañana (-0.79 Mpa a las 8 hs) que las otras dos especies. Luego la caída es más lenta y progresivamente alcanza su punto más negativo de -1.37 Mpa a las 16 hs. La recuperación es rápida y casi completa al final de la tarde. *H. rufa* es la especie que tiene valores más positivos de ψ_f durante el ciclo diario. Las curvas de K_s , DFT y DPV coinciden en sus picos máximos a las 12 hs, con valores de $1.09 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, $15.168 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ y 1.95 Kpa respectivamente.

La máxima radiación solar alcanzada el día 16-09-82 fue de $696.2 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ entre las 10 y 12 hs. ya que en la tarde se presentó nublado (Tabla 4, Apéndice A). Comparando las tres especies en este día de la época húmeda, puede observarse que *T. vestitus* alcanza los valores más negativos de ψ_f pero su recuperación es más rápida que las otras dos especies, pero a las 18 hs. no ha subido su ψ_f mientras que las otras dos especies exhiben una recuperación casi completa. *L. lanatum* y *H. rufa* presentan valores más constantes y positivos en las horas del medio día en su ψ_f , *L. lanatum* alcanza valores más altos de K_s , sin bajar demasiado su ψ_f .

La conductancia foliar en las tres especies tiende a seguir la curva de radiación solar (R_s). *T. vestitus* alcanza su valor máximo más temprano (10 hs), mientras que *H. rufa* y *L. lanatum* lo hacen a las 12 hs; es decir,

que *T. vestitus* abre sus estomas más temprano y comienza a cerrar también más temprano. No hay una diferencia temporal en los picos máximos de DFT.

En la Tabla 1,2 y 3, (Apéndice A) se encuentran los valores de las variables medidas el 16-9-82, en las Tablas 9, 10 y 11 (Aéndice A) variables medidas, otro día de la estación húmeda (23-7-82).

En la Figura 3, se encuentran representadas las mismas variables de la Figura 2, obtenidos el día 8-3-83, un día de la estación seca. Debe destacarse que estas variables fueron medidas una semana y media después de una lluvia de mediana intensidad caída en la zona de estudio.

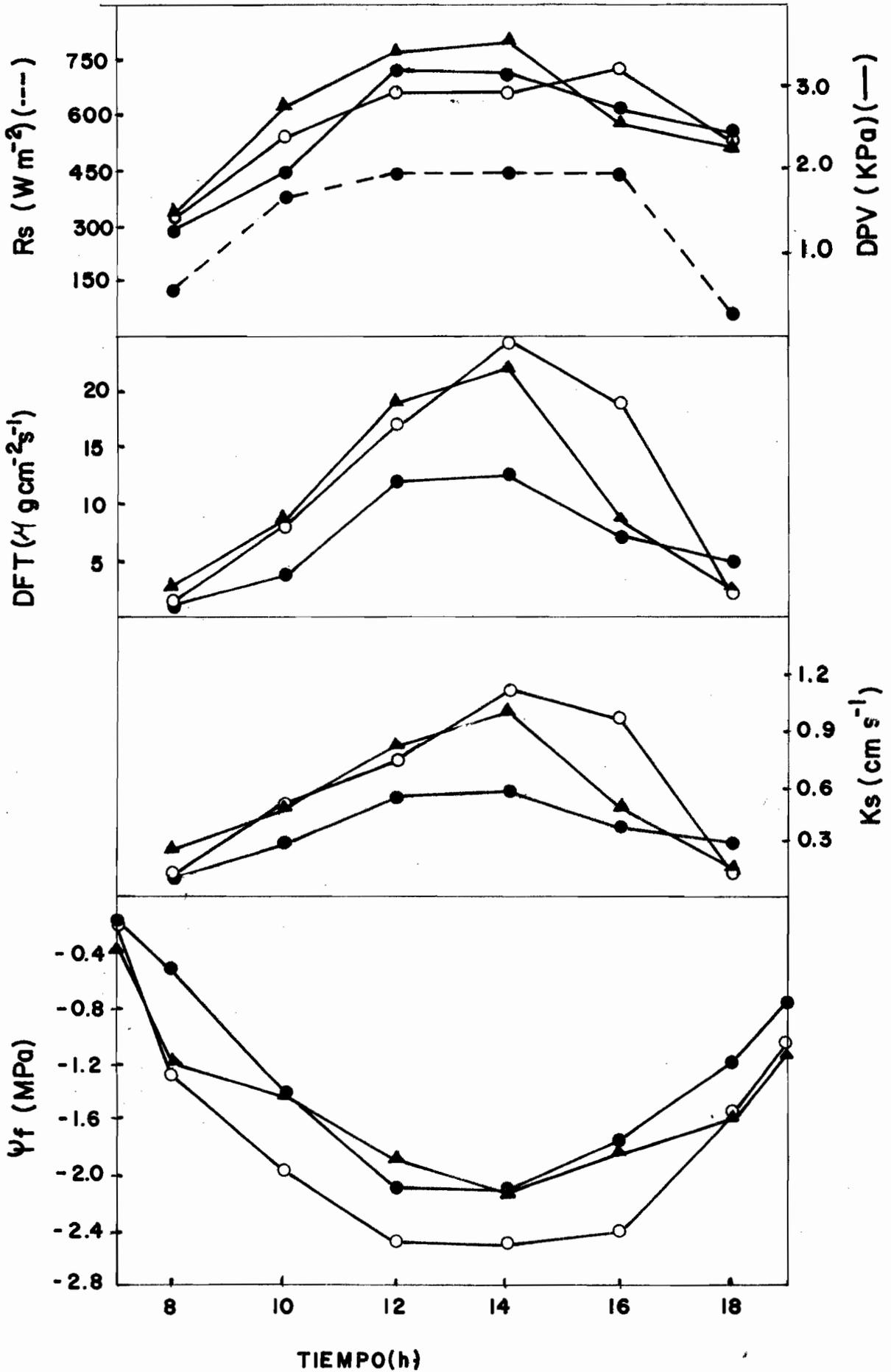
En *L. lanatum*, el ψ_f durante las horas de la mañana decae progresivamente hasta el medio día, y llega a su punto más negativo de -2.12 Mpa a las 14 hs. La recuperación es también lenta, sin alcanzar los valores obtenidos a la mañana (diferencia de -0.56 Mpa). Las curvas de K_s , DFT, se corresponden bien y sus picos máximos son coincidentes a las 14 hs, excepto DPV cuando ya el potencial hídrico ha llegado prácticamente a su valor más negativo.

En *T. vestitus*, el ψ_f decae lentamente al aumentar la radiación en las horas de la mañana, llegando a su valor más negativo de -2.52 Mpa a las 14 hs. Al disminuir la R_s , comienza la recuperación progresiva sin llegar a los valores de la mañana. Las curvas de K_s y DFT se corresponden muy bien y sus picos coinciden (14 hs) con el máximo de R_s y se encuentran desfasado con el máximo DPV.

En *H. rufa* el ψ_f decae rápidamente en las primeras horas de la mañana y luego progresivamente hasta alcanzar su valor más negativo de -2.15 Mpa a las 14 hs. La recuperación es lenta e incompleta, y como durante la caída, tiende a seguir la curva de R_s . El DFT alcanza su pico máximo a la misma hora que la K_s (1.0 cm s^{-1}) y DPV. Parecería que *H. rufa*, responde más a las variaciones en el DPV.

Figura 3. Curso diario en *L. lanatum* (●), *T. vestitus* (○) y *H. rufa* (▲), de potencial hídrico foliar (ψ_f), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) y radiación solar (R_s), realizado el 8 de marzo del 83, estación seca.

08/03/83 ESTACION SECA



Comparando las tres especies en la época seca, observamos que *T. vestitus* es la que alcanza valores más negativos de ψ_f . La recuperación del ψ_f al final de la tarde es incompleta, siendo *L. lanatum* la que llega a valores más positivos. *T. vestitus* es la que alcanza valores más elevados de K_s y DFT, luego *H. rufo* y los más bajos *L. lanatum*.

En las Tablas 5,6 y 7 (Apéndice A) se encuentran resumidos los parámetros graficados en la Figura 3, y en las Tablas 12, 13 y 14 (Apéndice A) parámetros medidos en otro día de la estación seca: 3-2-83. Los valores de este día son menores, debido posiblemente a la menor disponibilidad de agua en el suelo que el día 8-3-83. En la Tabla 8 (Apéndice A) se resumen las variables microclimáticas del día 8-3-83. (Estación seca).

Comparación entre época húmeda y seca

Al comparar los resultados de ambos días encontramos que el ψ_f de las especies en la época seca descienden a valores más negativos (Tabla 3). La caída durante las primeras horas de la mañana no ofrecen gran diferencia, mientras que la recuperación por la tarde es incompleta en la época seca, y completa en la húmeda. Los valores de K_s en la estación seca tienden a ser un poco inferior que los de la estación húmeda, y los máximos son alcanzados después del medio día, mientras que en la estación húmeda ocurren antes.

Tabla 3. Valores mínimos de potencial hídrico foliar (ψ_f) y máximos de conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT) y diferencia de presión de vapor agua-aire (DPV), para las tres especies, en la estación húmeda (sept/82) y la estación seca (marzo 83).

Especie	ψ_f (-MPa)		K_s ($\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$)		DFT ($\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$)		DPV (KPa)	
	EH	ES	EH	ES	EH	ES	EH	ES
<i>L. lanatum</i>	1.47	2.12	1.1200	0.5709	15.929	12.622	2.001	3.176
<i>T. vestitus</i>	1.87	2.52	1.1217	1.1195	14.468	24.751	1.924	3.215
<i>H. rufo</i>	1.37	2.15	1.0962	1.0000	15.168	22.109	1.950	3.524

Algo semejante ocurre con el DFT, pero los valores alcanzados son mayores en la estación seca que en la húmeda debido a la mayor demanda evapotranspirativa (DPV) entre las 10 y 16 hs, que coincide con las horas de máxima R_s alcanzada y con los ψ_f más negativos en las tres especies. En la estación húmeda, los valores de DPV son menores y la R_s máxima dura solamente de 11 a 13 hs y luego decae ya sea como consecuencia de la nubosidad o lluvia.

2. RESISTENCIA HIDRAULICA

Para los días 16-9-82 y 8-3-83 se realizó también el cálculo de la resistencia hidráulica (R_p) al flujo de agua en fase líquida, desde la raíz a las hojas, para detectar cambios entre las especies en ambas épocas. La R_p fue calculada como la pendiente inicial de la relación entre cambios en el potencial hídrico foliar $\Delta\psi_f$ con cambios en la tasa de transpiración, ΔDFT (Richter 1973, citado por Whitehead y col., 1981); por lo tanto:

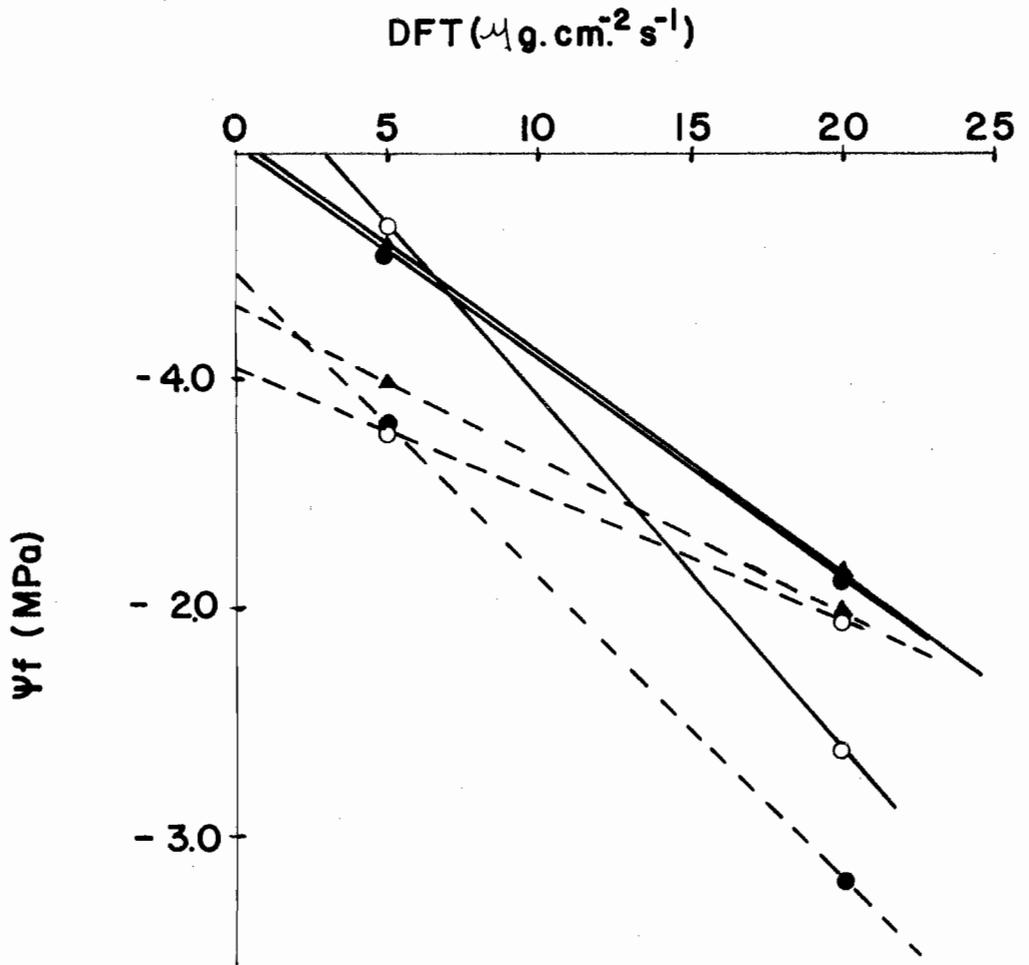
$$R_p = \frac{\Delta\psi_f}{\Delta DFT}$$

En la Figura 4, se grafica la tasa de transpiración versus el potencial hídrico a diferentes horas de la mañana hasta las 14 hs. (ψ_f más negativo), para *L. lanatum*, *T. vestitus* y *H. rufa*. La resistencia hidráulica fue calculado como la pendiente de la regresión lineal de esos puntos. Los valores absolutos de la pendiente se encuentran en la Tabla 4.

Tabla 4. Medidas de la Resistencia Hidráulica (R_p) en las tres especies, durante la estación húmeda (10-9-82) y estación seca (8-3-83).

	Epoca Húmeda	Epoca Seca
<i>Leptocoryphium lanatum</i>	0.094 MPa $\mu\text{g}^{-1} \text{cm}^2 \cdot \text{s}$	0.131 MPa $\mu\text{g}^{-1} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{s}$
<i>Trachypogon vestitus</i>	0.151 " "	0.055 " "
<i>Hyparrhenia rufa</i>	0.096 " "	0.066 " "

Figura 4. Relación entre el potencial hídrico foliar (ψ_f) y tasa de transpiración (DFT) en las tres especies: *L. lanatum* (●), *T. vestitus* (○) y *H. rufo* (▲). Estación húmeda (16-9-82) (—) y Estación seca (8-3-83) (---). Los valores individuales no se grafican. Ver Tabla 15 (apéndice A) para ecuaciones de regresión y coeficiente de correlación (r).



L. lanatum durante la estación seca, aumentó su resistencia. En las otras dos especies la resistencia disminuye, pero los ψ_f en el punto de intercepción sobre el eje 'y' son más negativos que en la estación húmeda.

En la época húmeda en *L. lanatum* y *H. rufa* los potenciales hídricos para un mismo DFT no son tan negativos como en *T. vetitus*, mientras que en la época seca los ψ_f son más negativos en las tres especies. *L. lanatum* es el que menos varía en su R_p entre época húmeda y seca.

En las tres especies, tanto en la estación húmeda y seca, se presenta hysteresis en la relación del potencial hídrico foliar y DFT entre las horas de la mañana y la tarde como puede observarse en la Figura 5a y b.

En la época húmeda, los ψ_f en las tres especies son prácticamente iguales al amanecer (7 hs) y durante la tarde cuando la tasa de transpiración decrece la recuperación del ψ_f es total; en *L. lanatum* e *H. rufa* es menos rápida que en *T. vestitus*.

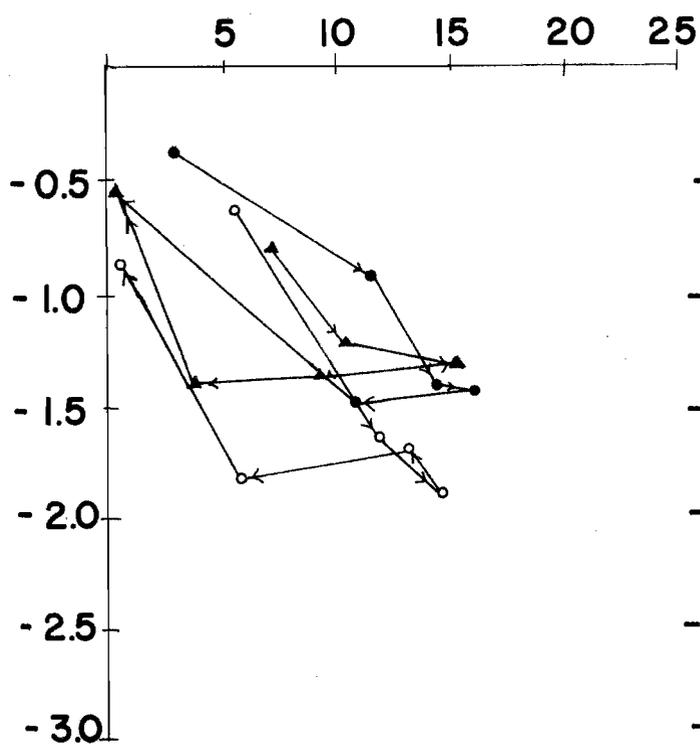
En la época seca, al amanecer los ψ_f de las tres especies estudiadas son similares siendo los ψ_f al amanecer en *H. rufa* y *L. lanatum* un poco más negativos. Durante la tarde, en las tres especies, la recuperación del ψ_f , cuando el DFT disminuye, no alcanza a los valores de la mañana, posiblemente debido a que las condiciones de equilibrio entre ψ suelo y la planta se alcanza más lentamente durante la época seca.

3. CURSOS DIARIOS DE POTENCIAL HIDRICO FOLIAR DE TURGOR Y POTENCIAL OSMOTICO

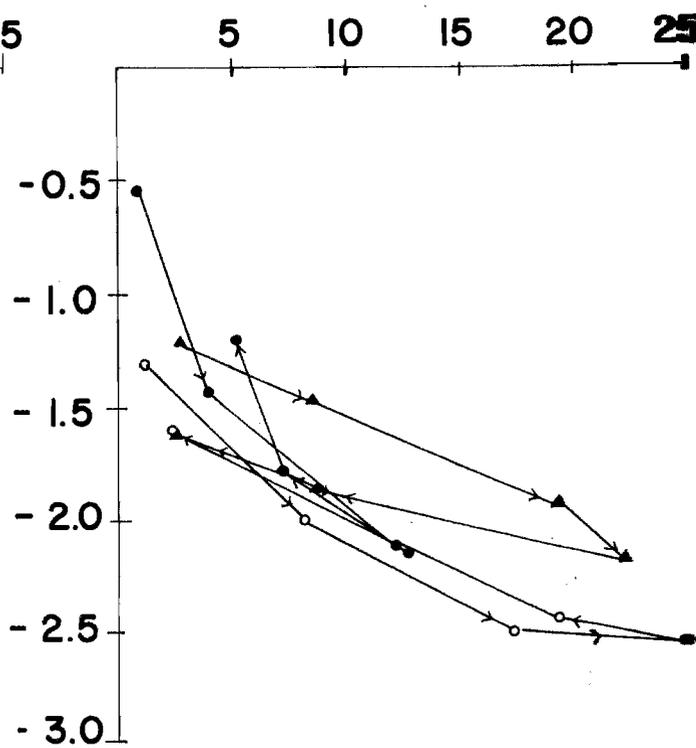
Con los cursos diarios de ψ_f obtenidos en el campo en los días 16-9-82 (época húmeda) y 8-3-83 (época seca) y las curvas de presión-volumen (pendiente de la porción lineal) realizadas durante esos respectivos meses, fueron calculados el potencial osmótico (ψ_{π}) y el potencial de turgor (ψ_p) con el objeto de estimar el tiempo durante el día en que las células de las hojas pueden perder turgor. Para calcular el potencial osmótico se procedió de la siguiente manera: con el inverso del ψ_f medido en el campo, utilizando el gráfico de P-V se obtiene el valor de V_e para ese ψ_f . El valor del V_e así calculado

Figura 5. Potencial hídrico foliar (ψ_f) versus Densidad de flujo transpiracional (DFT) (Histeresis) para las tres especies: *L. lanatum* (●), *T. vestitus* (○) y *H. rufo* (▲). Las flechas indican la dirección de las mediciones a través del día. a) estación húmeda 16-9-82, b) estación seca 8-3-83.

EST. HUMEDA

DFT ($\mu\text{g cm}^{-2}\text{s}^{-1}$)

EST. SECA

DFT ($\mu\text{g cm}^{-2}\text{s}^{-1}$)

por medio de la ecuación obtenida con los puntos de la porción lineal del gráfico, se obtiene el inverso del ψ_{π} , al ψ_f medido en el campo para las distintas horas del día. Para corroborar esta forma de obtener matemáticamente el valor de ψ_{π} se obtuvo también el ψ_{π} gráficamente. Con el inverso del ψ_f medido en el campo se extrapola en la gráfica de P-V y se proyecta hasta cortar a la curva. Ese punto obtenido se proyecta sobre la prolongación de la parte lineal que mide el potencial osmótico de saturación de la curva; obteniéndose en la ordenada el inverso del ψ_{π} para el potencial hídrico foliar dado. Los valores del potencial osmótico calculado en ambas formas, prácticamente son iguales. El ψ_p fué derivado como la diferencia entre ψ_f y ψ_{π} . El ψ_m (potencial mátrico se asume como 0 y por lo tanto se desprecia).

En las Tablas 16 a 21 (Apéndice A) se resumen las mediciones obtenidas para el día 16-9-82 de la estación húmeda y el día 8-3-83 de la estación seca.

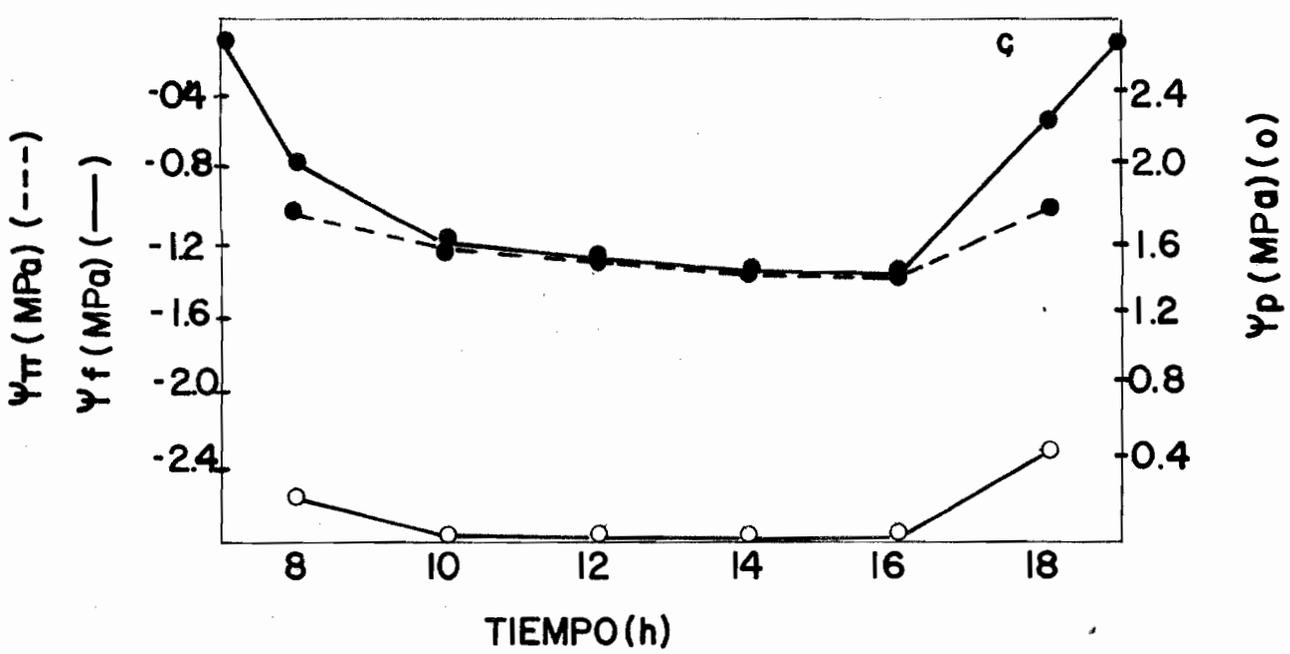
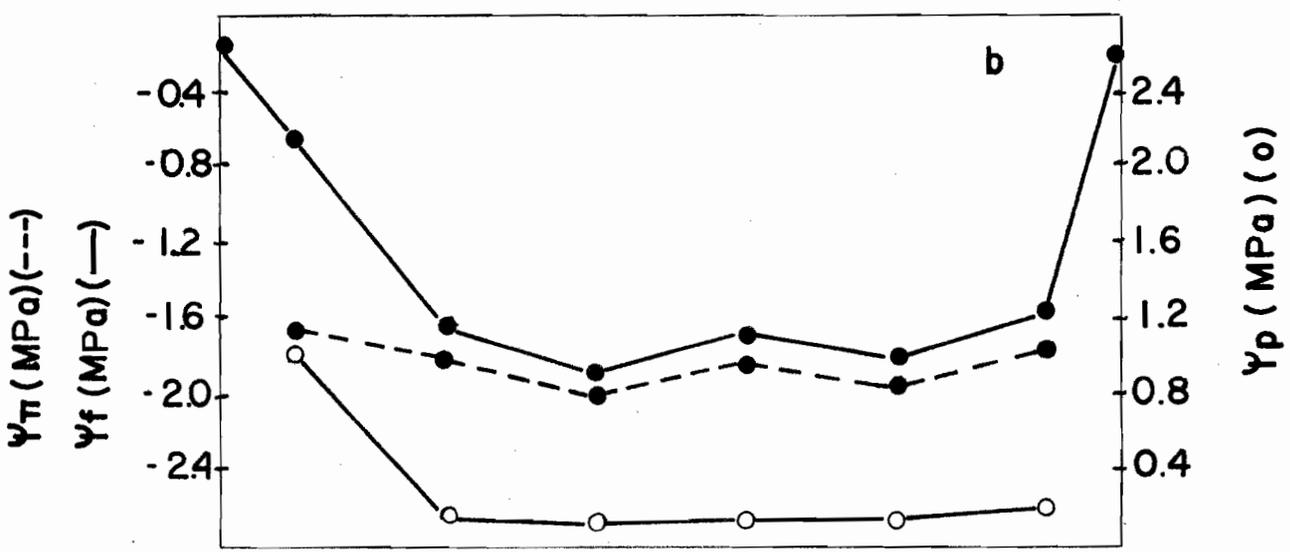
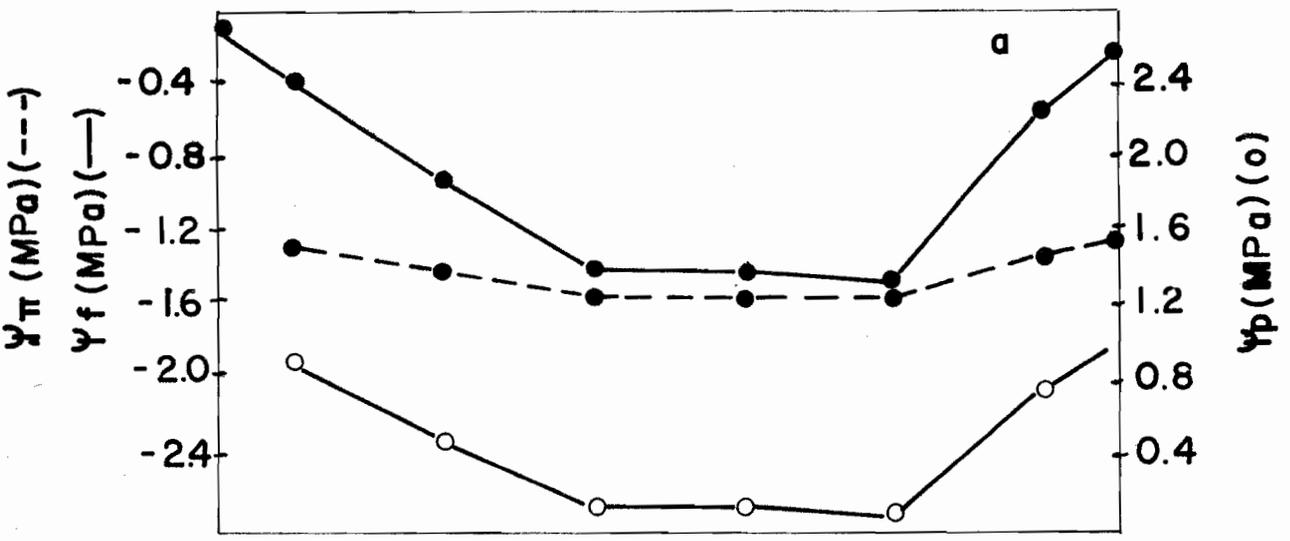
En las figuras 6 a, b y c se muestran los cursos diarios de ψ_f , ψ_{π} y ψ_p

Durante la estación húmeda el ψ_p en ninguna de las tres especies llega a 0, en las horas que ψ_f es más negativo. En *L. lanatum* el ψ_p varía de acuerdo a las variaciones en el ψ_f , mientras que el ψ_{π} permanece con pocas variaciones. En *T. vestitus*, el ψ_p decae en las primeras horas de la mañana hasta las 10 hs y luego permanece casi constante hasta las 18 hs. mientras que el ψ_{π} sufre variaciones de acuerdo a lo que ocurra con el ψ_f . En *H. rufo* el ψ_p es positivo pero apenas por encima de 0 y varía muy poco a lo largo del día. El ψ_{π} se encuentra apenas por debajo de los valores de ψ_f y varía de acuerdo a los cambios de este último.

Como puede observarse en las Figuras 6 a, b y c, en la estación húmeda se mantiene un turgor positivo, lo que les permitiría a estas plantas mantener abiertos sus estomas, y obtener una adecuada asimilación de CO_2 lo que redundaría en el crecimiento de las mismas.

Figura 6. Curva diaria de potencial hídrico foliar (ψ_f) (—), potencial de turgor estimado (ψ_p) (o), potencial osmótico estimado (ψ_π) (---) en la estación húmeda (16-9-82). a) *L. lanatum*, b) *T. vestitus* y c) *H. rufa*.

EST. HUMEDA



En la estación seca (Fig. 7) el ψ_p en las tres especies llegan a ser, coincidiendo generalmente cuando el ψ_f se hace más negativo alrededor del medio día (12 a 14 hs.). El ψ_p más negativo se encontró en *T. vestitus* (-0.10 MPa), luego en *H. rufa* (-0.03 MPa) y *L. lanatum* (-0.01 MPa).

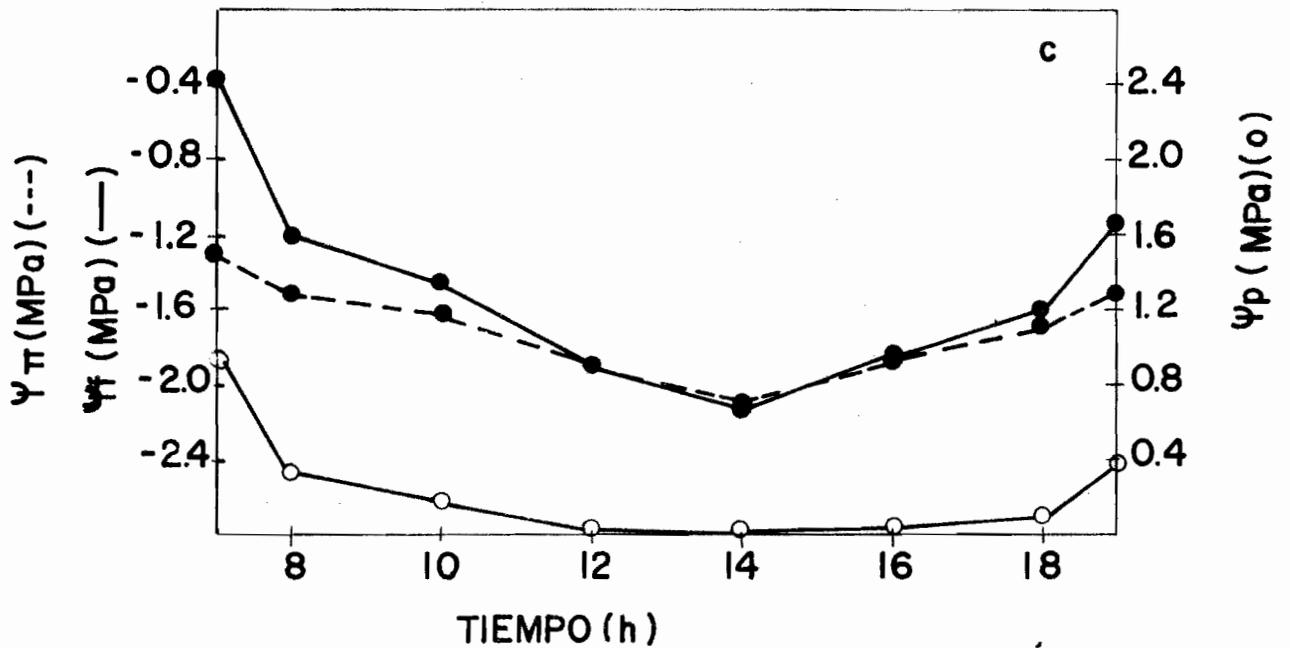
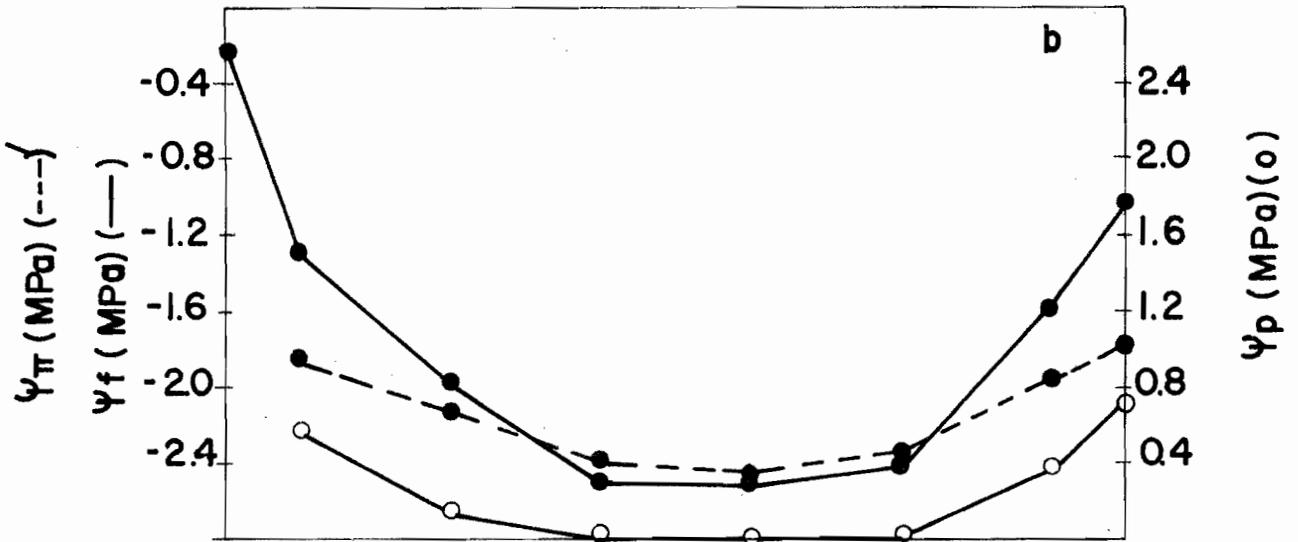
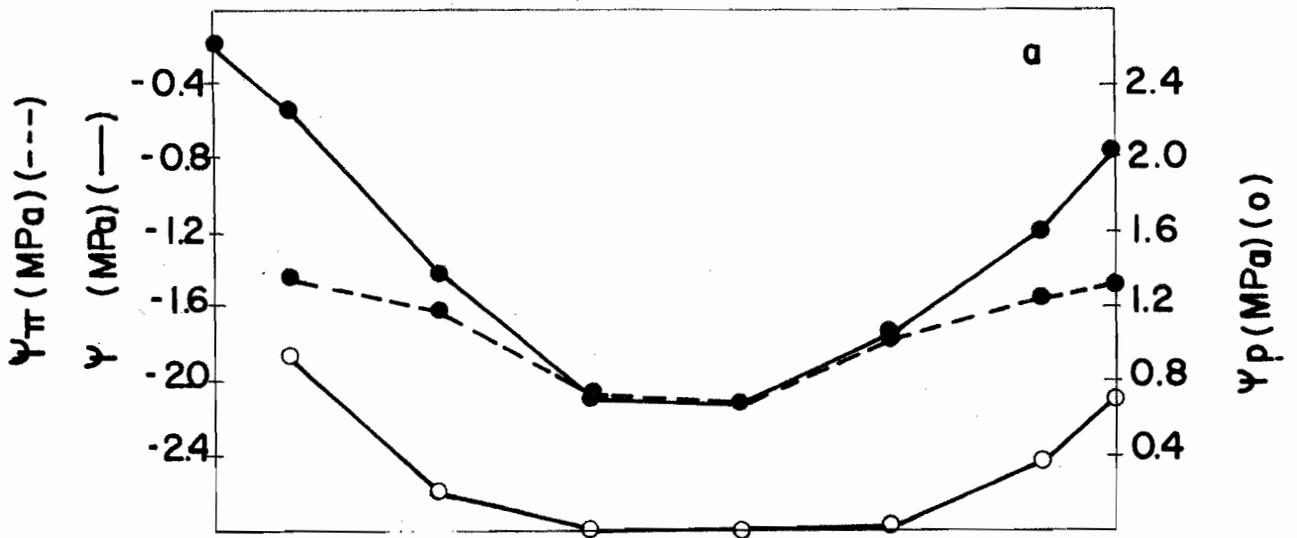
Con el método usado y la calidad de las curvas obtenidas no se puede resolver diferencias de 0.01 MPa. Aquí habría que mencionar la posibilidad de ajuste osmótico diurno que ha sido detectado en otras situaciones y que no se midió en este estudio. En *L. lanatum*, el ψ_p varía de acuerdo a las variaciones en el ψ_f , mientras que el ψ_{π} varía un poco, es decir no ofrece una fase de cambio detrás del ψ_f para mantener el ψ_p encima de cero.

En *T. vestitus* el ψ_p también varía de acuerdo a los cambios en el ψ_f y el ψ_{π} varía también, pero trata de mantener el turgor. La variación en el ψ_{π} entre la mañana y la tarde es amplia (\pm -0.6 MPa), pero la caída en ψ_{π} al medio día podría deberse solamente a la deshidratación del tejido y por lo tanto el ψ_p no puede ser mantenido parcialmente por encima de cero. Esto parece encontrarse solamente en esta especie.

En *H. rufa* ocurre algo muy semejante a *T. vestitus* es decir que el ψ_p varía de acuerdo a los cambios en ψ_f o ψ_{π} . En las tres especies en la estación seca en las horas del amanecer (7 am.) se consiguen ψ_p más altos y lo mismo al atardecer. En las horas del medio día no consiguen mantener un turgor positivo (Figs. 7a, b y c). Recién a partir de las 14 hs. comienzan a cerrar sus estomas estas plantas y posiblemente debido a la falta de turgor para mantenerlos abiertos y ya para el final de la tarde presentan la recuperación del ψ_p , sin llegar a los valores de la mañana. Para otro día de la estación seca (3-2-83) ocurre prácticamente lo mismo que el 25-3-83. En *L. lanatum* y *H. rufa* el ψ_{π} (osmótico) se mantiene muy constante a través del día y la caída y recuperación del ψ_p se debe a cambios en el ψ_f . En las tablas 22, 23 y 24 (Apéndice A) se encuentra resumido los valores para el día 3-2-83 y en la figura 1 del apéndice A su representación gráfica.

Figura 7. Curso diario de potencial hídrico foliar (ψ_f) (—), potencial de turgor estimado (ψ_p) (o), potencial osmótico estimado (ψ_{π}) (---) en la estación seca (08-3-83). a) *L. lanatum*, b) *T. vestitus* y c) *H. rufo*.

EST. SECA



B. COMPONENTES Y CARACTERISTICAS DEL POTENCIAL HIDRICO DEL TEJIDO FOLIAR

Con la técnica de presión-volumen (PV) (Tyree y Hammel, 1972), se realizaron análisis de ψ y CRH en hojas de las tres especies estudiadas, con el objeto de estimar parámetros relacionados con algunas de las adaptaciones fisiológicas que les permiten a estas gramíneas C_4 sobrevivir durante la estación seca en la sabana.

Los parámetros obtenidos con la técnica de P-V, incluyen el potencial osmótico a completa saturación (ψ_{π}^{100}), el potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (ψ_{π}^0 , ppt), el módulo de elasticidad del tejido (ϵ) y el número de osmoles de soluto presente en la hoja por kilogramo de peso seco (N_s/P_s), y el porcentaje de retención de agua osmótica en plasmólisis incipiente (VP/V_0).

Las curvas de presión volumen fueron realizadas durante la estación húmeda y seca, como se explica en la metodología. Con los datos así obtenidos se realizó los gráficos, (Fig. 8, 9, 10 a y b), convirtiendo el ψ_f en su recíproco versus el V_e para cada valor de ψ_f , como lo describen Tyree y col., 1978. El V_e (cambios en el volumen de agua de la muestra o volumen de agua extraída y pesada) fue obtenido por sustracción del peso fresco a un dado ψ_f , del peso saturado asumiendo 1 gr/cm^3 de densidad (Parker, y col., 1982).

Con los puntos comprendidos en la parte lineal del gráfico de P-V, se realiza una regresión lineal (ajuste) y se obtiene una ecuación de la forma:

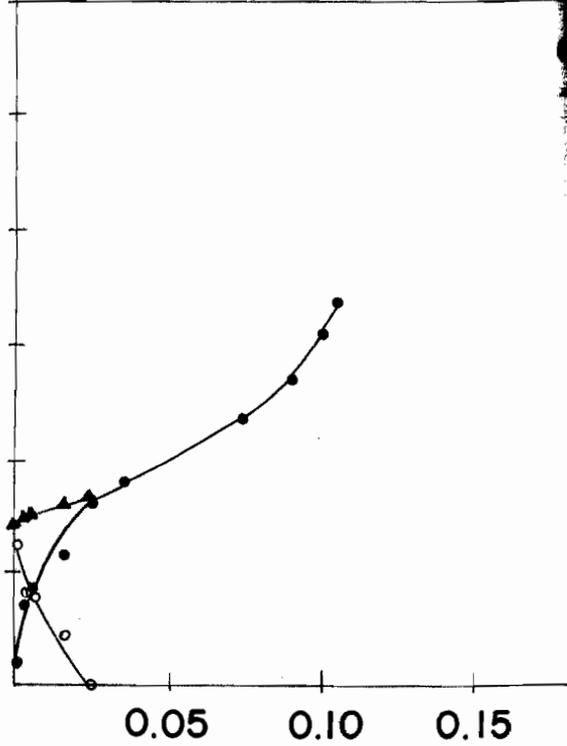
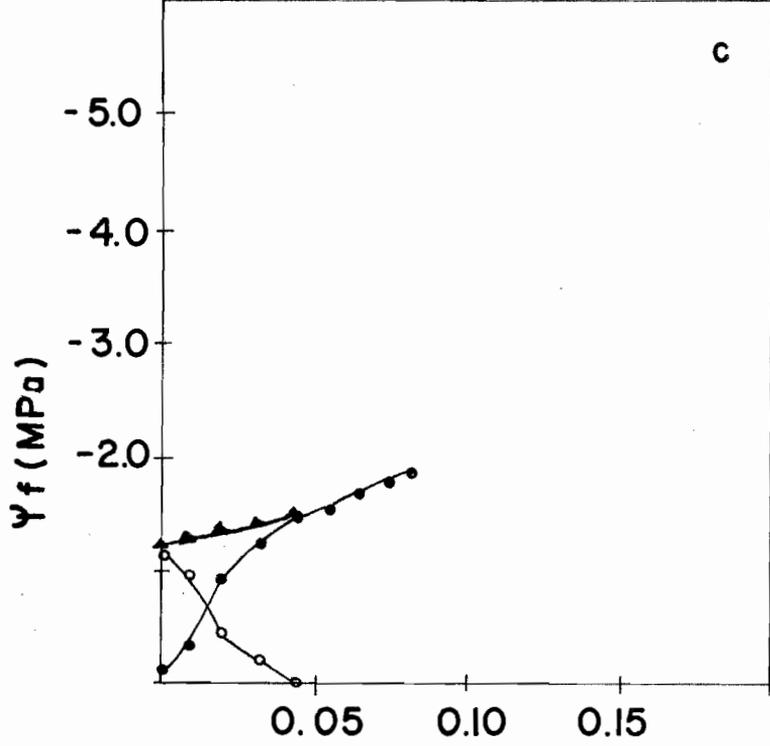
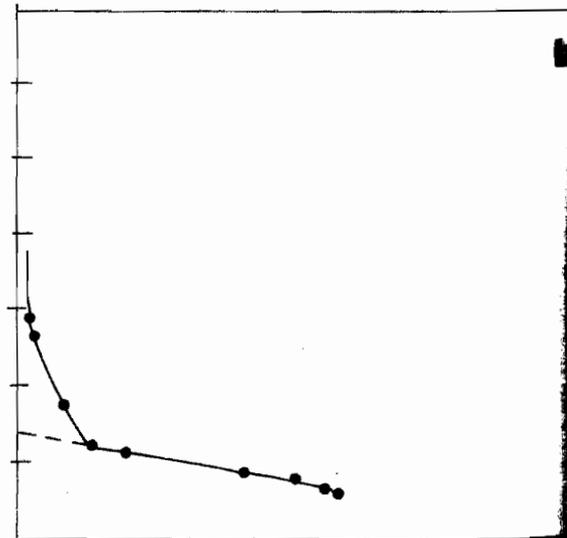
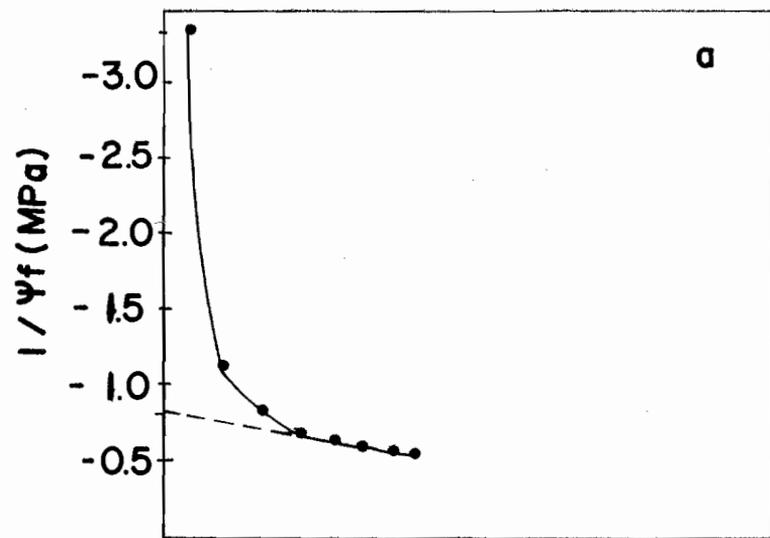
$$1/\psi_{\pi} = A + B (V_e) \quad (1)$$

Cuando el $V_e = 0$, la intercepción con el eje Y representa el recíproco del ψ_{π}^{100} . El ψ_{π}^0 (en el punto de pérdida de turgor) fué estimado subjetivamente tomando el valor de V_e cuando el ψ_p (potencial de turgor) aproxima el valor de 0, es decir en el punto cuando la curva se hace lineal. En ese punto la presión hidrostática medida por la cámara de presión es debi

Figura 8. Curvas de Presión-Volumen (a y b) y diagrama de Hofler (c y d) mostrando las variaciones de potencial hídrico foliar (\bullet), potencial osmótico (\blacktriangle) y potencial de turgor (o) en función del volumen de agua extraído (V_e); en *L. lanatum* durante la estación húmeda (3-6-82) y seca (24-2-83). El potencial de turgor es positivo y los otros dos negativos.

Estación húmeda

Estación seca



Volumen de agua extraído (cm³)

Figura 9. Curvas de Presión-volumen (a y b) y diagrama de Hofler (c y d) mostrando las variaciones de potencial hídrico foliar (\bullet), potencial osmótico (\blacktriangle) y potencial de turgor (o) en función del volumen de agua extraído (V_e); en *T. vestitus* durante la estación húmeda (3-6-82) y seca (24-2-83). El potencial de turgor es positivo y los otros dos negativos.

Estación húmeda

Estación seca

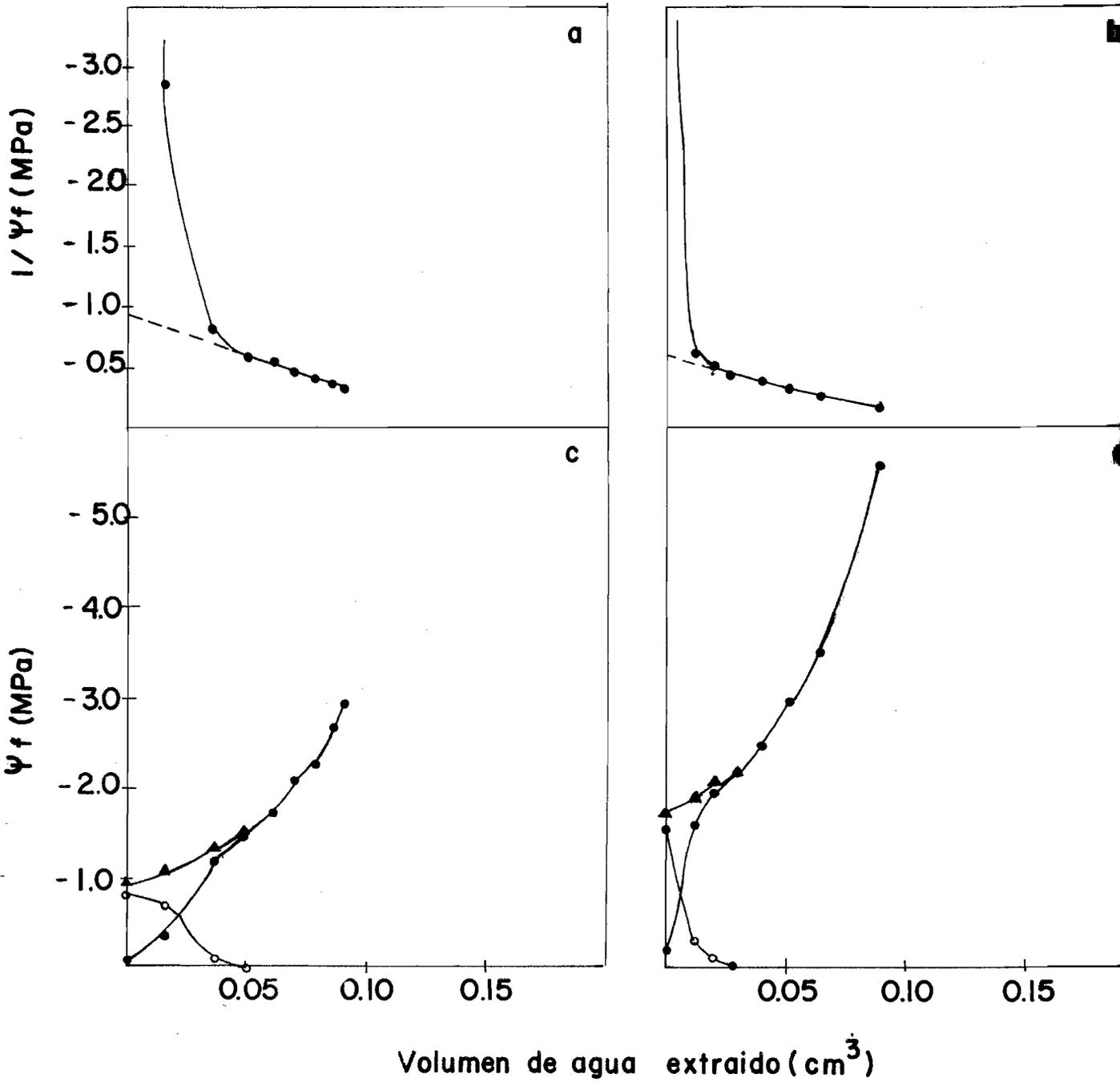
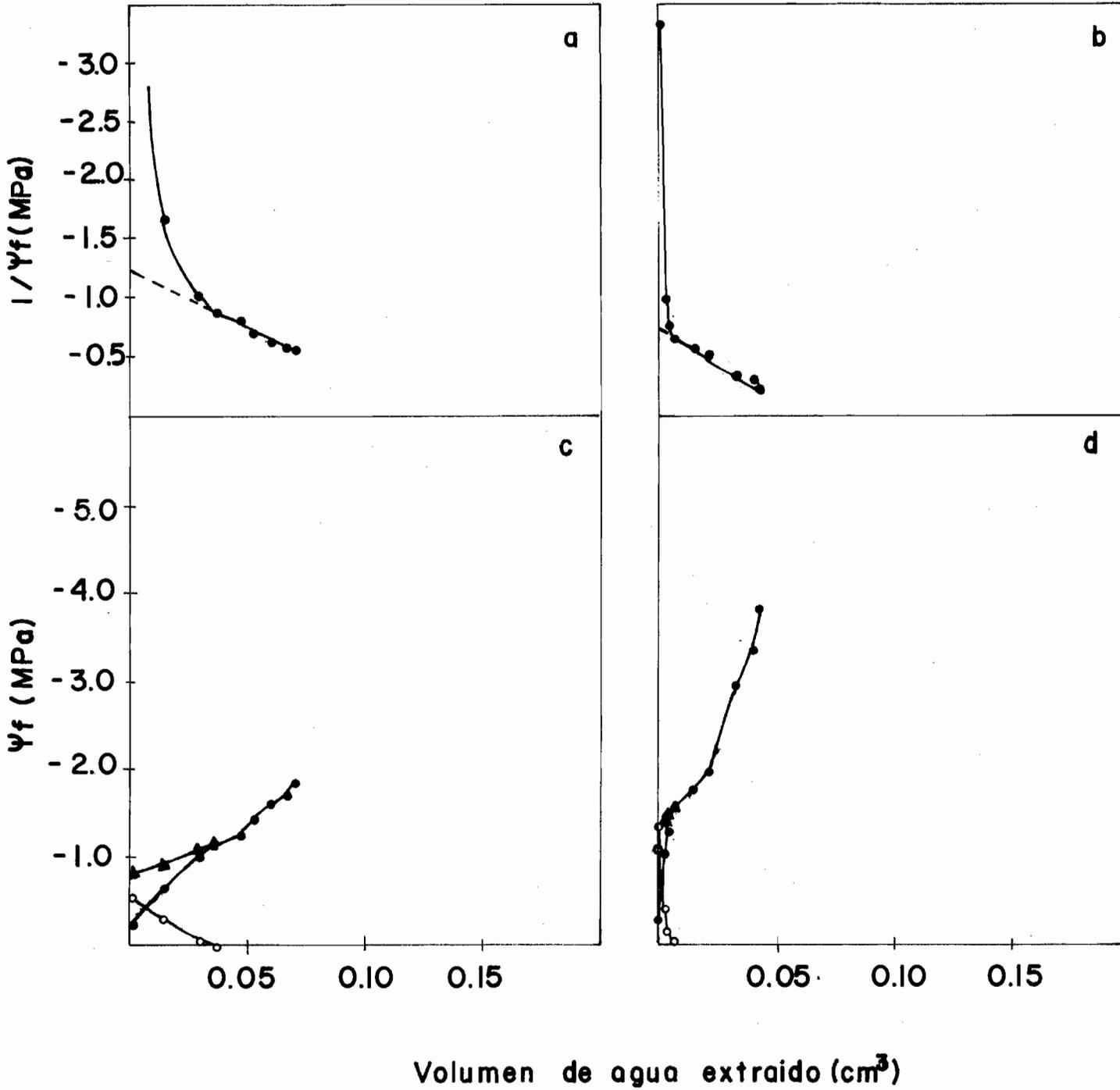


Figura 10. Curvas de Presión-volumen (a y b) y diagrama de Hofler (c y d) mostrando las variaciones de potencial hídrico foliar (●), potencial osmótico (▲) y potencial de turgor (○) en función del volumen de agua extraído (Ve); en *H. rufo* durante la estación húmeda (3-6-82) y seca (24-2-83). El potencial de turgor es positivo y los otros dos negativos.

Estación húmeda

Estación seca



do solamente a los constituyentes osmótico del tejido ($\psi_f = \psi_{\pi}$) (Parker, 1980). El valor de V_e en el punto de pérdida de turgor se introduce en la ecuación y se obtiene el valor recíproco de ψ_{π}^0 . La pérdida de agua por la muestra fué calculado como un porcentaje del contenido de agua a completa saturación: $(V_t - V_e)/V_t$; donde V_t es el volumen total de agua de la muestra. El contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor, fué calculado utilizando la ecuación anterior, reemplazando V_e por V_e en el punto de pérdida de turgor.

El módulo de elasticidad E , se calculó utilizando el método de Warren-Wilson (1967) citado por Wilson (1979), donde:

(2)

$$E = CRH \text{ (ppt). } \tan \alpha$$

Se asume una relación lineal entre el ψ_p y el CRH y la pendiente es igual a la tangente α . Fué utilizado este método ya que es el que produjo resultados más similares entre dos curvas de P-V realizadas el mismo día. El número de osmoles de soluto por kilogramo de peso seco presente en la muestra fue calculado utilizando la ecuación:

$$N_s = \psi_{\pi}^{100} \cdot V_o / (RT) \quad (3)$$

donde R es la constante universal de los gases y T es la temperatura en $^{\circ}K$ al cual se realizó el experimento.

1. TENDENCIA ESTACIONAL

En la Tabla 1 (Apéndice B) se encuentran tabulados los parámetros obtenidos con las curvas de presión-volumen, para las estaciones húmeda y seca en las tres especies de gramíneas C4, estudiada en la sabana estacional.

En *L. lanatum* durante la estación húmeda (3/6 y 24/10/82) el ψ_{π}^{100} prácticamente no varía alcanzando valores mínimos de -1.20 MPa y -1.17 MPa, mientras que en la estación seca los valores son más heterogéneos y el ψ_{π}^{100} decrece hasta -1.45 MPa en febrero 83, siendo diciembre 82 el mes que presenta un valor más positivo de -1.19 MPa. El ψ_{π}^0 durante la estación húmeda ofrece poca variación alcanzando en octubre 82 el valor de -1.69 MPa. En la estación seca existe más variación en los resultados, alcanzando el ψ_{π}^0 en marzo 83 el valor de -1.90 MPa. Las diferencias entre ψ_{π}^0 y ψ_{π}^{100} (ajuste osmótico pasivo) son mayores en la época húmeda, comparado con la estación seca, con la excepción de marzo 83. Podemos observar que en *L. lanatum* el patrón estacional de ψ_{π}^{100} es similar al de ψ_{π}^0 salvo octubre 82 a marzo 83. Posiblemente el incremento de marzo en el ψ_{π}^{100} se deba a que las muestras para la curva de presión-volumen fueron tomados una semana después de una lluvia más o menos intensa caída en la zona de estudio. Lo mismo ocurre con las otras dos especies. El CRH (ppt) incrementó en la estación seca con respecto a la húmeda, pasando de un valor de 0.75 en octubre 82 a 0.904 en febrero 83. El módulo de elasticidad E, también incrementó de 3.92 MPa en octubre 82 (húmeda), a 9.70 en febrero 83 (seca).

El número de osmoles de soluto/kilogramo de peso seco disminuye al pasar de la estación húmeda a la seca, de un valor de 0.73 osmol/kg ps en junio 82 a 0.56 osmol/kg ps en diciembre 82.

En *T. vestitus* el ψ_{π}^{100} en la estación húmeda varía pasando de -0.94 MPa en junio/82 a -1.56 MPa en octubre 82. En diciembre 82 (principio de la estación seca) aumenta un poco para disminuir en febrero 83 a -1.72 MPa. El ψ_{π}^0 sufre las mismas variaciones que el ψ_{π}^{100} , es decir que el patrón estacional en ambos es similar. Las diferencias entre ψ_{π}^0 y ψ_{π}^{100} también disminuyen al pasar de la estación húmeda a la seca. En *T. vestitus* el módulo de elasticidad E, incrementa de la estación húmeda con 2.22 MPa (junio 83) a 11.99 MPa (febrero 83) en la estación seca. Posiblemente el incremento del módulo de

elasticidad, sea consecuencia del stress hídrico que soporta la planta en la estación seca. El Ns/kg ps. también disminuye pasando de 0.63 osmoles/kg. peso seco en la estación húmeda (junio/82) a 0.51 osmoles/kg ps en la seca (febrero 83).

En *H. rufo* el ψ_{π}^{100} en la estación húmeda varía muy poco entre los meses medidos -0.82 Mpa en junio 82 a -0.97 Mpa en octubre 82. En la estación seca decrece a partir de diciembre 82 hasta llegar en febrero 83 a -1.38 Mpa. El ψ_{π}^0 en la estación húmeda permanece constante en -1.16, presentando variaciones en la estación seca, hasta decrecer en febrero 83 a -1.53 Mpa. Las variaciones en los patrones estacionales de ψ_{π}^{100} son muy similares al ψ_{π}^0 excepto en marzo 83; y sus diferencias son más estrechas que las otras dos especies disminuyendo en la estación seca. El módulo de elasticidad E incrementa bastante en la estación seca con respecto a la húmeda, pasando de 2.01 MPa en junio 82 a 15.05 Mpa en febrero 83. En Ns/kg ps. aumenta de la estación húmeda: 0.53 osmoles/kg ps en junio 82 a 1.17 osmoles/kg ps en diciembre 83, estación seca.

2. COMPARACION ENTRE ESPECIES EN LA MISMA ESTACION

Para la comparación entre las especies, utilizamos como meses de referencia junio 82 y febrero 83, por considerar que fueron meses típicos de la estación húmeda y seca respectivamente, y además son intermedios de cada estación. Estos valores se encuentran resumidos en la Tabla 5 y graficado en las figuras 8, 9 y 10 a y b respectivamente, para *L. lanatum*, *T. vestitus* y *H. rufo*.

Durante la estación húmeda el ψ_{π}^{100} más negativo en *L. lanatum* fue de hasta -1.20 Mpa, mientras que en *T. vestitus* y *H. rufo* las diferencias son escasas, siendo esta última la que exhibe valores más negativos de -0.82 Mpa. El ψ_{π}^0 en *L. lanatum* y *T. vestitus* son muy semejantes, y es en esta última que más decrece -1.53 Mpa y en *H. rufo* solo llega a -1.16 Mpa. Las diferencias entre ambos $\psi_{\pi}^0 - \psi_{\pi}^{100}$ es mayor en *T. vesti-*

tus (-0.59 MPa) mientras que en las otras dos especies se mantienen más o menos iguales alrededor de -0.3 MPa. El contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor alcanza valores más elevados en *L. lanatum* 0.834, luego *H. rufo* 0.754 y *T. vestitus* 0.689. El módulo de elasticidad E , en *L. lanatum* es mucho más elevado: 7.20 MPa, que en las otras dos especies que se mantienen muy semejantes, 2.22 en *T. vestitus* y 2.01 MPa en *H. rufo*. El Ns/Kg ps en *L. lanatum* y *H. rufo* son similares: 0.72 y 0.76 osmoles/kgps respectivamente, mientras que en *T. vestitus* es de 0.63 osmoles/kgps.

En la estación seca el ψ_{π}^{100} decrece más en *T. vestitus* llegando a -1.72 MPa mientras que en *L. lanatum* decrece hasta -1.45 MPa, y *H. rufo* hasta -1.38 MPa. Los ψ_{π}^0 sigue el mismo patrón de ψ_{π}^{100} . Las diferencias entre ambos son menores que en la estación húmeda, y la mayor diferencia se alcanza en *T. vestitus* con -0.48 MPa., luego *L. lanatum* -0.24 MPa, e *H. rufo* -0.15 MPa. Los contenidos relativos de agua en el punto de pérdida de turgor son mayores que en la estación húmeda, alcanzando en *H. rufo* 0.917, *L. lanatum* 0.904 y por último *H. rufo* 0.856. El módulo de elasticidad E , se incrementa con respecto a la estación húmeda, siendo *H. rufo* la que alcanza el valor más elevado: 15.05 MPa, luego *T. vestitus* 11.99 MPa y en *L. lanatum* 9.70 MPa. El $Ns/kgps$. disminuye en *L. lanatum* y *T. vestitus* con respecto a la estación húmeda, mientras que en *H. rufo* se incrementa llegando a 0.84 osmoles/kgps.

3. AJUSTE OSMOTICO

En la Tabla 5 podemos observar que el ψ_{π}^{100} en la estación seca tiende a disminuir. La mayor variación estacional la encontramos en *T. vestitus* -0.78 MPa., luego *H. rufo* -0.56 MPa y en *L. lanatum* solo llega a -0.25 MPa. Estas diferencias entre las dos estaciones se debe posiblemente a las consecuencias del stress hídrico que sufren estas gramíneas en la estación seca y a la demanda evaporativa de la atmósfera (ma-

Tabla 5. Parámetros de relaciones hídricas obtenidas de las curvas de P-volumen. Potencial osmótico de saturación ($\psi_{\pi}^{1.00}$), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (ψ_{π}^0), contenido relativo de humedad en el punto de pérdida de turgor (CRH (ppt)), módulo de elasticidad (ϵ), ajuste osmótico pasivo ($\Delta\psi_{\pi}$), número de osmoles de soluto por peso seco (NS/PS) y porcentaje de retención de agua osmótico en plasmólisis incipiente (Vp/Vo), durante la estación húmeda y estación seca en las tres especies estudiadas.

Especie	$\psi_{\pi}^{1.00}$ (-MPa)	ψ_{π}^0 (-MPa)	$\Delta\psi_{\pi} = \psi_{\pi}^0 - \psi_{\pi}^{1.00}$ (-MPa)	CRH (ppt)	ϵ (MPa)	NS/PS osmoles/kg p.seco	Vp/Vo (%)
<i>L. lanatum</i>	1.20	1.50	-0.30	0.834	7.20	0.72	80.0
<i>T. vestitus</i>	0.94	1.53	-0.59	0.689	2.22	0.63	61.0
<i>H. rufo</i>	0.82	1.16	-0.34	0.745	2.01	0.76	71.0
<i>L. lanatum</i>	1.45	1.69	-0.24	0.904	9.70	0.58	87.0
<i>T. vestitus</i>	1.72	2.20	-0.48	0.856	11.99	0.51	72.0
<i>H. rufo</i>	1.38	1.53	-0.15	0.917	15.05	0.84	91.0

yor DPV). La misma variación estacional se observa en las diferencias estacionales para el ψ_{π}^0 , pero en este caso las diferencias menores. En *T. vestitus* es de -0.67 MPa, en *H. rufa* -0.37 MPa y en *L. lanatum* -0.19 MPa.

4. POTENCIAL HIDRICO FOLIAR Y SUS COMPONENTES EN RELACION AL CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD.

Los cambios en ψ_f , ψ_{π} y ψ_p , a cambios en contenido relativo de humedad fueron graficados en un diagrama tipo Höfler, para los días 3-6-82 (estación húmeda) y 24-2-82 (estación seca) en cada una de las especies, (parte inferior de las Figuras 8, 9 y 10 (c y d)).

En las Figuras 8, 9 y 10 (c y d) se encuentran indicados para ambas estaciones: potencial hídrico foliar ψ_f , potencial de turgor ψ_p y el potencial osmótico ψ_{π} . Los componentes se calculan a partir de la ecuación $\psi_f = \psi_p + \psi_{\pi} + \psi_m$ (4) (Kramer et al. 1966 citado en Robert et al 1980) donde el ψ_p es un término positivo y los otros dos negativos. El ψ_m (potencial mátrico) fué asumido como 0, ya que su valor es muy pequeño.

Durante la estación húmeda 3-6-82, las respuestas al déficit hídrico (aumentó de V_e , implica disminución de CRH) son similares entre las especies. El CRH en el punto de pérdida de turgor fué poco variable; en *L. lanatum* 0.044 cm³, en *T. vestitus* 0.050 cm³ y *H. rufa* 0.037 cm³. El potencial osmótico de saturación también varía muy poco (ver Tabla 5). Cuando el $V_e = 0$ (100% CRH), el más alto potencial de turgor fué alcanzado en *L. lanatum* con 1.10 MPa, luego *T. vestitus* con 0.84 MPa. y 0.57 MPa en *H. rufa*, *T. vestitus* es la especie que sobrepasa los -2.50 MPa de ψ_f al aumentar el V_e , mientras que las otras dos especies no llegan a -2.00 MPa. En la parte superior del gráfico se puede observar como varía en las muestras de las tres especies el volumen de agua simplásmica (intracelular) y el agua apoplástica.

Durante la estación seca 24-2-83, el contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgor en *L. lanatum* (0.024 cm^3) y *T. vestitus* (0.027 cm^3) son prácticamente iguales, pero en *H. rufo* se produce a un valor de 0.006 cm^3 . Cuando el $V_e = 0$ el potencial osmótico de saturación (ψ_{π}^{100}) y el ψ_{π}^0 varían mucho más que en la estación húmeda y son más negativos. El ψ_p a completa saturación más alto se observa en *T. vestitus* con 1.55 MPa, luego en *L. lanatum* 1.25 MPa y *H. rufo* con 1.08 MPa, estos ψ_p son más elevados que los encontrados en la estación húmeda. Los ψ_f son más negativos a cambios en V_e , que en la estación húmeda. Los volúmenes de agua simplásmica y apoplástica disminuyen.

Comparando ambas estaciones, podemos observar que son bien contrastantes. En la estación seca a pequeños cambios en V_e el potencial hídrico foliar se hace muy negativo, no así en la húmeda donde se necesitan cambios de V_e mayores para obtener caídas de potencial similar. Valores más altos de potencial de turgor son alcanzados en la estación seca, debido a la disminución del ψ_{π} en dicho período de tiempo. Los potenciales osmóticos de saturación se hacen más negativos en la estación seca, posiblemente inducido por el stress hídrico de la estación.

C. POTENCIAL HIDRICO, CONTENIDO RELATIVO DE HUMEDAD Y RESISTENCIA A LA SEQUIA

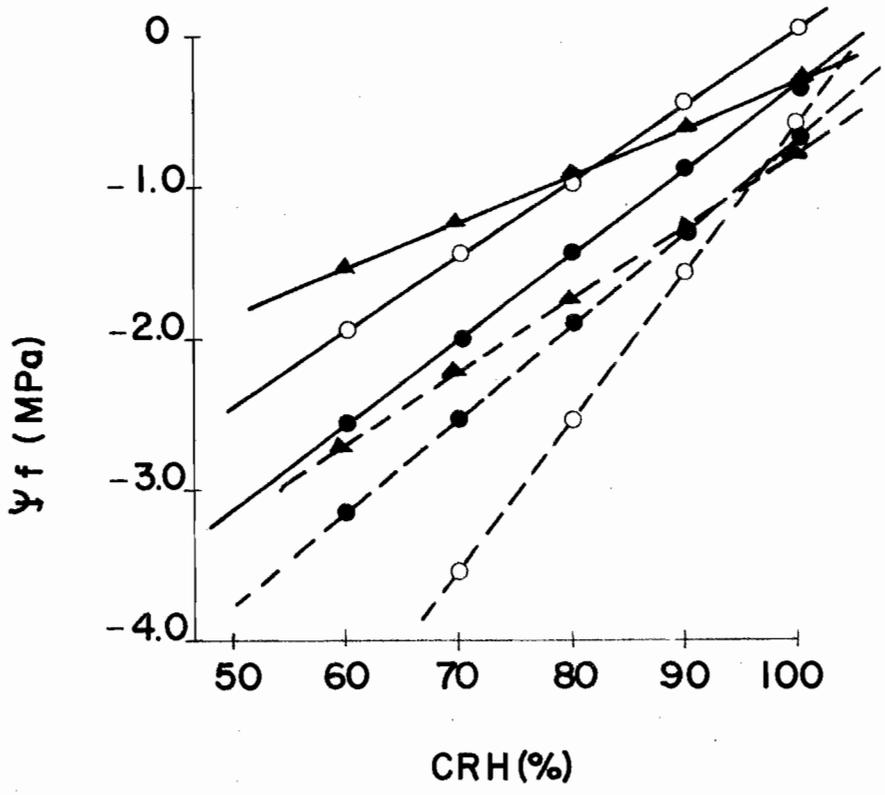
Con los datos de curvas de P.V., para la estación húmeda (6-6-82) y seca (24-2-83) se realizaron regresiones lineales entre el ψ_f (potencial hídrico foliar) y el CRH (contenido relativo de humedad en %), con el objeto de determinar cuál de las especies presenta una mayor resistencia a la sequía.

En la Figura 11 se encuentran representadas estas regresiones para las tres especies en las dos estaciones. Se puede observar que durante la estación húmeda la mayor caída de ψ_f se produce en *L. lanatum* (hasta -2.57 MPa) cuando CRH cambia en el rango de 100 a 60%. En ese mismo rango de disminución del CRH, *T. vestitus* (-1.97 MPa) en *H. rufo* (-1.55 MPa) no disminuyen su ψ_f por debajo de -2.0 MPa).

En la estación seca, la especie que varía más con respecto a la estación húmeda es *T. vestitus*. Cuando el CRH disminuye en un rango de 100 a 70% el ψ_f en *T. vestitus* cae hasta -3.55 MPa, mientras que *L. lanatum* cae hasta -2.53 MPa e *H. rufo* hasta -2.24 MPa.

La cantidad de agua que la hoja pierde en relación a una reducción de ψ_f es generalmente considerado como una indicación de resistencia a la sequía. Las plantas más resistentes a la sequía muestran pequeños cambios en el CRH para una dada reducción en el potencial hídrico que las plantas menos resistentes (Jarvis y Jarvis, 1963) citado por Maxwell y Redmann (1978). Según el criterio enunciado anteriormente y comparando las pendientes de las líneas que relacionan el ψ_f vs CRH de las estaciones húmeda y seca, cuando las gramíneas sufren el stress hídrico ambiental, podemos deducir que *T. vestitus* es la especie más "tolerante" a la sequía, mientras que *L. lanatum* y *H. rufo* podrían considerarse menos "tolerantes". Estas dos últimas especies varían menos en su pendiente comparando la estación húmeda con la seca. En la Tabla 1 (Apéndice C) se encuentran las regresiones lineales para las tres especies en ambas estaciones con sus correspondientes coeficientes de correlación.

Figura 11. Relación entre el potencial hídrico foliar (ψ_f) y el contenido relativo de humedad (CRH%) estimado con información de la curva de P-V, durante la estación húmeda (junio-82) (—) y seca (febrero 83) (---), para *L. lanatum* (●), *T. vestitus* (○) y *H. rufa* (▲).



1. CAMBIOS EN EL ψ_p CUANDO EL CRH DISMINUYE

En la Figura 12 se observa la relación entre el ψ_p y el CRH obtenidos de Curvas de P-V realizados en la estación húmeda (6-6-82) y seca 24-2-83.

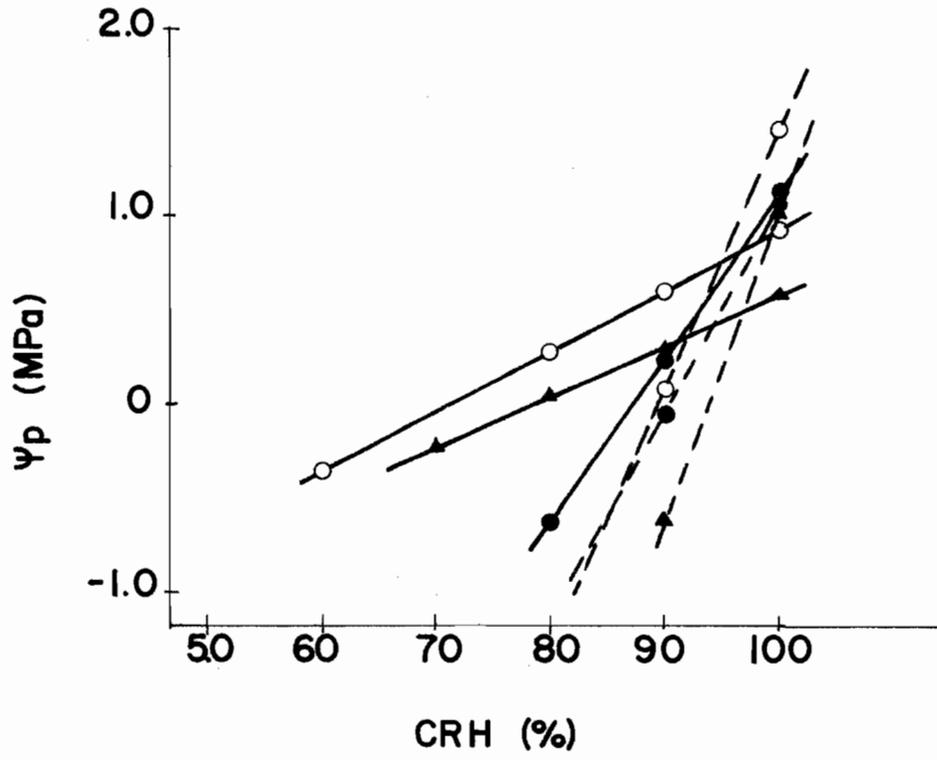
Durante la estación húmeda el ψ_p al 100% de CRH es menor en las tres especies comparados con la estación seca. *L. lanatum* es la que posee un ψ_p un poco más alto durante la estación húmeda, de 1.13 MPa y a una disminución del CRH es la que más rápido pierde turgor. *T. vestitus* a completa saturación (100% CRH) sólo alcanza a un ψ_p de 0.93 MPa pero es la especie que durante la estación húmeda pierde su turgor en un rango más amplio en los cambios de CRH (cerca del 70%). *H. rufa* es la que alcanza el más bajo valor de ψ_p de sólo 0.58 MPa y pierde su turgor cuando el CRH es de cerca del 80%. Comparando entre sí las especies durante la estación húmeda, la caída del ψ_p es más rápida en *L. lanatum* llegando a 0 cerca del 87% de CRH, mientras que en *H. rufa* se alcanza en el 80% y en *T. vestitus* cerca del 70% de CRH.

En la estación seca dos especies alcanzan un ψ_p más elevado que en la húmeda, siendo en *T. vestitus* de 1.44 MPa, *L. lanatum* de 1.06 MPa y *H. rufa* de 1.03 MPa, cuando el CRH es del 100%. La caída en ψ_p en las tres especies es más rápida que en la estación húmeda, cuando el CRH disminuye. La más rápida es la de *H. rufa* que al 93% de CRH, se hace 0; mientras que en *L. lanatum* y *T. vestitus* el ψ_p alcanza a 0, cerca del 90% de CRH.

En la Tabla 2 (apéndice C) se encuentran las regresiones lineales y coeficiente de correlación para las tres especies estudiadas, estación húmeda y seca.

(Cheung y col., 1975) estiman que en muchas hojas, cerca del 80% de los cambios que se producen en el potencial hídrico entre completa saturación y plasmolisis incipiente se deben a cambios en el ψ_p . Estos autores observaron que la habilidad para mantener un contenido de agua relativamente alto a bajos potenciales hídricos es de valor adaptativo en especies las cuales padecen un

Figura 12. Relación entre el potencial de turgor (ψ_p) y el contenido relativo de humedad (CRH%) estimado con información de la curva P-V, durante la estación húmeda (junio-82) (—) y seca (febrero 83) (---) para *L. lanatum* (●), *T. vestitus* (○) y *H. rufo* (▲).



período de stress hídrico durante su ciclo de vida y que la habilidad para desarrollar presiones de turgor negativas puede aumentar su mecanismo de tolerancia.

D. EXPERIMENTOS EN CONDICIONES CONTROLADAS

En el laboratorio, mediante la utilización de un sistema de intercambio gaseoso abierto, las tres especies estudiadas fueron sometidas a mediciones para determinar los efectos a variaciones en la diferencia de presión de vapor de agua entre el aire y la hoja (DPV) y en la intensidad luminosa, sobre el intercambio de gases.

Durante el desarrollo del experimento donde se hizo variar el DPV, (cambios en el punto de rocío del aire que se hace circular en la cámara), la intensidad luminosa que se logra obtener en el laboratorio alcanzó a aproximadamente $1.100 \mu \text{ E.m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y en cuanto a la temperatura se trataba de lograr temperaturas similares a la alcanzada por estas especies en condiciones naturales (aproximadamente 31°C), durante las horas del medio día.

Aquí presentaremos los resultados de varios experimentos realizados con cada una de las especies, sin tener en cuenta la estación en que fueron obtenidas las muestras para las mediciones. Los gráficos fueron elaborados tomando todos los puntos de los experimentos, para cada una de las relaciones funcionales analizadas.

1. CONTROL ESTOMÁTICO EN EL INTERCAMBIO DE GASES

En los gráficos 13, 14 y 15, se encuentra representada la variación de la fotosíntesis neta (FN) a cambios en la conductancia foliar (Ks) para las tres especies.

En *L. lanatum*, se observa que la fotosíntesis neta aumenta rápidamente hasta alcanzar un valor de $18.50 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ a una conductancia de 0.5 cm.s^{-1} . Parecería ser que en especie la FN tiende a seguir aumentando si se llegara a aumentar la Ks lograda en este estudio aunque ya a 0.2

Figura 13. Relación entre la fotosíntesis neta (FN) y la conductancia foliar (ks) en *L. lanatum*, bajo condiciones controladas de laboratorio. Ecuación de ajuste en el texto. Se mantuvo constante la RFA = $1.000 \mu\text{E m}^{-2} \text{S}^{-1}$, $t^{\circ}\text{f} = 30 \pm 1.5$ °C y el DPV varió entre 1.5 o 3.5 KPa.

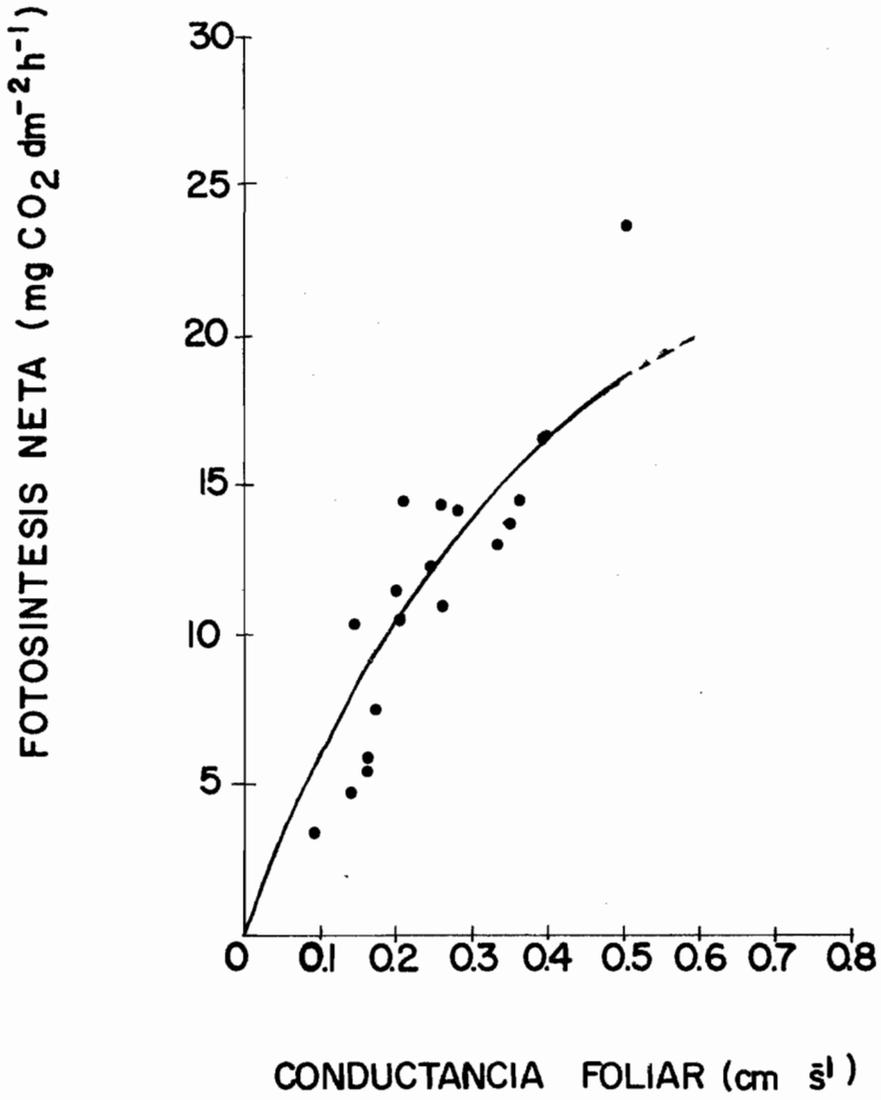


Figura 14. Relación entre la fotosíntesis neta (FN) y la conductancia foliar (ks) en *T. vestitus*, bajo condiciones controladas de laboratorio. Ecuación de ajuste en el texto. La mantuvo constante la RFA = $1.000 \mu\text{E m}^{-2}\text{S}^{-1}$, $t^{\circ}\text{f} = 30.1 \pm 1.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ y el DPV varió entre 1.0 a 3.5 KPa.

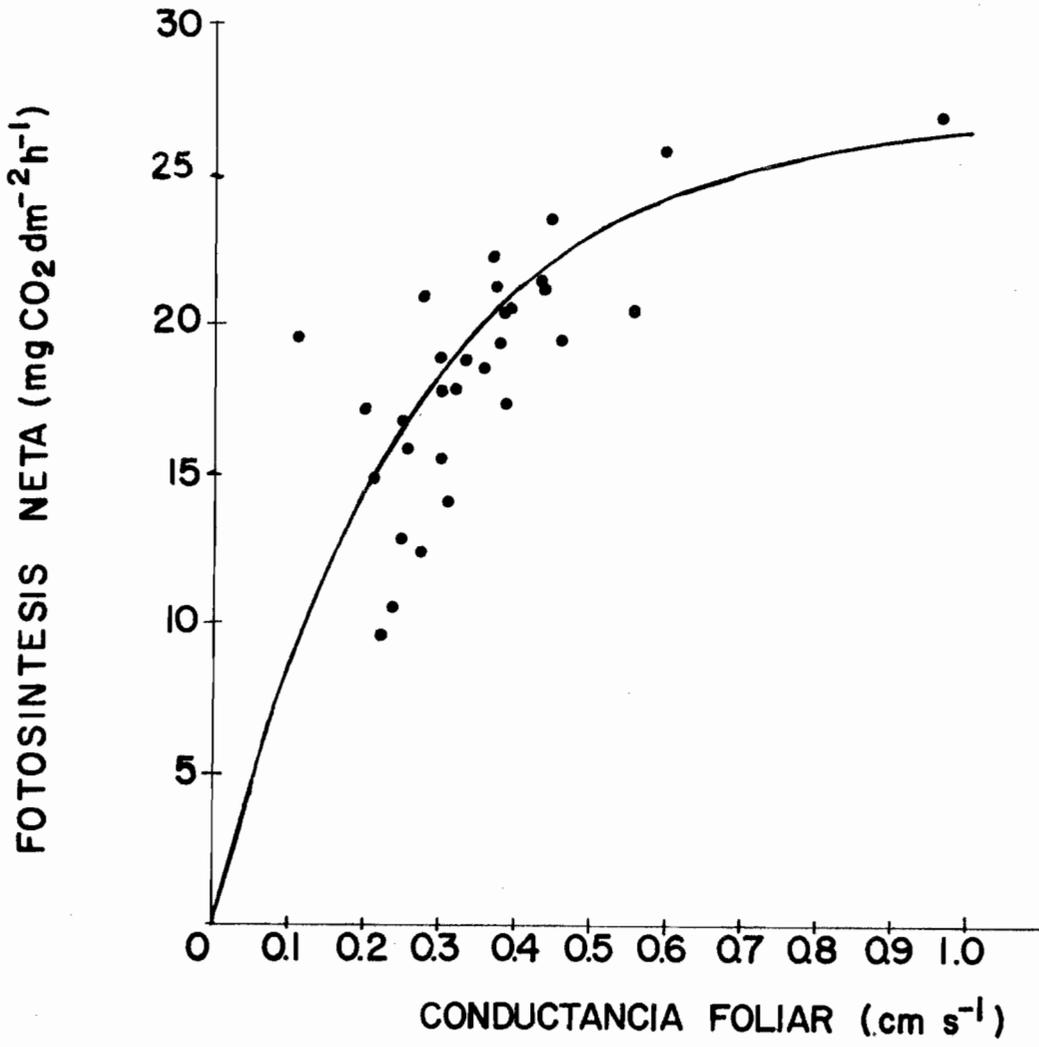
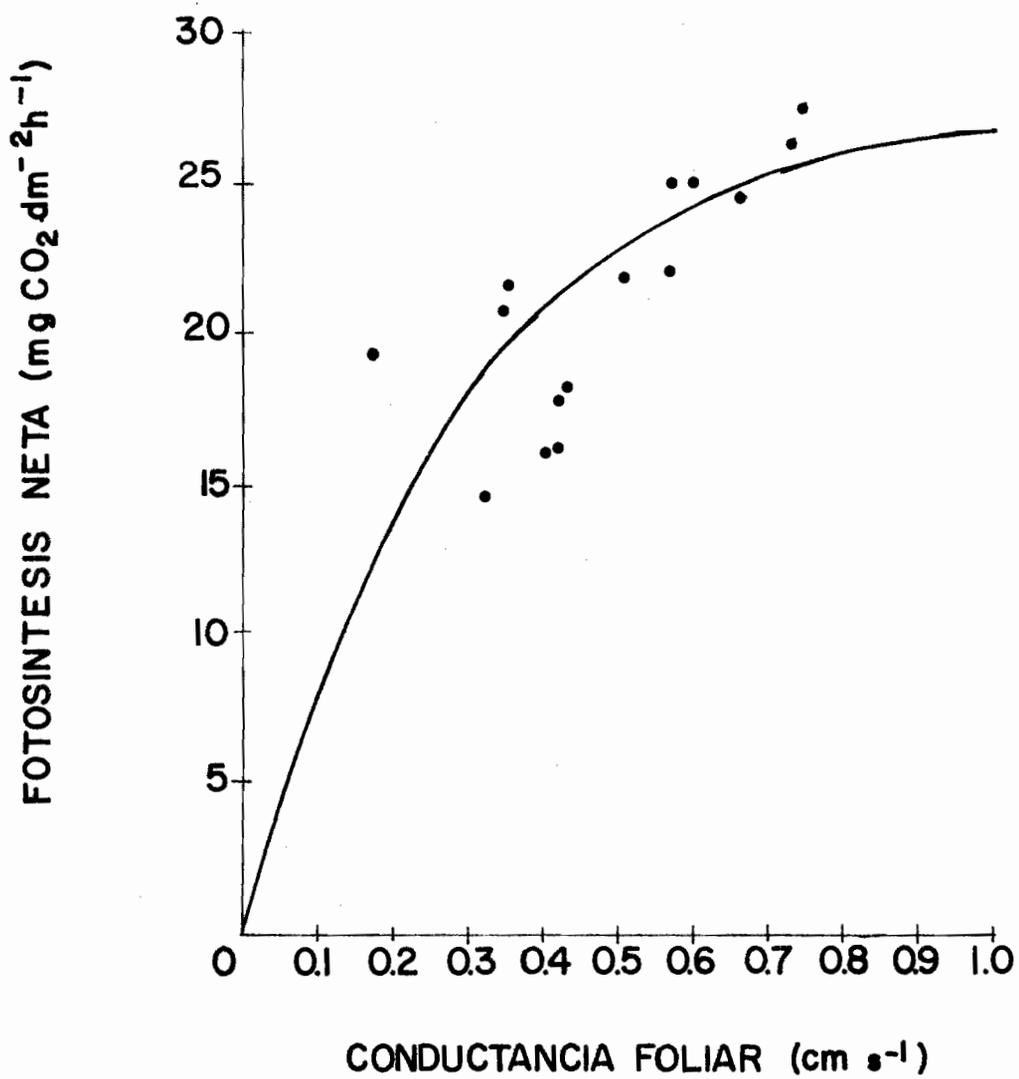


Figura 15. Relación entre la fotosíntesis neta (FN) y la conductancia foliar (ks), bajo condiciones controladas de laboratorio. Ecuación de ajuste en el texto. Se mantuvo constante RFA = 1.000 μ E t⁻¹ f = 30°C 1.0°C y el DPV varió entre 1.1 a 3.1 KPa. *H. rufo*.



cm.s^{-1} alcanza la mitad de su probable capacidad fotosintética. La ecuación que describe la relación entre estas dos variables para *L. lanatum* es:

$$\text{FN} = 23.8 \times (1 - e^{-3.0 K_s}) \quad (5)$$

En *T. vestitus*, el incremento de la FN, al incrementarse la K_s , es más rápido que en *L. lanatum*. Los cambios en FN, a partir de una K_s de 0.7 cm.s^{-1} son menores que a K_s más bajos llegando a su máximo valor de $26.39 \text{ mgCO}_2.\text{dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ cuando la K_s es de 1.0 cm s^{-1} . La ecuación que describe esta relación para *T. vestitus* es:

$$\text{FN} = 27.0 \times (1 - e^{-3.8 K_s}) \quad (6)$$

H. rufa, presenta un comportamiento semejante con *T. vestitus* con cambios un poco mayores un FN a cambios en K_s a partir de 0.7 cm s^{-1} . La máxima FN conseguida con un K_s de 1.0 cm s^{-1} es de $26.76 \text{ mgCO dm}^{-2}\text{h}^{-1}$. La ecuación que describe la relación entre FN vs K_s en *H. rufa* es la siguiente:

$$\text{FN} = 27.6 \times (1 - e^{3.5 K_s}) \quad (7)$$

Los resultados indican que *L. lanatum* posee una menor capacidad fotosintética a iguales valores de K_s que las otras dos.

Las figuras 16, 17 y 18, (se encuentran) representando la respuesta de la conductancia foliar (K_s) a cambios en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV).

En *L. lanatum* (Fig. 16), cuando el DPV tiene el valor de 1.0 KPa , la K_s es de 0.56 cm s^{-1} , disminuyendo paulatinamente a medida que aumenta el DPV. A un PDV de 5.0 KPa la K_s decrece hasta 0.05 cm s^{-1} , siendo este valor el más bajo de las tres especies a ese DPV. Tan altos DPV como 4.0 ó 5.0 KPa prácticamente no son alcanzados en el campo. *L. lanatum* es la especie que experimenta los mayores cambios en K_s , cuando el DPV aumenta; cierra sus estomas rápidamente hasta un DPV de alrededor de 3.0 KPa , es decir que esta especie es más sensible a las variaciones externas de humedad.

Figura 16. Relación entre la conductancia foliar (k_s) y la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) en *L. lanatum*, se mantuvo constante: RFA = $1.000 \mu\text{E m}^{-2} \text{S}^{-1}$, $t^{\circ}\text{f} = 30^{\circ}\text{C} \pm 1.5^{\circ}\text{C}$

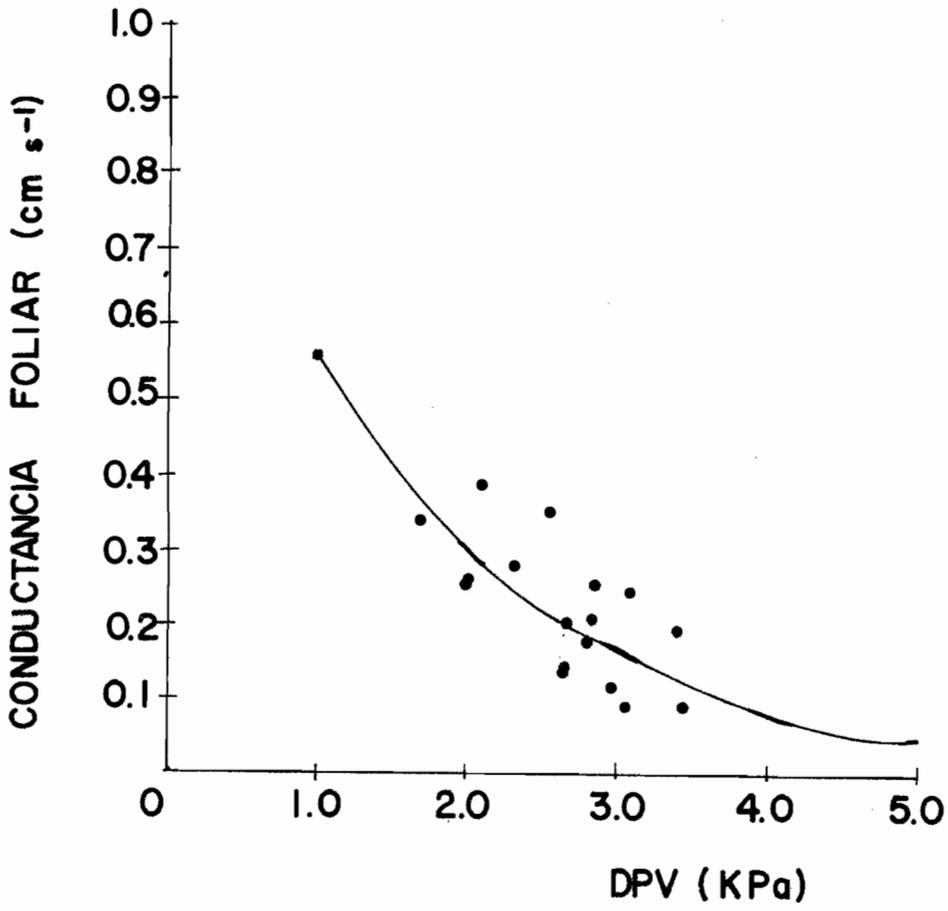


Figura 17. Relación entre la conductancia foliar (K_s) y la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) en *T. vestitus*, bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante $RFA = 1.000 \mu E m^{-2} S^{-1}$; $t^{\circ}f = 30.1^{\circ}C \pm 1.5^{\circ}C$. Ecuación de ajuste en el texto.

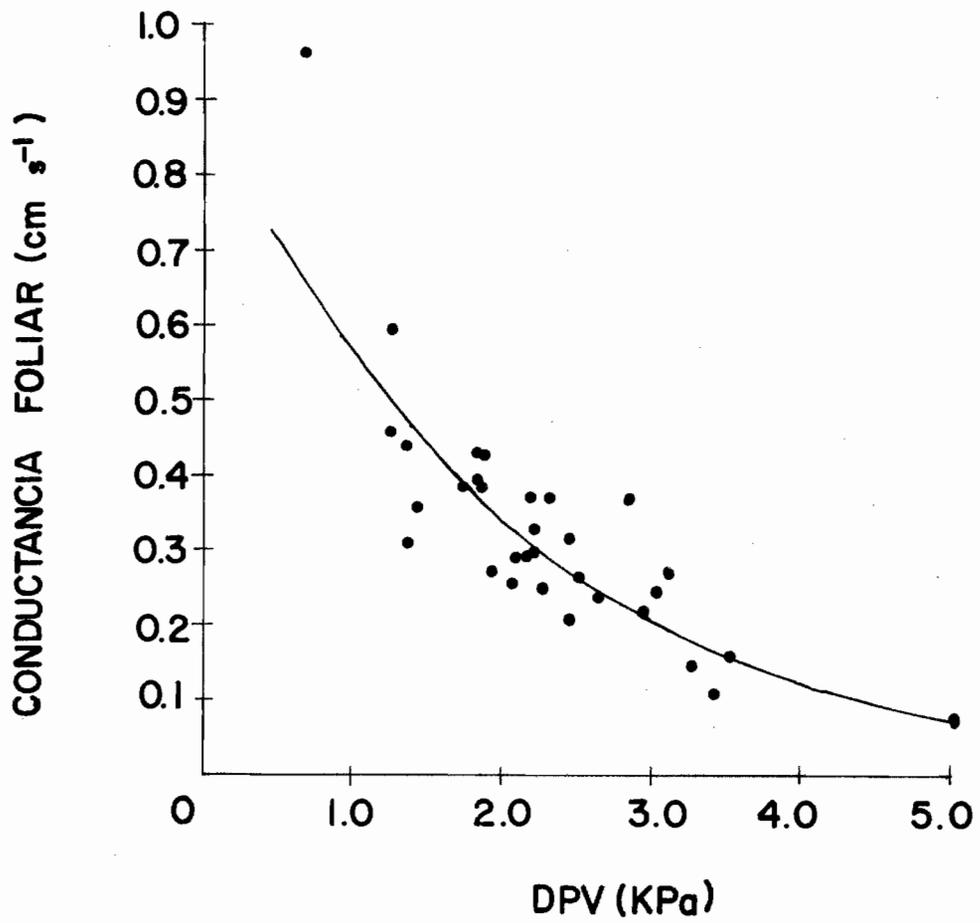
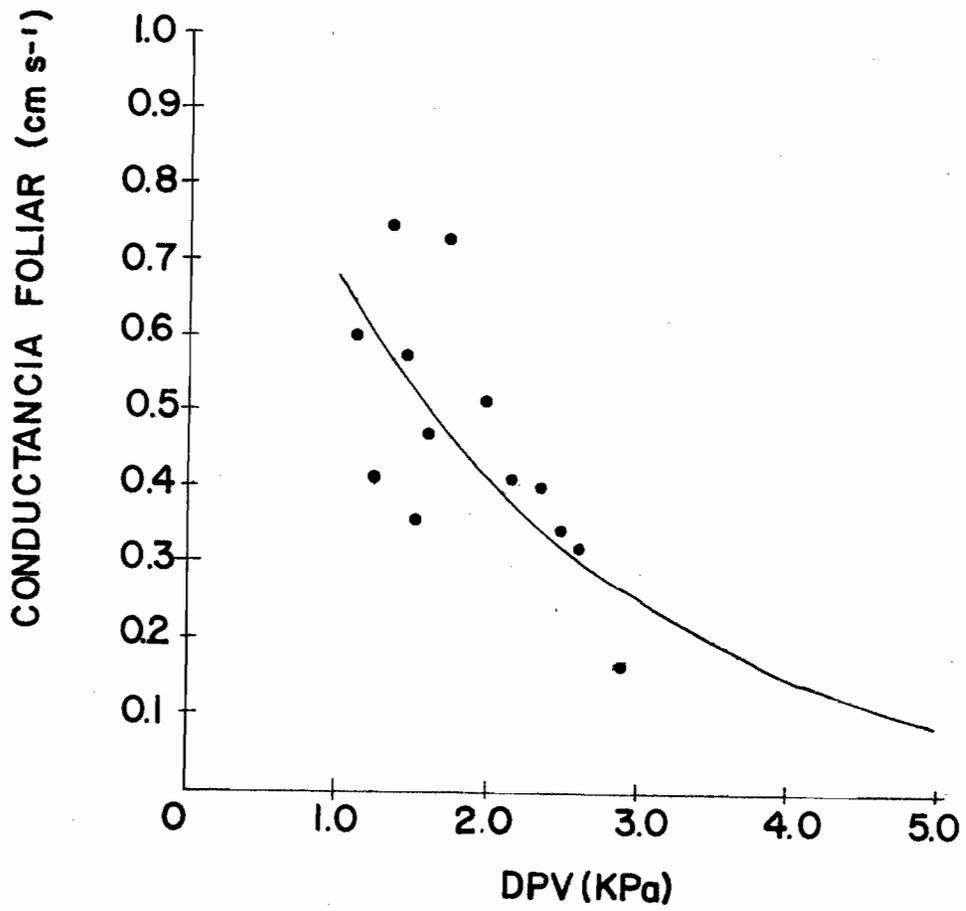


Figura 18. Relación entre la conductancia foliar (k_s) y la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) en *H. muña*, bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante: RFA = $1000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ t^of = $30^\circ \pm 1.0^\circ \text{C}$. Ecuación de ajuste en el texto



La ecuación que describe la relación entre K_s y DPV en *L. lanatum* es:

$$K_s = 1.038 \times e^{-0.6178 \times \text{DPV}} \quad r = 0.68 \quad (8)$$

En *T. vestitus*, cuando el DPV es de 1.0 KPa la K_s es de 0.56 cm.s^{-1} que disminuye sostenidamente hasta un DPV de 3.0 KPa, y luego más lentamente hasta llegar a un valor de K_s de 0.07 cm.s^{-1} cuando el DPV alcanza a 5.0 KPa. Con un aumento de demanda evaporativa los estomas se cierra más rápidamente y ya a partir de un DPV de 3.0 KPa, lo hacen más lentamente. La ecuación que describe esta relación entre K_s y DPV es:

$$K_s = 0.9377 \times e^{-0.5064 \times \text{DPV}} \quad (9)$$

$$r = 0.8420$$

En *H. rufo*, cuando el DPV tiene un valor de 1.0 KPa, posee un valor de K_s de 0.68 cm.s^{-1} . A medida que el DPV incrementa la K_s decae lentamente hasta más o menos 2.5 a 3.0 KPa, luego lo hace más lentamente hasta llegar a su valor mínimo de 0.09 cm.s^{-1} cuando el DPV es de 5.0 KPa. *H. rufo* mantiene sus estomas parcialmente abiertos a altos DPV, lo que le permitiría mantener cierta capacidad de intercambio gaseoso. La función exponencial que describe la relación de K_s vs. DPV en *H. rufo* es:

$$K_s = 1.114 \times e^{-0.4969 \times \text{DPV}} \quad (10)$$

$$r = 0.74$$

Con las ecuaciones 8, 9 y 10 se calculó la densidad de flujo transpiracional (DFT) a distintos DPV. Para ello se utilizó la siguiente fórmula (Campbell, 1977):

$$\text{DFT} = K_s \times \text{DDV}$$

donde:

$$\text{DDV} = \frac{\text{DPV}}{4.62 \times 10^{-4} \times T} \quad (11)$$

donde DPV es la diferencia de presión de vapor de agua en KPa y T° es la temperatura foliar en $^\circ\text{K}$ a la cual se realizó el experimento.

En la Figura 19 se encuentran las representaciones calculadas de la forma anteriormente explicadas, donde se puede observar las variaciones del DFT a cambios en el DPV.

L. lanatum presenta un aumento acentuado en el DFT cuando aumenta DPV hasta llegar a un valor de 2.0 KPa, donde alcanza su máximo valor con $42.85 \times 10^{-4} \text{ mg. cm}^{-2}\text{s}^{-1}$ para luego decrecer paulatinamente con el aumento de DPV. A un DPV de 5.0 KPa es la especie que exhibe un DFT menor que las otras dos especies, con un valor de $16.96 \times 10^{-4} \text{ mg.cm}^{-2}\text{s}^{-1}$. Esta especie es la que alcanza un valor absoluto más bajo de DFT.

T. vestitus, también presenta un incremento en su DFT a medida que aumenta el DPV, llegando a su máximo DFT con un valor de $48.61 \times 10^{-4} \text{ mg cm}^{-2}\text{s}^{-1}$ cuando el DPV alcanza a 2.0 Kpa. Después de alcanzar su máximo comienza a decrecer paulatinamente hasta llegar a un DFT de $26.58 \times 10^{-4} \text{ mg cm}^{-2}\text{s}^{-1}$ cuando el DPV alcanza 5.0 KPa. La tasa de disminución es muy similar a la de *H. rufa*.

Las tres especies tienen un comportamiento similar, lo que varía es la intensidad del flujo o cambios en el DPV.

Estos valores de DFT calculados, se corresponden muy bien con los valores obtenidos en los experimentos de K_s a cambios en el DPV (Fig. 18).

En los gráficos 20, 21 y 22 se encuentran representados las variaciones de FN en función de DPV para las tres especies. Para obtener los valores de fotosíntesis neta (FN) se procedió de la siguiente manera: con las ecuaciones 8, 9 y 10 donde se relaciona K_s con DPV, se obtiene el valor de K_s a determinados DPV. Con este valor de K_s calculado, se introduce en las ecuaciones 5, 6 y 7 respectivamente, donde se relaciona la FN a cambios en la K_s , obteniéndose de esta manera el valor de la FN que correspondería a un deter

Figura 19. Variaciones de la densidad de flujo transpiracional (DFT) calculado (explicado en el texto) a cambios en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) - *L. lanatum* (●), *T. vestitus* (○) e *H. rufa* (▲).

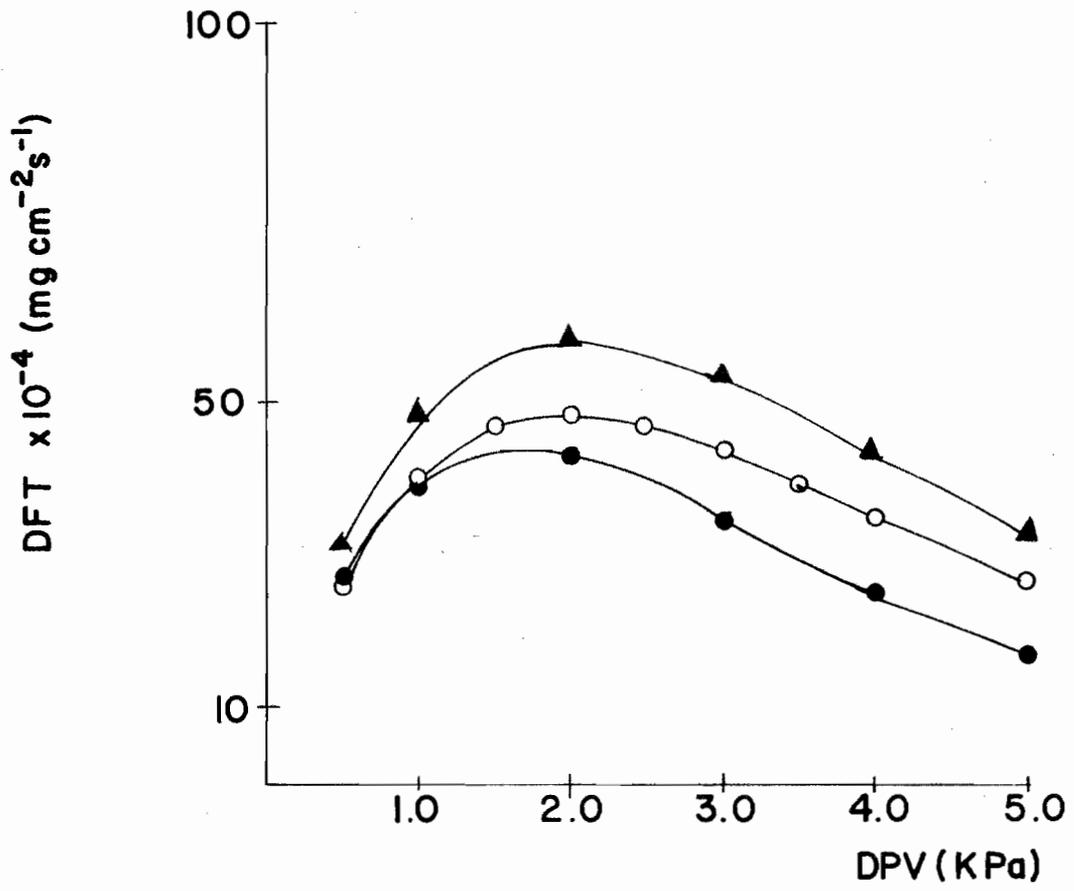


Figura 20. Variaciones de la fotosíntesis neta (FN) a cambios en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) en *L. lanatum*. En el gráfico se incluyen valores medidos y calculados según el procedimiento indicado en el texto.

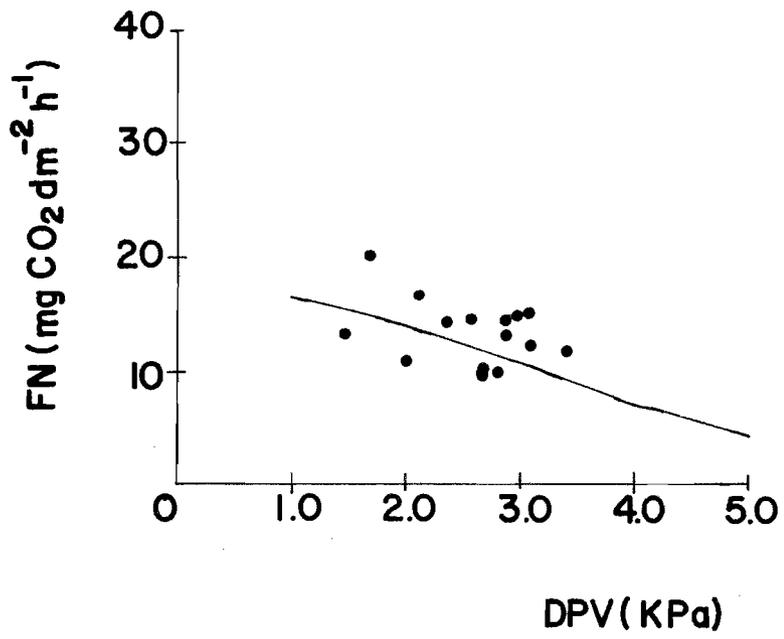


Figura 21. Variaciones de la fotosíntesis neta (FN) a cambios en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) en *T. vestitus*. En la figura se incluyen valores medidos y calculados según el procedimiento indicado en el texto.

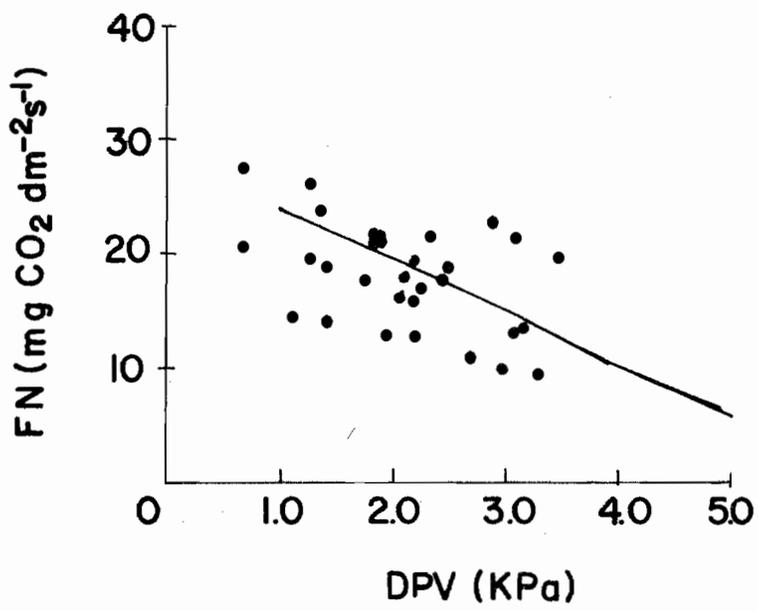
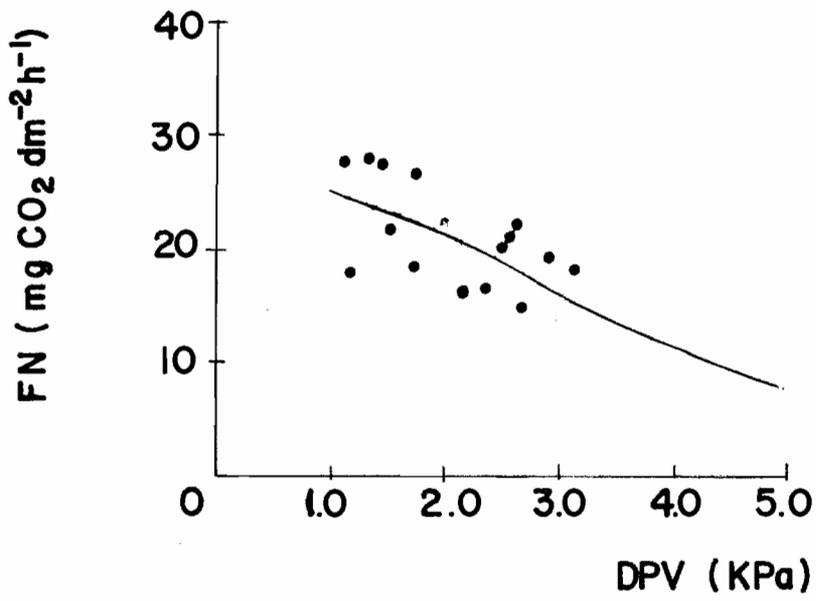


Figura 22. Variaciones de la fotosíntesis neta (FN) a cambios en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) en *H. rufo*. En el gráfico se incluyen valores medidos y calculados según el procedimiento indicado en el texto.



minado DPV. Es decir estos valores son calculados y no son obtenidos en los experimentos. Los puntos que se grafican en las Figuras para las tres especies, son los puntos que se obtienen en cada una de las mediciones y como puede observarse la curva que se obtiene con los valores esperados, se ajustan relativamente bien a los valores medidos.

En *L. lanatum* los valores de FN decrecen a medida que el DPV aumenta. Esta especie es la que posee tasa de FN más baja con un valor de $16.5 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ a 1.0 KPa de DPV, inclusive para valores de DPV de 5.0 KPa, la FN es de: $4.3 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. A valores de DPV frecuentemente obtenidos (2.5 a 3.5 KPa) en la estación seca en el campo es la especie que presenta la más baja tasa de FN.

T. vestitus responde de manera muy parecida a *L. lanatum*, pero su máximo tasa de FN llega a $23.7 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ a 1.0 KPa.

H. rufo a medida que el DPV aumenta la FN también decrece. Su fotosíntesis máxima es de $25.0 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ a 1.0 KPa.

La FN, en las tres especies tiene el mismo comportamiento, decrece a medida que el DPV aumenta, y difieren en los valores.

2. EFECTO DE LA RADIACION FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA SOBRE LA FOTOSINTESIS NETA Y LA CONDUCTANCIA FOLIAR.

En las Figuras 23, 24 y 25, se representan los efectos de la Radiación fotosintéticamente activa (RFA) sobre la fotosíntesis neta para las tres especies estudiadas. Cabe destacar que las intensidades de luz lograda en el laboratorio (aproximadamente $1100 \mu \text{ E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) se encuentran por debajo de los valores máximos que se obtienen en la sabana en un día despejado.

L. lanatum presenta un incremento poco pronunciado a bajos RFA que lo mantiene hasta cerca de $1.000 \mu \text{ E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Se puede observar que a $50 \mu \text{ E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ presenta un valor relativamente elevado de FN de $5.14 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$;

Figura 23. Respuesta de la Fotosíntesis neta (FN) a cambios en la RFA (radiación fotosintéticamente activa) en *L. lanatum* bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante $t^{\circ}f = 30.2 \pm 0.5^{\circ}$ C, DPV = 2.1 ± 0.05 KPa. Ecuación en el texto.

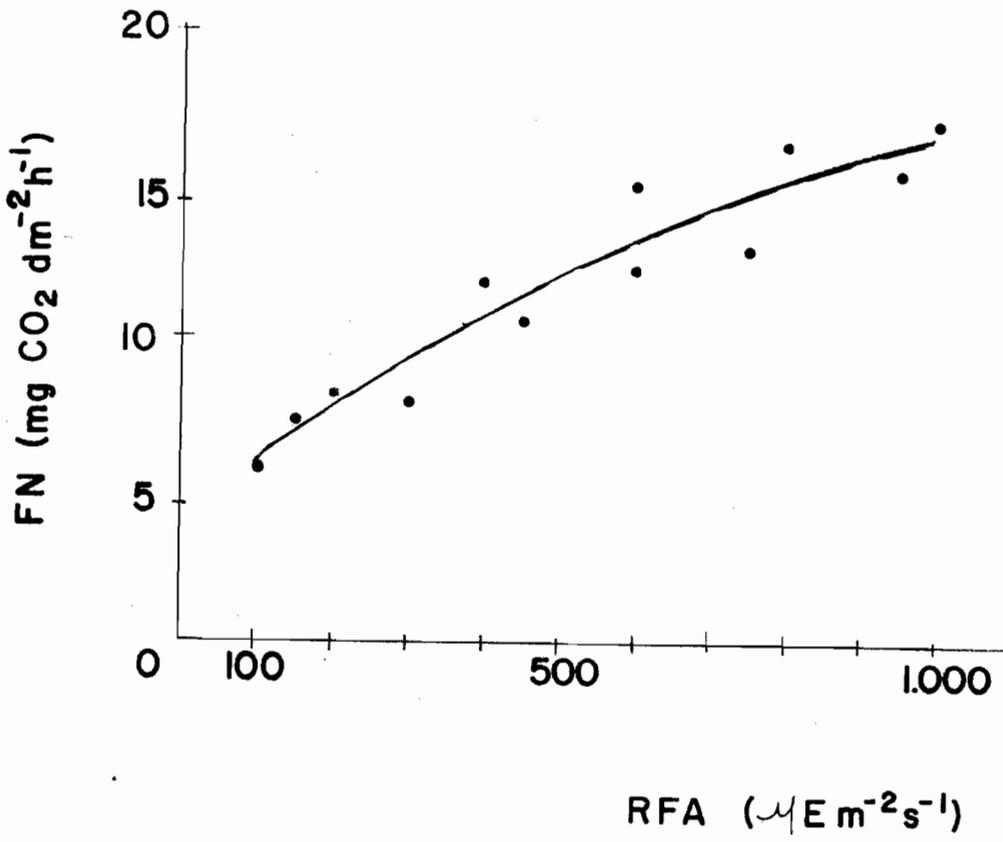


Figura 24. Respuesta de la fotosíntesis neta (FN) a cambios en la RFA, en *T. vestitus* bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante $t^{\circ}f = 30 \pm 1.1^{\circ}C$; $DPV = 2.0 \pm 0.1$ KPa. Ecuación en el texto.

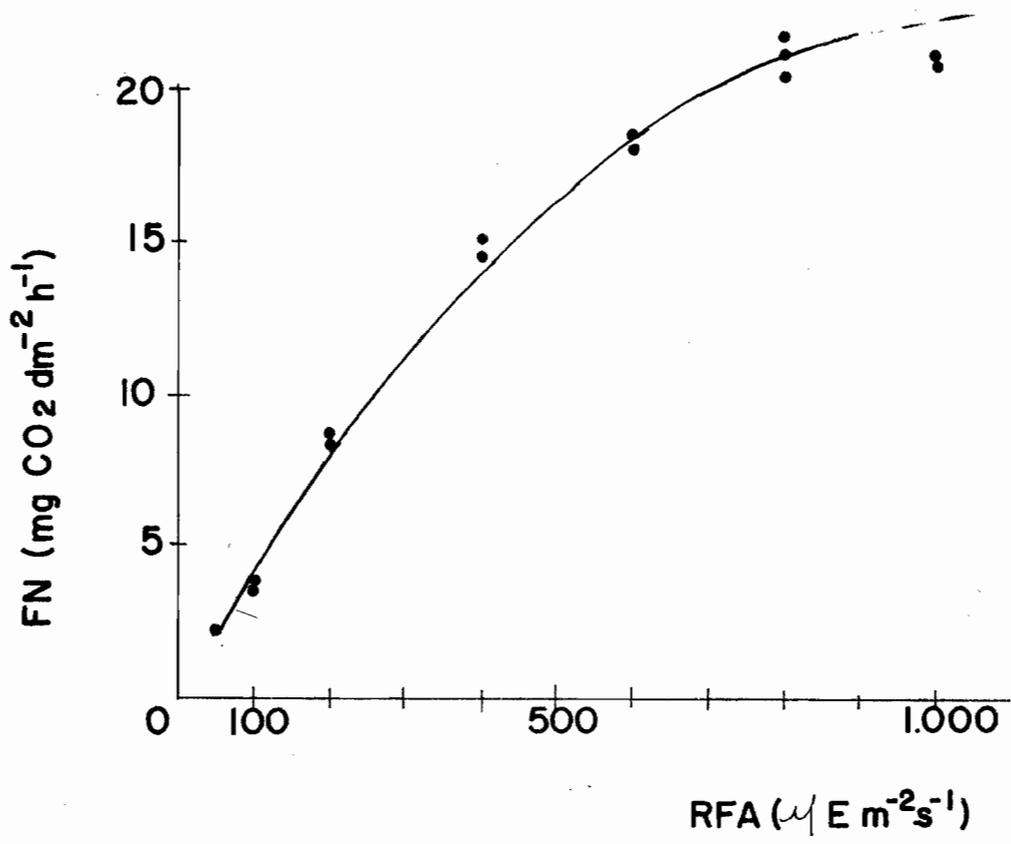
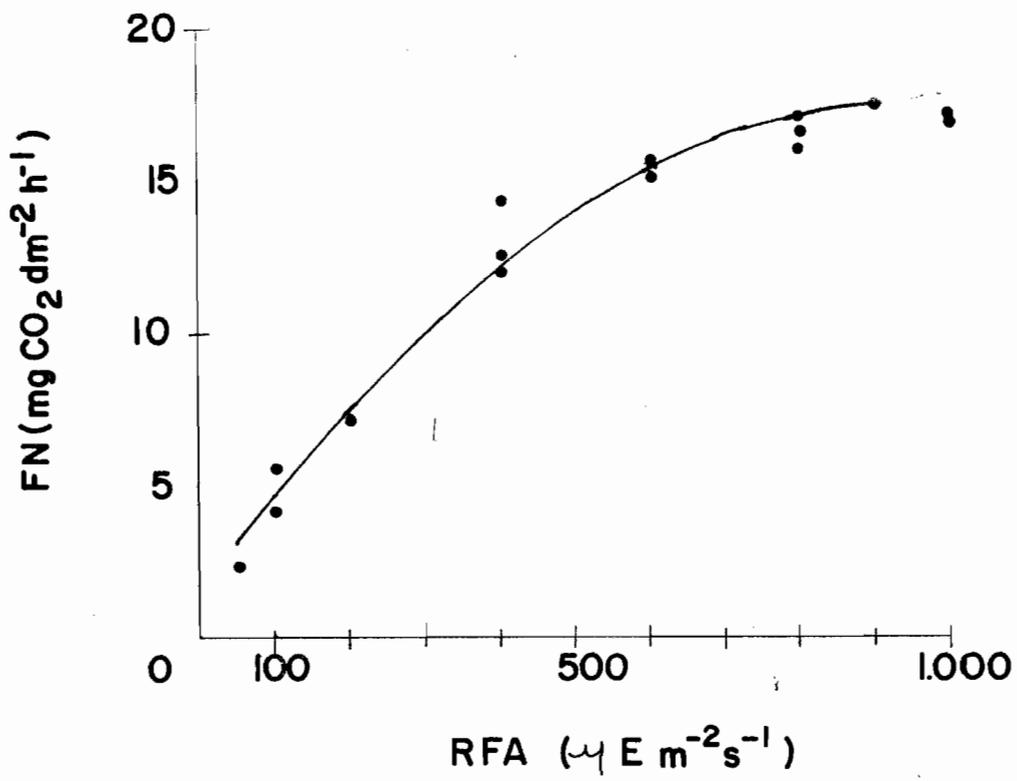


Figura 25. Respuesta de la fotosíntesis neta (FN) a cambios en la RFA, en *H. rufo* bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante: $t^{\circ}f = 30.5 \pm 0.6^{\circ}C$, $DPV = 1.9 \pm 0.1$ KPa. Ecuación en el texto.



quizás se deba a error en las mediciones, aunque fue consistente en los experimentos. A $1.000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de intensidad de luz, en *L. lanatum* se obtiene un FN de $16.47 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$, siendo esta la mínima FN de las tres especies y parecería encontrarse todavía por debajo de su punto de saturación comparados con las otras 2 especies. La ecuación que describe la relación entre FN vs RFA es la siguiente:

$$\text{FN} = 4.126 + 0.01885 \times \text{RFA} - 0.06589 \times 10^{-5} \times \text{RFA}^2 \quad (12)$$

$$r = 0.95$$

T. vestitus presenta un incremento pronunciado a bajas intensidades y hasta $\pm 700 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$, posteriormente sigue aumentando pero los cambios son más atenuados. A $50 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de intensidad luminosa se obtiene una FN de $2.11 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ y a $1000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ la FN es de $21.94 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$. La ecuación que relaciona la RFA con FN para *T. vestitus* es:

$$\text{FN} = -0.0529 + 0.0445 \times \text{RFA} - 2.248 \times 10^{-5} \times \text{RFA}^2 \quad (13)$$

$$r = 0.99$$

En *H. rufa* el incremento de FN con la intensidad luminosa no es tan pronunciado como en las otras dos especies. A partir de $800 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ los cambios son pequeños y parece encontrarse cercano a su nivel de saturación. A $900 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ llega a su máxima FN con un valor de $17.51 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ y a $50 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ es de $3.16 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$. La ecuación que describe la relación entre FN vs. RFA es:

$$\text{FN} = 1.508 + 0.034 \times \text{RFA} - 1.803 \times 10^{-5} \times \text{RFA}^2 \quad (14)$$

$$r = 0.98$$

Como puede observarse en las tres especies a $1.000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ tienden a la saturación, ilógico siendo especies C4. Pensamos que esto ocurre debido a la manipulación a que están sometidas estas plantas, presentando un comportamiento diferente a su hábitat natural.

En las Figuras 26, 27 y 28 se presentan los efectos de la Radiación fotosintéticamente activa (RFA) sobre la conductancia foliar (K_s) para las tres especies.

Figura 26. Respuesta de la conductancia foliar (ks) a cambios en la R.F.A. en *L. lanatum* bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante: $t^{\circ}f = 30 \pm 1.1^{\circ}C$, $DPV = 2.0 \pm 0.1$ KPa. Ecuación en el texto.

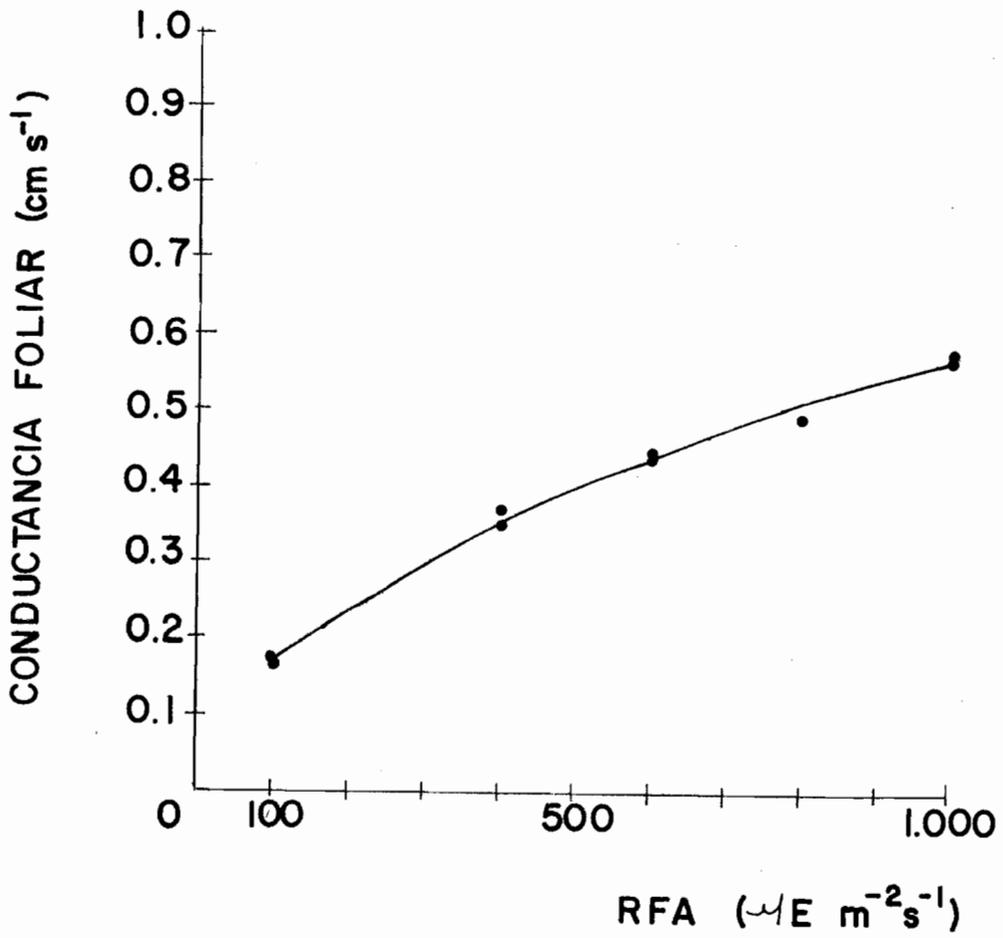


Figura 27. Respuesta de la conductancia foliar (k_s) a cambios en la RFA en *T. vestitus* bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante: $t^{\circ}f = 30 \pm 1.1^{\circ}C$, $DPV = 2.0 \pm 0.1$ KPa. Ecuación en el texto.

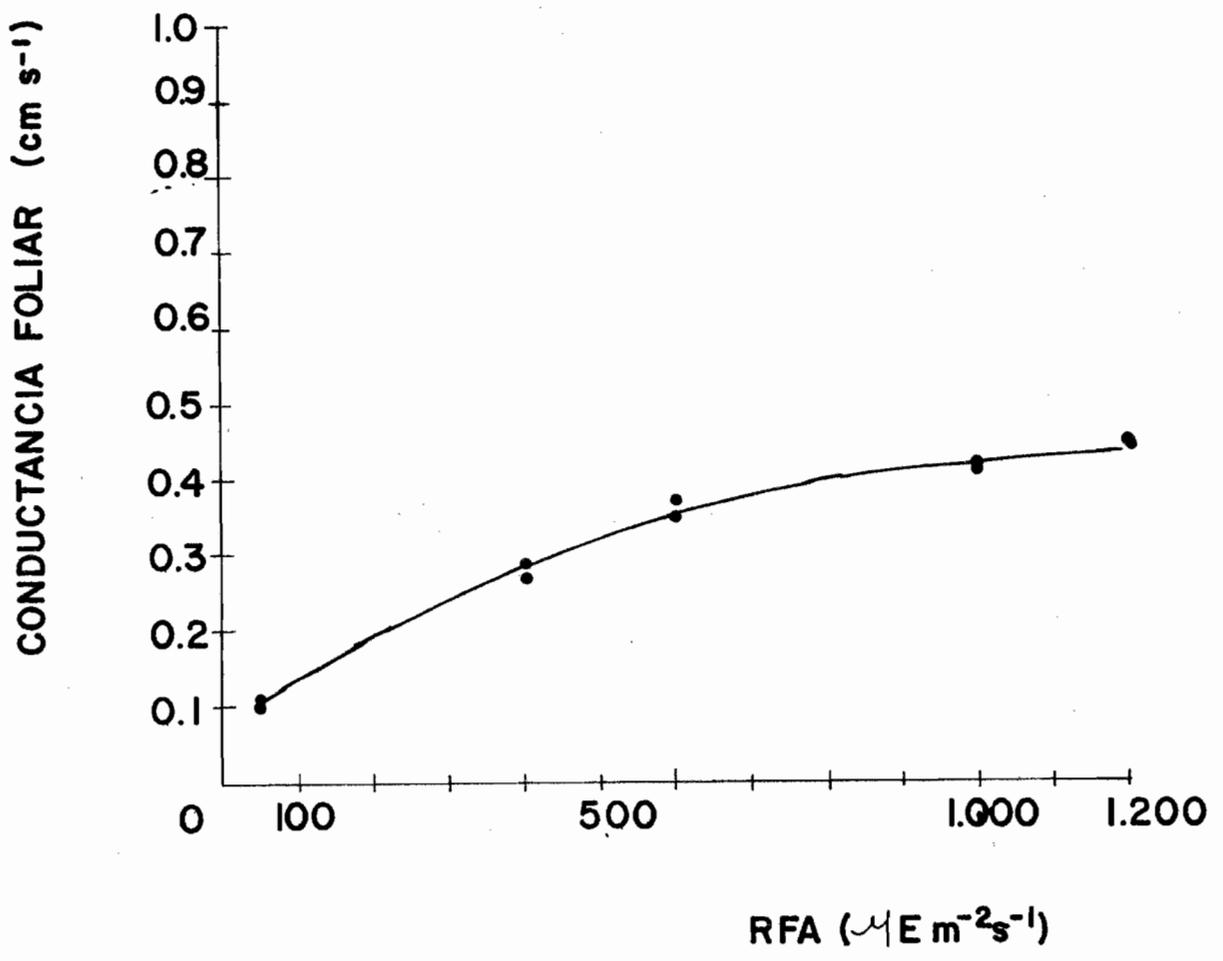
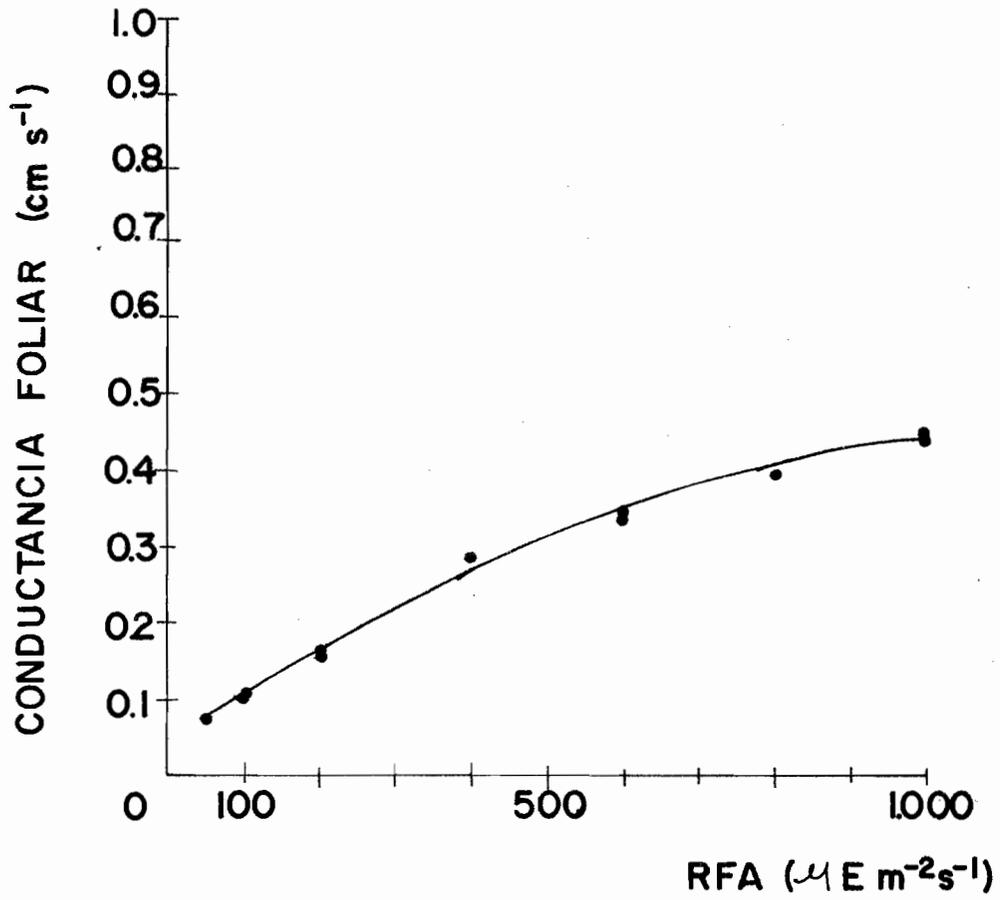


Figura 28. Respuesta de la conductancia foliar (K_s) a cambios en la RFA en *H. rufo* bajo condiciones controladas de laboratorio. Se mantuvo constante: $t^{\circ}f = 30.5 \pm 0.6^{\circ}C$, $DPV = 1.9 \pm 0.1$ KPa.



L. lanatum presenta el valor más alto de K_s a bajas RFA ($100 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y a medida que la luz aumenta, los cambios de K_s son significativos hasta llegar a su máximo de 0.569 cm. s^{-2} a $1.000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de luz, siendo este valor el más alto de las tres especies. La ecuación que describe la relación entre K_s vs. RFA es:

$$K_s = 0.1948 + 0.7196 \times 10^{-3} \times \text{RFA} - 2.5562 \times 10^{-7} \times \text{RFA}^2 \quad (15)$$

$$r = 0.99$$

L. lanatum abre sus estomas a bajas intensidades de luz y lo mantiene con el aumento de la radiación fotosintéticamente activa (RFA).

T. vestitus los cambios en K_s a medida que aumenta la RFA son mucho menores que en *L. lanatum* llegando a su máximo de $0.426 \text{ cm}^2\text{s}^{-1}$ con $1.000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de luz. Los estomas en esta especie se abren muy poco con aumento de la luz es decir, que son menos sensibles que en *L. lanatum*. La ecuación que describe la relación entre K_s vs. RFA es la siguiente:

$$K_s = 0.7537 + 6.2189 \times 10^{-4} \times \text{RFA} - 2.7055 \times 10^{-7} \times \text{RFA}^2 \quad (16)$$

$$r = 0.99$$

H. rufo es muy semejante a *T. vestitus* en el comportamiento estomático a cambios en la RFA. En *H. rufo* los cambios en K_s a bajas intensidades son mayores que en *T. vestitus* y llegan a su máximo valor de 0.44 cm. s^{-1} a $1.000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de luz. La ecuación describe la relación entre K_s vs. RFA en *H. rufo* es la siguiente:

$$K_s = 0.0468 + 0.6325 \times 10^{-4} \times \text{RFA} - 2.6540 \times 10^{-7} \times \text{RFA}^2 \quad (17)$$

$$r = 0.99$$

3. EFICIENCIA DE USO DEL AGUA

Con los datos obtenidos en el laboratorio se realizó el cálculo de la eficiencia en el uso de agua por las plantas; como la razón entre la cantidad de CO_2 fijada y la cantidad de agua perdida (por unidad de área foliar y unidad de tiempo); por lo tanto:

$$\text{EUA} = \text{FN/DFT} \quad (18)$$

Esta razón provee una información útil en la comparación de especies bajo condiciones ambientales similares y es dependiente en gran medida de la demanda evaporativa (). Osonubi y Davies, 1980).

Con el objetivo de comparar las especies en cuanto a su eficiencia en el uso de agua, con respecto a variaciones en el DPV se realizaron los cálculos que se encuentran registrados en la Tabla 7, Apéndice D. En la Figura 29 se encuentran representados estos resultados para las tres especies. En la misma puede observarse que al aumentar el DPV disminuyen en su eficiencia de uso de agua (UEA) de manera muy parecida, presentando sus máximos cuando el DPV es de 1.0 KPa. La máxima EUA se observa en *T. vestitus* (1.63×10^{-2} mg CO_2 /mg H_2O) y la mínima en *L. lanatum* (1.43×10^{-2} mg CO_2 /mg H_2O) siendo *H. rufa* intermedia.

Como un ejercicio de simulación, se calculó la EUA durante el curso diario en la estación seca (3-2-83 y 8-3-83). Para ello se utilizó la conductancia foliar (K_s) de los cursos diarios y con ellos se obtuvo la FN que correspondría a esa conductancia foliar mediante las ecuaciones 5, 6 y 7, y con la tasa de transpiración diaria correspondiente a las figuras antes mencionadas, se obtuvo la EUA (ecuación 18).

En las Figuras 30 y 31 se pueden observar que en las tres especies durante el día presentan comportamiento semejante en cuanto a la EUA. En las primeras horas de la mañana *L. lanatum* es la que presenta alto EUA. A las 8 de la mañana *H. rufa* es la que presenta menos EUA y se comporta muy parecido a *T. vestitus*. Al final de la tarde en las tres especies la EUA incrementó pero sin llegar a valores de la mañana, siendo *L. lanatum* la de más bajo EUA a esa hora. Recuérdese que esto es un ejercicio en especulación y no hechos comparados.

Figura 29. Variaciones en la eficiencia de uso de agua (UEA) a cambios en la demanda evaporativa del ambiente (DPV) en *L. lanatum* (●), *T. vestitus* (○) e *H. rufa* (▲). Curvas obtenidas mediante procedimientos explicados en el texto.

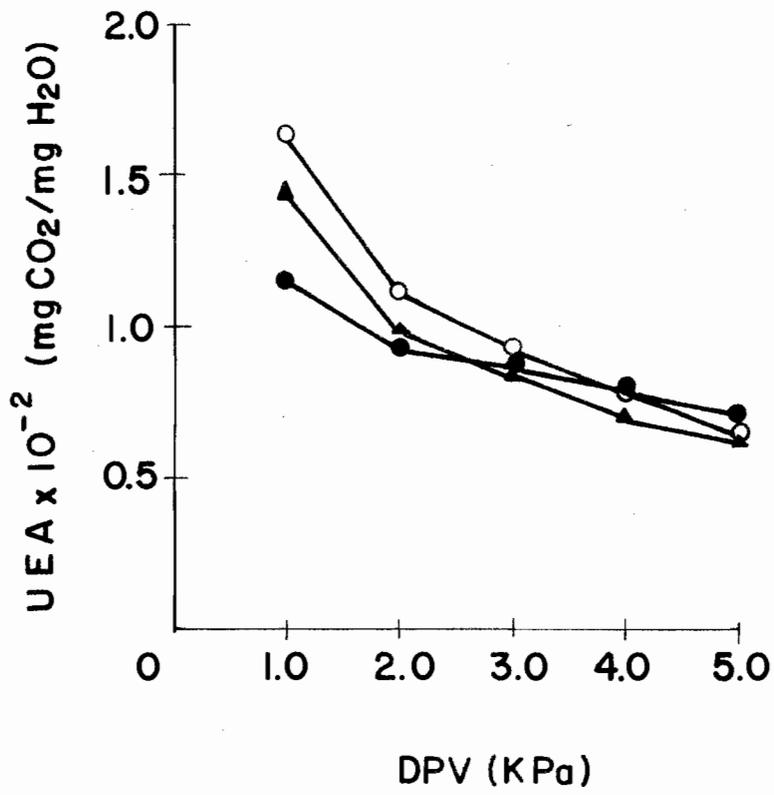


Figura 30. Curso diario de la eficiencia de uso de agua (UEA) para *L. lanatum* (●), *T. vestitus* (○) e *H. rufo* (▲), en la estación seca (8-3-83). Curvas obtenidas mediante procedimiento explicado en el texto.

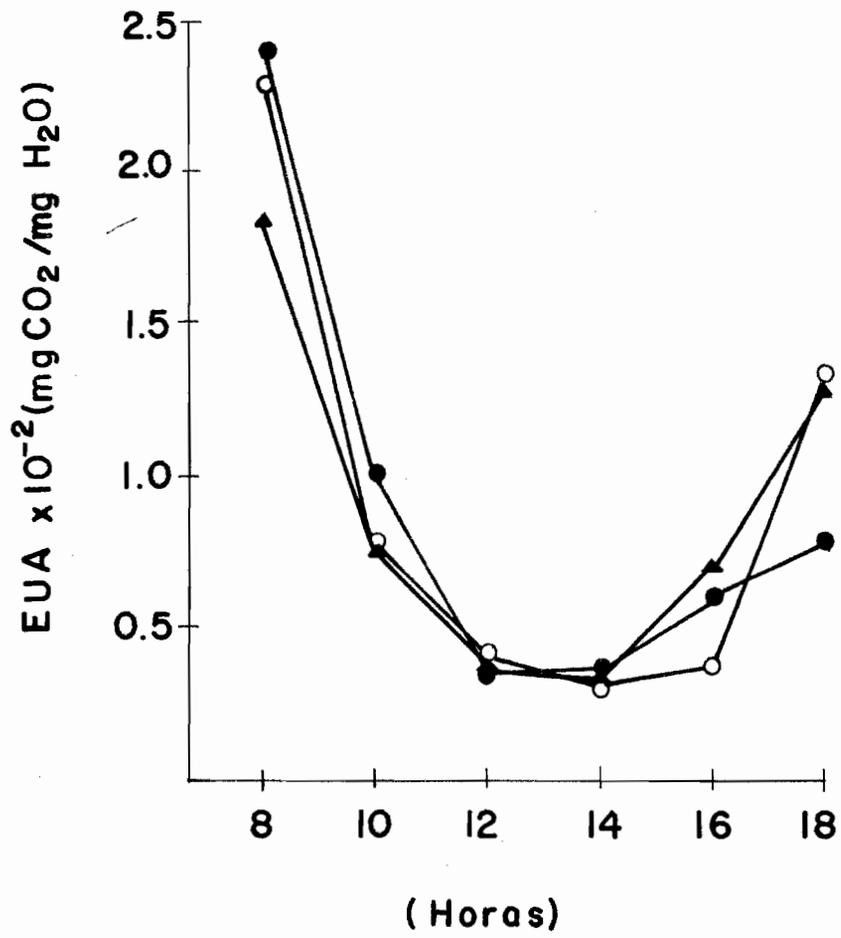
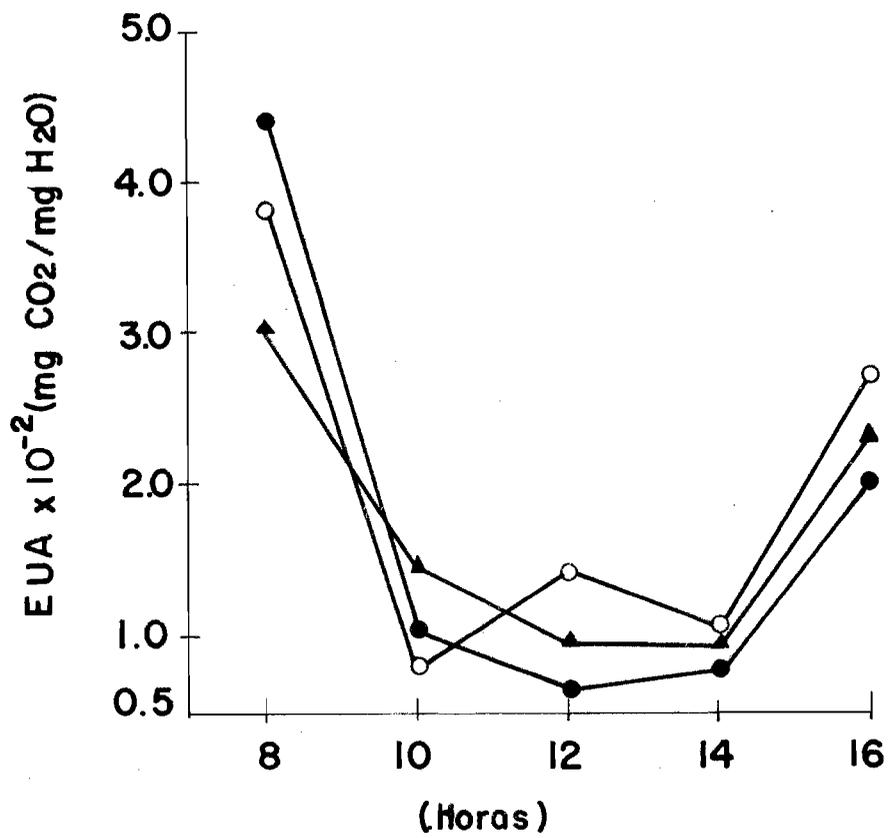


Figura 31. Curso diario de la eficiencia de uso de agua (UEA) para *L. lanatum* (●), *T. vestitus* (○), *H. rufa* (▲), en la estación seca (3-2-83). Curvas obtenidas mediante procedimiento explicado en el texto.



DISCUSION

A. RELACIONES HIDRICAS EN EL CAMPO

La sabana estacional donde se realizó este trabajo, presenta un régimen biestacional con una estación seca y otra húmeda de aproximadamente 6 a 7 meses, con una temperatura media de 26.5°C, una máxima media de 31.2°C y la mínima media de 22.3°C.

En la estación seca: 8-3-83, Figura 2, la demanda evaporativa es mayor que en la estación húmeda, y los picos máximos son alcanzados después del medio día. *T. vestitus* es la especie que alcanza los ψ_f más negativos (-2.52 MPa) al igual que en la estación húmeda, un poco después del medio día, cuando la demanda evaporativa es máxima. Las hojas jóvenes de gramíneas C4 pueden alcanzar hasta -100 bars (-10 MPa) y recuperarse sin ser afectada cuando el déficit hídrico desaparece, lo que les proveería a las gramíneas C4 una ventaja ecológica (Ludlow, 1976).

Al final de la tarde la K_s decrece al disminuir el DPV (y R_s) y el ψ_f se recupera. Un comportamiento semejante ocurre en *H. rufa*, pero esta especie no alcanza valores de ψ_f tan negativos cuando la demanda evaporativa y R_s es máxima. Por otro lado, *L. lanatum* es la especie que presenta la menor apertura estomática cuando el DPV y R_s es máxima; y su ψ_f no exhibe valores tan negativos. En la estación seca, el potencial hídrico foliar del amanecer, se hace más negativo en las tres especies y presenta pequeñas diferencias entre las especies, por lo tanto el potencial hídrico del suelo en la zona de raíces en *L. lanatum* y *T. vestitus* están alrededor de -0.25 MPa, mientras que en *H. rufa* esta alrededor de -0.38 MPa.

En la estación seca, cuando el déficit hídrico alcanza el máximo en la sabana estacional es *L. lanatum* la especie que presenta mayor sensibilidad a la humedad externa que las otras dos especies. Sus estomas están parcialmente cerrados para prevenir pérdidas de agua por transpiración y evitar la caída de su ψ_f cuando la demanda evaporativa es máxima. *T. vestitus* e *H. rufa* abren más sus estomas y exhiben una caída más pronunciada de sus ψ_f cuando el DPV alcanza su pico.

Ludlow (1980) define "ajuste estomático" al déficit hídrico como el proceso mediante el cual, la respuesta estomática es modificada acomodándose a la nueva situación de disponibilidad hídrica. De acuerdo a esta definición y al comparar los resultados de ambas estaciones, vemos que en la Estación seca cuando el déficit hídrico es más severo (mayor DPV y R_s , menor disponibilidad de agua en el suelo, etc.), las tres especies presentan ajuste estomático, siendo más pronunciado en *L. lanatum* que en *T. vestitus* e *H. rufa*. En este estudio el ajuste estomático ha sido considerado como la magnitud de la K_s foliar en el pico máximo de las estaciones húmeda y seca.

En estas gramíneas C4, la conductancia foliar máxima en la estación seca es mucho menor (ver Tabla 4, apéndice) que en la húmeda. Esta diferencia no es tan notable en la gráfica del día 8-3-84, debido posiblemente a una lluvia de mediana intensidad caída semanas antes. Mediante el ajuste estomático que presentan éstas gramíneas, las pérdidas de agua por transpiración es reducida cuando el déficit hídrico es severo, por parcial cierre de los estomas, pero no llegan a prevenir completamente las pérdidas de agua.

Este cierre parcial de los estomas podría deberse a que también opera simultáneamente un ajuste osmótico, por lo tanto las pérdidas de agua continúan en forma restringida haciéndose los ψ_f más negativos. Ludlow (1980) sugiere que el ajuste osmótico foliar y particularmente de las células oclusivas y subsidiarias de plantas que padecen déficit hídrico, ayuda al mantenimiento del turgor por compensación en la declinación del ψ_f , permitiendo parcial apertura estomática. Esta explicación asume que la relación entre K_s y ψ_p no es afectada por el déficit hídrico.

De acuerdo a la explicación anterior, las plantas que presentan ajuste estomático deberían tener una moderada o alta tolerancia a la sequía como ocurre con las gramíneas estudiadas, pues para las mismas sobrevivir al déficit hídrico durante la estación seca, sería más importante que producir y el ajuste osmótico le resultaría beneficioso.

La apertura parcial de los estomas en las gramíneas les permite fijar CO₂, especialmente durante la mañana temprano y en la tarde cuando el DPV es bajo y la eficiencia del uso de agua es alta (Figura 36 y 37). *L. lanatum* la que presenta un mayor ajuste estomático, es la que tiene un EUA mayor en las horas de la mañana.

Ahora bien, el ajuste estomático les conferiría ventajas adaptativas a estas gramíneas C₄, ya que la fijación adicional de CO₂, como consecuencia de un mantenimiento de apertura estomática parcial, podría ser usada para producir raíces que exploten nuevos volúmenes de suelo para extraer más agua; acumular sustancias de reservas en órganos perennes, y el ajuste osmótico adicional de los tejidos foliares, les permite mantener turgor a ψ_f más bajos, lo que permitiría a estas gramíneas continuar con la asimilación de CO₂ y crecimiento.

La capacidad de ajuste estomático está más asociado con el ambiente al que las plantas están adaptadas que con la taxonomía, morfología o cualquier otro agrupamiento (Ludlow 1980). En estas gramíneas parece ser que la demanda evaporativa es el factor que incide de manera preponderante. El potencial hídrico no parece tener importancia relevante, porque generalmente existe un rango de ψ_f donde los movimientos de apertura estomática no son afectados por el déficit hídrico de la hoja, para luego declinar de una manera lineal o curvilínea cuando el ψ_f se hace muy negativo (umbral) (M. M. Ludlow, 1980). Posiblemente en estas gramíneas, el ψ_f no haya alcanzado ese umbral en el campo como para producir cierre estomático y prevenir pérdidas de agua por transpiración.

El desarrollo del déficit hídrico en estas gramíneas C₄ de la sabana estacional, depende de la interacción de factores que influyen el suministro de agua y las pérdidas desde las plantas. En la sabana estacional cuando el déficit hídrico es más severo (estación seca), el potencial hídrico del suelo y la resistencia al transporte de agua desde la raíz a la hoja podría limitar el suministro de agua. En la estación seca, *L. lanatum* muestra un progresivo decrecimiento en el ψ_f , cuando la transpiración

incrementa (Tabla 6) lo que indica una sustancial resistencia al flujo de agua; mientras que *T. vestitus*, *H. rufo* tienen una menor resistencia puesto que los ψ_f disminuyen menos con el incremento de tasas de transpiración. Camacho-B y Kaufmann (1974) tomando en cuenta las características de eficiencia en el transporte de agua y mecanismo de regulación de las pérdidas de agua (ajuste estomático) les asignan a las especies diferentes capacidades para responder al ambiente. Las respuestas son ubicadas en tres categorías: a) Las especies que combinan gran regulación de pérdidas de agua por los estomas con baja eficiencia en su transporte de agua y los cuales son incapaces de prevenir depresiones en su ψ_f cuando la transpiración incrementa. Dentro de esta categoría podría estar incluida *L. lanatum* que presenta las características descritas, b) especies de gran regulación de las pérdidas de agua por los estomas y tienen un más eficiente transporte de agua que el caso previo, c) especies con poca regulación estomática de transpiración y una alta eficiencia en el sistema de transporte. Dentro de esta categoría se podrían ubicar a *T. vestitus* e *H. rufo*, por lo tanto, las tres especies estudiadas presentan ventajas adaptativas para desarrollarse en la sabana estacional donde la demanda evaporativa y el suministro hídrico es limitado en la estación seca.

Cuando la demanda evaporativa es máxima, *L. lanatum* regula las pérdidas de agua por medio de los estomas, mientras que *T. vestitus* e *H. rufo* mediante un eficiente sistema de transporte de agua pueden minimizar el déficit hídrico (cuando el DFT aumenta).

En los cursos diarios de ψ_f , ψ_{π} y ψ_p , para dos días de la estación seca: 3-2-83 y 8-3-83, representados en las Figuras 6 y (1 Apéndice A), se observa que *L. lanatum* es la especie que pierde turgor ($\psi_p = 0$) durante un intervalo de tiempo mucho menor, cuando el DPV es máximo y son alcanzados los ψ_f más negativos. Algo semejante ocurre con *H. rufo* que pierde por más tiempo, mientras que en *T. vestitus* vemos que durante una mayor cantidad de tiempo, alrededor del medio día, se observa turgor "negativo". Durante las horas de la tarde el ψ_p se recupera cuando el DPV disminuye, pero sin llegar a alcanzar los valores de la mañana. En la estación húmeda en las tres

especies durante todo el día el ψ_p se encuentra por encima de cero, y los valores máximos son menores que en la estación seca. (Figura 6 a, b y c). Posiblemente *L. lanatum* pierde muy poco turgor, debido a su ajuste estomático, pero este no le es suficiente para evitar completamente las pérdidas de agua. En las otras dos especies tampoco es suficiente un buen sistema de transporte de agua, ya que ambas especies llegan a tener turgor "negativo" durante un intervalo de tiempo mayor. Estas caídas en el ψ_p , durante algunas horas de el medio día, no afecta para nada a la planta y su recuperación posterior (ψ_p y ψ_f) es casi igual a los de la mañana.

También debe destacarse el incremento del ψ_p en las horas de la mañana en la estación seca, en las tres especies.

B. CURVAS DE PRESION-VOLUMEN Y MECANISMOS DE RESISTENCIA A LA SEQUIA

Mediante los parámetros obtenidos con la técnica de curvas de Presión-Volumen se analizaron algunas posibles adaptaciones fisiológicas de estas gramíneas C4, en la época de menor disponibilidad de agua en el suelo y alta demanda evaporativa de la atmósfera.

AJUSTE OSMOTICO

Durante los últimos años, el ajuste osmótico ha recibido una considerable importancia como una respuesta adaptativa al stress hídrico en plantas superiores. Un incremento activo en la concentración de solutos de la célula permite mantener un potencial de turgor positivo a bajos valores de potencial hídrico, cuando el tejido foliar va perdiendo agua.

En las tres especies estudiadas el ψ_{π}^{100} (potencial osmótico de saturación) disminuye en la estación seca (Tabla 5), lo cual indicaría mecanismo de adaptación de las especies al período de stress hídrico a que son sometidas en esta estación lo cual les conferiría ventajas durante la misma ya que la disminución del ψ_{π}^{100} en la estación seca, para mantener un ψ_p (potencial de turgor) positivo sería una clara respuesta de que estas gramíneas evidencian

ajuste osmótico activo, en respuesta a la menor disponibilidad de agua en el suelo. De esta manera, las gramíneas C4 estudiadas, pueden continuar con sus procesos metabólicos, a pesar de que el potencial hídrico disminuye, gracias a la disminución del potencial osmótico. Acevedo y col.(1979) determinaron ajuste osmótico diurno en sorgo y maíz bajo moderado stress hídrico en el campo, lo que les permite mantener turgor, parámetro crítico en la expansión celular.

En la Tabla 5, puede observarse que *Hyparrhenia rufa* es la especie que presenta un incremento en el Ns/Kg. de peso seco, mientras que en las otras dos especies disminuye levemente. Posiblemente *Trachypogon Vestitus* y en menor grado en *Leptocoryphium lanatum* los cambios en la distribución del agua entre el simplasma y el apoplasma lleve a disminuir ψ_{π}^{100} , lo que puede representar ajuste para mantener el turgor cuando el peso del agua simplásmica disminuye. Generalmente, cuando se encuentran cambios estacionales en potencial osmótico en varias semanas o meses, es difícil conocer si se deben al aumento de Ns o cambios en la distribución del agua entre el simplasma y el apoplasma (Tyree y Jarvis 1983). Cheung y col., (1975) sugieren que los cambios del ψ_{π}^{100} indican directamente la cantidad de solutos osmóticos contenidos en la hoja por unidad de volumen de agua simplásmica y también determina la tasa de cambio de ψ_p por cantidad de agua perdida.

Además, en la Tabla 5, se encuentran otros parámetros obtenidos con la curva de P-V importantes en el estudio de adaptaciones al stress hídrico, como son $\Delta\psi_{\pi}$ y CRH°. El primero refleja la habilidad de una especie a continuar extrayendo agua desde el suelo (seco) durante el déficit, para el mantenimiento del ψ_p . El CRH° es una medida de la habilidad de las especies a mantener su turgor en presencia de un incremento del déficit hídrico foliar. *T. vestitus* y *H. rufa* presentan un mayor ajuste osmótico pasivo ($\Delta\psi_{\pi}$) que *L. lanatum* comparando las dos estaciones.

Conclusiones interesantes sobre estrategias de resistencia a la sequía (evasión y tolerancia) se obtienen con los valores medidos de módulo de elasticidad del tejido (E). El módulo de elasticidad depende grandemente del potencial de turgor y volumen celular de la hoja; es decir, la elasticidad que presenta la pared celular determina la tasa de cambio del potencial de turgor cuando el tejido experimenta cambios en su contenido de agua. Una planta con células de paredes elásticas (menor valor de E) puede mantener un mayor ψ_f (potencial hídrico foliar) y ψ_p , a un cierto contenido relativo de humedad, que una planta de paredes rígidas las cuales pierden turgor rápidamente cuando el agua es eliminada de los tejidos foliares y por lo tanto experimentan pérdidas de turgor a un valor de retención de humedad V_p/V_o más alto. (Parker, 1980). Los dos tipos de elasticidad (células elásticas y rígidas) pueden jugar papeles diferentes en las respuestas a déficit hídrico. Las hojas con células de paredes elásticas, la tasa de pérdida de turgor pueden evitar potenciales hídricos foliares muy negativos, ya que los cambios en ψ_f están mayormente controlados por cambios en el ψ_p . Las hojas con paredes rígidas experimentan una rápida disminución en el ψ_p y ψ_f con cambios en el contenido relativo de humedad de los tejidos foliares; generando un mayor gradiente de potencial hídrico entre el suelo y la planta, que puede ser mantenida a un alto contenido relativo de agua, resultando en potencialmente una mayor capacidad de absorción de agua de suelos que las especies de paredes celulares elásticas. Alta elasticidad de tejidos foliares es una característica de plantas "evasoras" a la sequía, opuesto a "tolerantes" a la sequía las cuales tienen paredes rígidas. (Parker, 1980).

En este estudio, *T. vestitus* e *H. rufa* son las especies que presentan mayores valores de E, mientras que *L. lanatum* experimenta el menor valor en la estación seca. Las especies con más alto módulo de elasticidad, paredes rígidas, deberían tener más bajos ψ_{π}^0 , y en este caso es *T. vestitus* la que cumple con estas dos condiciones, no así *H. rufa* que posee el más alto E y el ψ_{π}^0 menos bajo (ver tabla 5). Además, *T. vestitus* e *H. rufa*, en la estación seca disminuyen rápidamente su ψ_f creando un mayor gradiente

te de potencial hídrico entre el suelo y la planta facilitando el flujo de agua en fase líquida, por lo tanto presentan tasas de transpiración más altas durante el ciclo diario en el campo. No ocurre lo mismo con *L. lanatum* que presentan paredes más elásticas y menores tasas de transpiración en los ciclos diarios. Las células con paredes elásticas retardan la tasa de pérdida de turgor, evaden, bajos potenciales hídricos y el ψ_p se mantiene de tal manera que el crecimiento de la célula puede continuar operando a un menor contenido relativo de humedad, que especies de paredes rígidas (Parker, 1980).

Además, las especies tolerantes a la sequía deberían tener menores ψ_{π}^{100} y ψ_{π}^0 , un menor ψ_f a un determinado contenido relativo de humedad y experimentar pérdidas de turgor a altos valores de retención de humedad (V_p/V_0). *H. rufo* es la especie que presenta el más alto valor de retención de humedad y mayor valor de E.

Por lo tanto, parece ser que *H. rufo* y *T. vestitus* son especies más tolerantes (resistente) al período de déficit hídrico que *L. lanatum* (menos tolerante o más evasora).

Parece ser que la disminución del ψ_{π}^{100} (potencial osmótico de saturación como consecuencia del ajuste osmótico en la estación seca, produce un aumento de ψ_p a altos valores de CRH, y eso induce el incremento del módulo de elasticidad como se observa en este estudio sobre todo en *T. vestitus* e *H. rufo* y en menor grado en *L. lanatum*. El ajuste osmótico y el incremento en el módulo de elasticidad que ocurre en estas especies contribuyen a los cambios en la relación entre el ψ_f y CRH. Además, la habilidad de las especies a cambiar esa relación en respuesta a déficit hídrico, puede presentar diferencias en la capacidad de las especies a ajustar osmóticamente o a cambiar su ϵ . (Jones y Turner, 1978).

Las conclusiones obtenidas anteriormente con el módulo de elasticidad, se corresponden muy bien con los obtenidos al calcular la resistencia hidráulica de ciclos diarios en la estación seca (Tabla 6 y Figura 4). Entonces, las especies que tienen paredes celulares más rígidas (mayores gradientes de potenciales hídricos entre el suelo y la planta, tienen por lo tanto un mayor flujo de agua) son los que presentan menores valores de resisten-

cia al flujo de agua en fase líquida. *T. vestitus* e *H. rufa*, presentan los menores valores de resistencia hidráulica, no así *L. lanatum* que aumentó con respecto a la estación húmeda. Por ende, *T. vestitus* e *H. rufa* pueden tener una tasa de transpiración diaria mayor (mayor apertura estomática) y cumplir mejor con sus actividades metabólicas durante la estación seca, que *L. lanatum*. Esto sugiere que las especies pueden diferir en la capacidad de tolerar déficit hídrico, y que el mecanismo de regulación del flujo de agua a través de la planta por los estomas, xilema y resistencia de la raíz puede variar entre especies que crecen en un mismo lugar, como ocurre entre estas gramíneas estudiadas.

Comparativamente, y con los datos de curvas de P-V de la estación húmeda y seca se realizaron regresiones lineales entre ψ_f vs. CRH%, para determinar de esta manera la resistencia a la sequía, como lo sugieren J.O. Maxwell y R.E. Redmann (1978), los cuales, para sus determinaciones utilizaron el método psicrométrico para la determinación del ψ_f , y en nuestro trabajo las determinaciones se realizaron con la bomba de Sholander; sin embargo, el tipo de análisis es igualmente aplicable.

La cantidad de agua que una hoja pierde en relación a la correspondiente reducción en ψ_f es generalmente considerado como un índice de resistencia a la sequía. Las Plantas más resistentes (tolerantes) a la sequía muestran pequeños cambios en su contenido de agua para una reducción dada en ψ_f que las plantas menos resistentes (Jarvis y Jarvis 1963, citado de Maxwell y Redmann 1978) y esto se visualizaría en un gráfico de ψ_f vs CRH% como una disminución de la pendiente. *T. vestitus* y *H. rufa* son las especies que presentan mayores cambios en la pendiente relacionando ψ_f Vs CRH%, (Figura 33). Por lo tanto, podríamos considerarlo como más tolerantes a la sequía, de acuerdo a lo sugerido por Maxwell y Redmann (1978); mientras que *L. lanatum* se ubicaría entre las menos tolerantes, lo cual se corresponde con las conclusiones obtenidas al analizar los parámetros de curvas de P-V.

Cheung y col., 1975 estiman que cerca del 80% de los cambios en ψ_f que ocurren entre completa saturación y plasmólisis incipientes se deben a cambios en el ψ_p ; y que la habilidad de las especies para mantener un alto contenido de agua a bajos ψ_f es de valor adaptativo en especies que padecen déficit hídrico. Además la habilidad para desarrollar turgor negativo podría acrecentar su mecanismo de tolerancia a la sequía. En la figura 34 se observa que *T. vestitus* y *H. rufa*, son las especies que varían comparando estación húmeda y seca, mientras que en *L. lanatum* permanece con muy pocas variaciones. Esta relación entre ψ_p Vs CRH% es influida por la elasticidad de la pared celular. Una vez más, nuestros resultados concuerdan en que *T. Vestitus* y *H. rufa* son las especies que aumentan la rigidez de la pared celular en la estación seca y de esta manera se hacen más tolerantes a la sequía que *L. lanatum* cuya variación le confiere poca tolerancia, (o mayor evasión).

C. IMPLICACIONES ECOLOGICAS

Las gramíneas C4 de las sabanas estacionales están indudablemente sometidas a condiciones ecológicas contrastantes durante su ciclo de vida. La época seca es particularmente limitante debido a que no sólo disminuye el potencial hídrico de los horizontes superficiales del suelo, sino que también aumenta la demanda evaporativa de la atmósfera. Estas gramíneas presentan actividades fisiológicas y crecimiento, que aunque disminuido es significatiivo particularmente en el caso de gramíneas que comienzan a producir nueva biomasa y se reproducen antes del comienzo de la estación húmeda. El objetivo de este trabajo fue precisamente el de documentar y evaluar los mecanismos de regulación del balance hídrico y del intercambio de gases (vapor de agua y dióxido de carbono) que le permiten a estas especies no sólo sobrevivir la época desfavorable de crecimiento sino también la de realizar actividades de crecimiento y de reproducción bajo condiciones desfavorables. No intentamos analizar el problema del síndrome metabólico en general, ya que es sabido que las especies C4 están adaptadas a ambientes con desigual distribución de la precipitación, altas temperaturas foliares y alta intensidad de regresión solar (Ludlow, 1976). El problema planteado es de tratar de encontrar las diferencias que permitan explicar el hecho que especies

de gramíneas C4 que coexisten en el mismo hábitat muestren actividades fisiológicas y reproductivas desacopladas en el tiempo.

L. lanatum es una especie temprana según el criterio de clasificación de Sarmiento, 1978. Es la primera en mostrar una actividad significativa durante las últimas semanas de la época seca y principio de la húmeda. Efectivamente la floración, reproducción y parte del crecimiento vegetativo se realiza durante los meses de marzo-abril a junio, luego de los incendios que ocurren con gran regularidad durante los meses de enero y febrero en la estación seca en la cual las condiciones para la ignición de una gran cantidad de combustible vegetal son apropiadas. Recuérdese que las sabanas estacionales dominadas por gramíneas C4 han evolucionado bajo la acción del fuego, a un antes de la llegada del hombre (Sarmiento, 1978). Por lo tanto *L. lanatum* comienza a crecer, al igual que las otras especies de gramíneas tempranas bajo condiciones de alto flujo de radiación solar, disponibilidad de agua en el suelo relativamente baja y debido a la falta de protección e intercepción de la radiación solar, altas demandas evaporativas. Nuestros resultados muestran que *L. lanatum* es la especie que presenta mayor ajuste estomático durante la estación seca, definido en este trabajo como la capacidad para controlar las pérdidas de agua por transpiraciones produciéndose cierre estomático parcial durante el período de mayor déficit hídrico.

Los valores de conductancia foliar y transpiración son más bajos que el de las otras dos especies estudiadas. El potencial hídrico no alcanza valores tan negativos. Debido a esta capacidad de regular los déficit hídricos y a las propiedades de su tejido foliar particularmente la flexibilidad de las paredes celulares (bajo módulo de elasticidad, ver tabla 5) esta especie relativamente evasora de déficit hídricos, puede mantener el turgor en sus tejidos foliares aún bajo condiciones severas de déficit hídrico. En los estudios de campo se observó que esta especie sólo pierde turgor (pot. de turgor = 0) sólo durante un intervalo de tiempo muy corto (Figuras 6 y 7). Es importante señalar que aunque las características de esta especie es la de evadir condiciones de sequía, la resistencia hidráulica al flujo de agua en fase líquida es relativamente alta. Esta característica del sistema de conducción es indudablemente poco deseable en una especie evasora que tiende a evitar potenciales hídricos muy negativos. *L. lanatum* es la especie que presenta el menor ajuste osmótico (de 0.25 Mpa) estacional, sin producirse un incremento en el Ns/Kg de peso seco.

Es probable que el ajuste osmótico se deba a cambios en la distribución del agua entre el simplasma y apoplasta o a propiedades de la pared celular de los tejidos foliares. Sin duda, este ajuste osmótico ayudaría a esta especie a mantener turgor cuando el déficit hídrico se intensifica. Bajo condiciones controladas se determinó de que la capacidad fotosintética de *L. lanatum* es relativamente baja, sin embargo no presenta saturación ni a variación en la conductancia estomática ni a la radiación fotosintéticamente activa (Figs. 13 y 23) (logradas en el laboratorio). Esto último indudablemente le permite alcanzar valores de fotosíntesis altas durante la época de activo crecimiento cuando las otras especies no han alcanzado un tamaño suficientemente grande como para reducir la radiación efectiva que llega a sus hojas. *L. lanatum* es la especie con estomas más sensibles a cambios en el DPV, disminuyendo la conductancia rápidamente a medida que aumenta la demanda evaporativa. (Fig. 10). Esto permitiría explicar las bajas tasas de transpiración observadas tanto en el campo como en el laboratorio (Fig. 19), a pesar de que los estomas están en ambas superficies de la hoja. Finalmente no se observaron diferencias significativas en la eficiencia de uso de agua entre las especies investigadas (Figs. 30 y 31) pero aunque los resultados no son concluyentes parecería ser que *L. lanatum* tiene una eficiencia de uso de agua mayor que las otras dos especies, particularmente en las horas de la mañana y a altos DPV. Esta alta deficiencia de uso de agua la alta sensibilidad estomática al DPV, y la capacidad de mantener potenciales de turgor positivos durante gran parte del día explicarían parcialmente la habilidad que tiene esta especie para desarrollarse y reproducirse al fin de la época seca y a principios de la húmeda. Otras características como la presencia de órganos subterráneos de reserva, altas eficiencias en la tasa de asimilación neta y la forma de crecimiento estarían también involucradas en estas características de especie temprana (Gallardo, 1983).

Las otras dos especies estudiadas en esta tesis, son consideradas tardías, pero *T. vestitus* (podría ser considerada intermedia entre las tres especies), ya que su floración, reproducción y producción de biomasa verde es durante la estación húmeda (julio-agosto-septiembre). *H. rufo* es considerada más tardía todavía, ya que la producción de su biomasa reproductiva

se realiza al final de la estación húmeda, a principios de la estación seca, mediados de octubre y noviembre. En las dos especies la producción de biomasa verde es durante la estación húmeda, llegando hasta la estación seca en *H. rufa*. En líneas generales estas dos gramíneas presentan un comportamiento semejante en condiciones naturales es decir producen la mayor cantidad de biomasa verde durante la estación húmeda y recién hacia el final de la misma hacen el gasto reproductivo. En los estudios de campo se observa que ambas especies, presentan muy poco ajuste estomático, es decir mantienen más abierto sus estomas que *L. lanatum* aún cuando el déficit hídrico se hace más severo. (Fig. 3). Esto explicaría la mayor conductancia foliar y transpiración que exhiben en el campo e incluso en condiciones controladas (Fig. 19). Presentan un mayor ajuste osmótico que *L. lanatum* (lo que les permite soportar potenciales hídricos muy negativos), pared celular rígida en los tejidos foliares y menor resistencia al flujo de agua en la estación seca (Tabla 4). Todo esto les conferiría a estas dos especies características de plantas tolerantes a déficit hídrico, lo que les permitiría continuar con sus actividades metabólicas (aunque restringidas) durante la estación seca, cuando la disponibilidad de agua en el suelo es mínima. En el campo estas especies pierden turgor durante una mayor cantidad de horas que *L. lanatum* cuando el déficit hídrico transitorio es muy severo (al medio día), pero luego se recuperan sin que las plantas sufran daño.

En condiciones controladas, estas especies presentan una capacidad fotosintética mayor que *L. lanatum*, y tienden a saturarse a valores relativamente altos de conductancia estomática y de radiación fotosintética activa (Figs. 24 y 5). A conductancias menores de 0.8 cm^{-1} , los cambios en la FN, son mayores, cuando la conductancia disminuye (Fig. 14 y 15). En general estos valores de K_s son los obtenidos en el campo (en ambas estaciones). Posiblemente esto les permite a estas especies obtener altos valores de FN durante la estación húmeda y en la estación seca ayudado por su tolerancia a déficit hídricos severos pueden continuar con sus actividades hasta completar su ciclo de vida. Además, *T. vestitus*, es la sp. que presenta mayor tasa de fotosíntesis o cambios en la R.F.A., incluso los cambios a bajas intensidades.

APENDICE A
RELACIONES HIDRICAS DE LAS ESPECIES
EN EL CAMPO

Tabla 1. Curso diario en *L. lanatum* de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (Ks), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) 16 septiembre de 1982.

Hora	$t^{\circ}f$ ($^{\circ}C$)	Ks ($cm.s^{-1}$)	($\mu g\ cm^{-2}\ s^{-1}$)	ψ_f (-MPa)	DPV (KPa)
7,00	-	-	-	0.11 ± 0.007	-
8,00	26.6	0.411 ± 0.038	2.928	0.38 ± 0.014	0.986
10,00	29.6	1.1059 ± 0.030	11.505	0.92 ± 0.029	1.440
12,00	30.5	1.2100	14.213	1.40 ± 0.0041	1.641
14,00	32.4	1.1194 ± 0.0101	15.929	1.41 ± 0.049	2.001
16,00	32.0	0.8178 ± 0.089	10.705	1.47 ± 0.026	1.843
18,00	22.8	0.8178 ± 0.899	0.275	0.55 ± 0.035	0.413
19,00	-	-	-	0.23 ± 0.019	-

Tabla 2. Curso diario en *Trachypogon vestitus* de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (Ks), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψf) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) 16 de septiembre de 1982.

Hora	$t^{\circ}f$ ($^{\circ}C$)	Ks ($cm \cdot s^{-1}$)	DFT ($\mu g cm^{-2} s^{-1}$)	ψf (-MPa)	DPV (KPa)
7,00	-	-	-	0.15 ± 0.005	-
8,00	27.0	0.7080 ± 0.302	5.437	0.63 ± 0.020	1.069
10,00	29.7	1.1217	11.786	1.63 ± 0.033	1.464
12,00	31.6	1.0594 ± 0.101	14.468	1.87 ± 0.055	1.924
14,00	32.0	0.9669 ± 0.444	13.053	1.67 ± 0.037	1.892
16,00	29.0	0.7121 ± 0.125	5.725	1.80 ± 0.073	1.093
18,00	22.5	0.1811	0.493	1.56 ± 0.028	0.363
19,00	-	-	-	0.18 ± 0.029	-

Tabla 3. Curso diario en *Hypparrhenia rufa* de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) 16 de septiembre de 1982

Hora	$t^{\circ}f$ ($^{\circ}C$)	K_s ($cm \cdot s^{-1}$)	DFT ($\mu g \cdot cm^{-2} \cdot s^{-1}$)	ψ_f (-MPa)	DPV (KPa)
7,00	-	-	-	0.10 ± 0.0	-
8,00	27.4	0.8669 ± 0.100	7.152	0.79 ± 0.046	1.153
10,00	29.9	0.9535	10.334	1.20 ± 0.024	1.512
12,00	31.7	1.0962 ± 0.216	15.168	1.28 ± 0.036	1.950
14,00	30.9	0.7895	9.127	1.34 ± 0.019	1.604
16,00	28.2	0.5311 ± 0.096	3.612	1.37 ± 0.018	0.912
-18,00	22.3	0.1275	0.318	0.55 ± 0.035	0.329
19,00	-	-	-	0.13 ± 0.023	-

Tabla 4. Curso diario de las variables microclimáticas: temperatura del aire ($T^{\circ}a$), humedad relativa (HR) y radiación solar (R_s), medido el 16 de septiembre 1982.

Hora	8 $^{\circ}$	10 $^{\circ}$	12 $^{\circ}$	14 $^{\circ}$	16 $^{\circ}$	18 $^{\circ}$
$t^{\circ}a$ ($^{\circ}C$)	26.2	30.0	30.9	32.6	31.7	23.5
HR (%)	73.4	63.8	61.0	58.2	62.3	81.6
R_s (Wm^{-2})	316.45	696.20	696.20	443.04	189.87	63.29

Tabla 5. Curso diario *Leptocoryphium lanatum* de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) 8 de marzo de 1983.

Hora	$t^{\circ}f$ ($^{\circ}C$)	K_s ($cm \cdot s^{-1}$)	DFT ($\mu g \cdot cm^{-2} \cdot s^{-1}$)	ψ_f (-MPa)	DPV KPa)
7,00	-	-	-	0.21	-
8,00	26.4	0.1010	0.915	0.54	1.249
10,00	29.6	0.2753	3.861	1.42	1.954
12,00	34.1	0.5443	12.125	2.10	3.176
14,00	34.5	0.5709	12.622	2.12	3.160
16,00	33.5	0.3746	7.064	1.77	2.698
18,00	31.4	0.2974	5.071	1.20	2.403
19,00	-	-	-	0.77	-

Tabla 6. Curso diario en *Trachypogon vestitus* de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (Ks), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψf) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) 8 de marzo de 1983

Hora	$t^{\circ}f$ ($^{\circ}C$)	Ks ($cm \cdot s^{-1}$)	DFT ($\mu g cm^{-2} s^{-1}$)	ψf (-MPa)	DPV (KPa)
7,00	-	-	-	0.24	-
8,00	27.2	0.1124	1.146	1.30	1.414
10,00	31.8	0.5016	8.176	1.98	2.371
12,00	34.5	0.7437	17.155	2.50	2.910
14,00	34.5	1.1195	24.751	2.52	2.898
16,00	34.0	0.9645	19.094	2.42	3.215
18,00	31.2	0.1362	2.263	1.58	2.338
19,00	-	-	-	1.05	-

Tabla 7. Curso diario en *Hyparrhenia rupestris* de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) 8 de marzo de 1983.

Hora	$t^{\circ}f$ ($^{\circ}C$)	K_s ($cm \cdot s^{-1}$)	DFT ($\mu g \cdot cm^{-2} \cdot s^{-1}$)	ψ_f (-MPa)	DPV (KPa)
7,00	-	-	-	0.39	-
8,00	27.4	0.2526	2.648	1.20	1.456
10,00	31.3	0.5017	8.446	1.45	2.744
12,00	34.5	0.8288	19.118	1.90	3.402
14,00	34.5	1.0000	22.109	2.15	3.529
16,00	33.0	0.4901	8.756	1.85	2.549
18,00	30.9	0.1551	2.499	1.60	2.263
19,00	-	-	-	1.15	-

Tabla 8. Curso diario de las variables microclimáticas: temperatura del aire (T^a), humedad relativa (HR) y radiación solar (R_s), medido el 8 de marzo de 1983

Hora	8°°	10°°	12°°	14°°	16°°	18°°
t^a (°C)	26.9	30.2	30.8	30.7	29.3	30.0
HR (%)	61.9	51.3	49.0	52.3	60.9	52.0
R_s (Wm^{-2})	126.58	379.75	443.04	443.04	443.04	63.29

Tabla 9. Curso diario en *Leptocoryphium lanatum* de temperatura foliar (t^f), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DVP) 23 de julio de 1982

Hora	t^f (°C)	K_s ($cm \cdot s^{-1}$)	DFT ($\mu g cm^{-2} s^{-1}$)	ψ_f (-MPa)	DVP (Kpa)
7,00	-	-	-	0.15	-
8,00	26.2	0.5293	1.849	0.21	0.490
10,00	29.1	0.4918	4.280	1.16	1.218
12,00	29.7	0.7192	3.579	1.25	0.687
14,00	27.2	0.4564	1.816	1.25	0.550
16,00	-	-	-	0.51	-
18,00	-	-	-	0.20	-

Tabla 10. Curso diario en *Trachypogon vestitus* de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (ks), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψf) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), 23 de julio de 1982.

Hora	($t^{\circ}f$) ($^{\circ}C$)	Ks ($cm \cdot s^{-1}$)	DFT ($\mu g cm^{-2} s^{-1}$)	ψf (-MPa)	DPV (KPa)
7,00	-	-	-	0.14	-
8,00	27.1	0.3556	1.690	0.90	0.675
10,00	30.4	0.4121	4.465	1.51	1.530
12,00	31.8	0.3893	3.331	1.78	1.218
14,00	-	-	-	1.70	0.511
16,00	-	-	-	0.79	-
18,00	-	-	-	0.16	-

Tabla 11. Curso diario en *Hyparrhenia rupestris* de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), 23 de julio de 1982.

Hora	($t^{\circ}f$) ($^{\circ}C$)	K_s ($cm \cdot s^{-1}$)	DFT ($\mu g cm^{-2} s^{-1}$)	ψ_f (-MPa)	DVP (KPa)
7,00	-	-	-	0.06	-
8,00	26.0	0.2546	0.818	0.39	0.450
10,00	31.6	0.3432	4.426	1.02	1.838
12,00	33.2	0.4881	5.440	1.10	1.603
14,00	26.3	0.2265	0.613	1.18	0.367
16,00	-	-	-	0.73	-
18,00	-	-	-	0.19	-

Tabla 12. Curso diario en *Leptocorythium lanatum* de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (K_s), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψ_f) y diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV), 3 de febrero de 1983.

Hora	($t^{\circ}f$) ($^{\circ}C$)	K_s ($cm \cdot s^{-1}$)	DFT ($\mu g \cdot cm^{-2} \cdot s^{-1}$)	ψ_f (-MPa)	DPV (KPa)
7,00	-	-	-	0.48	-
8,00	23.0	0.0601	0.334	1.30	0.756
10,00	29.2	0.1846	2.524	1.43	1.920
12,00	30.9	0.3036	5.399	1.55	2.501
14,00	31.1	0.2626	4.415	1.75	2.355
18,00	26.9	0.1538	1.436	1.20	1.291
19,00	-	-	-	1.08	-

Tabla 13. Curso diario en *Trachypogon vestitus* de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (Ks), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψf) y diferencia de presión de vapor hoja-aire, (DPV), 3 de febrero de 1983.

Hora	$t^{\circ}f$ ($^{\circ}C$)	Ks ($cm.s^{-1}$)	DFT ($\mu gcm^{-2} s^{-1}$)	ψf (-Mpa)	DPV (Kpa)
7,00	-	-	-	0.30	-
8,00	23.1	0.1094	0.621	1.42	0.773
10,00	31.6	0.4337	7.673	1.56	2.510
12,00	28.8	0.1896	2.722	2.13	1.993
14,00	31.8	0.2304	4.157	2.51	2.539
18,00	26.5	0.0921	0.808	1.55	1.209
19,00	-	-	-	0.58	-

Tabla 14. Curso diario en *Hypparrhenia rufa* de temperatura foliar ($t^{\circ}f$), conductancia foliar (Ks), densidad de flujo transpiracional (DFT), potencial hídrico foliar (ψf) y diferencia de presión de vapor hoja-aire, (DPV), 3 de febrero de 1983.

Hora	$t^{\circ}f$ ($^{\circ}C$)	Ks ($cm \cdot s^{-1}$)	DFT ($\mu g cm^{-2} s^{-1}$)	ψf (-MPa)	DPV (KPa)
7,00	-	-	-	0.37	-
8,00	24.2	0.0875	0.613	0.95	0.966
10,00	28.2	0.2814	3.412	1.26	1.685
12,00	30.2	0.3535	5.869	1.51	2.326
14,00	29.8	0.4210	6.156	1.43	2.032
18,00	26.2	0.1566	1.310	1.32	1.148
19,00	-	-	-	0.73	-

Tabla 15. Ecuación de regresión lineal entre el potencial hídrico foliar (ψ_f) y la densidad de flujo transpiracional (DFT) en las tres especies estudiadas, en la estación húmeda (16-9-82 y seca (8-3-83). Se incluye sus respectivos coeficientes de correlación (r)

Especies	Estación húmeda	Estación seca
<i>L. lanatum</i>	$\psi_f = 0.030 - 0.094 \cdot \text{DFT} (r = 0.97)$	$\psi_f = -0.54 - 0.131 \cdot \text{DFT} (r = 0.82)$
<i>T. vestitus</i>	$\psi_f = 0.431 - 0.151 \cdot \text{DFT} (r = 0.99)$	$\psi_f = -0.932 - 0.055 \cdot \text{DFT} (r = -0.95)$
<i>H. rufo</i>	$\psi_f = 0.073 - 0.096 \cdot \text{DFT} (r = -0.85)$	$\psi_f = -0.683 - 0.066 \cdot \text{DFT} (r = -0.99)$

Tabla 16. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_π) en *L. lanatum*, estación húmeda (Sept. 82).

Hora	7	8	10	12	14	16	18	19
ψ_π (-MPa)	-	1.28	1.41	1.54	1.55	1.55	1.32	1.24
ψ_p (MPa)	-	0.90	0.49	0.14	0.14	0.08	0.77	1.01
ψ_f (-MPa)	0.11	1.28	1.41	1.54	1.55	1.55	1.32	1.24

Tabla 17. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_π) en *T. vestitus*, estación húmeda, (Sept. 82).

Hora	7	8	10	12	14	16	18	19
ψ_π (-MPa)	-	1.65	1.80	2.00	1.82	1.95	1.77	-
ψ_p (MPa)	-	1.02	0.17	0.13	0.15	0.15	0.21	-
ψ_f (-MPa)	0.15	0.63	1.63	1.87	1.67	1.80	1.56	0.18

Tabla 18. Surcos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_π) en *H. ruga*, estación húmeda, (Sept. 82).

Hora	7	8	10	12	14	16	18	19
ψ_π (-MPa)	-	1.03	1.22	1.29	1.36	1.38	1.03	-
ψ_p (MPa)	-	0.24	0.02	0.01	0.02	0.01	0.48	-
ψ_f (-MPa)	0.10	0.79	1.20	1.28	1.34	1.37	0.55	0.13

Tabla 19. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_{π}), en *L. lanatum*, estación seca, 8 marzo del 83.

Hora	7	8	10	12	14	16	18	19
ψ_{π} (-MPa)	-	1.46	1.63	2.09	2.12	1.79	1.56	1.48
ψ_p (MPa)	-	0.92	0.21	-0.01	0.00	0.02	0.36	0.71
ψ_f (-MPa)	0.21	0.54	1.42	2.10	2.12	1.77	1.20	0.77

Tabla 20. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_{π}), en *T. vestitus*, estación seca, 8 marzo, 83

Hora	7	9	10	12	14	16	18	19
ψ_{π} (-MPa)	-	1.87	2.13	2.40	2.45	2.35	1.96	1.78
ψ_p (MPa)	-	0.57	0.15	-0.10	-0.07	-0.07	0.38	0.73
ψ_f (-MPa)	0.24	1.30	1.98	2.50	2.52	2.42	1.58	1.05

Tabla 21. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_π), en *H. lucida*, estación seca, 8 marzo 83.

Hora	7	8	10	12	14	16	18	19
ψ_π (-MPa)	1.31	1.53	1.63	1.91	2.12	1.88	1.71	1.51
ψ_p (MPa)	0.92	0.33	0.18	0.01	-0.03	0.03	0.11	0.36
ψ_f (-MPa)	0.39	1.20	1.45	1.90	2.15	1.85	1.60	1.15

Tabla 22. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_π), en *L. lanatum*, estación seca, 3 febrero 83.

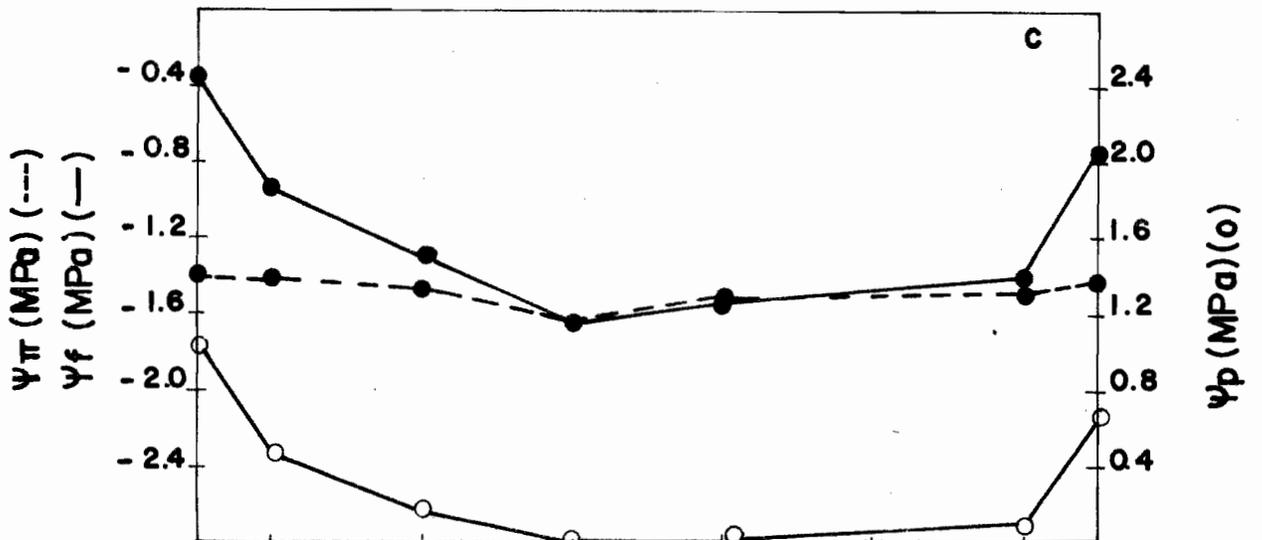
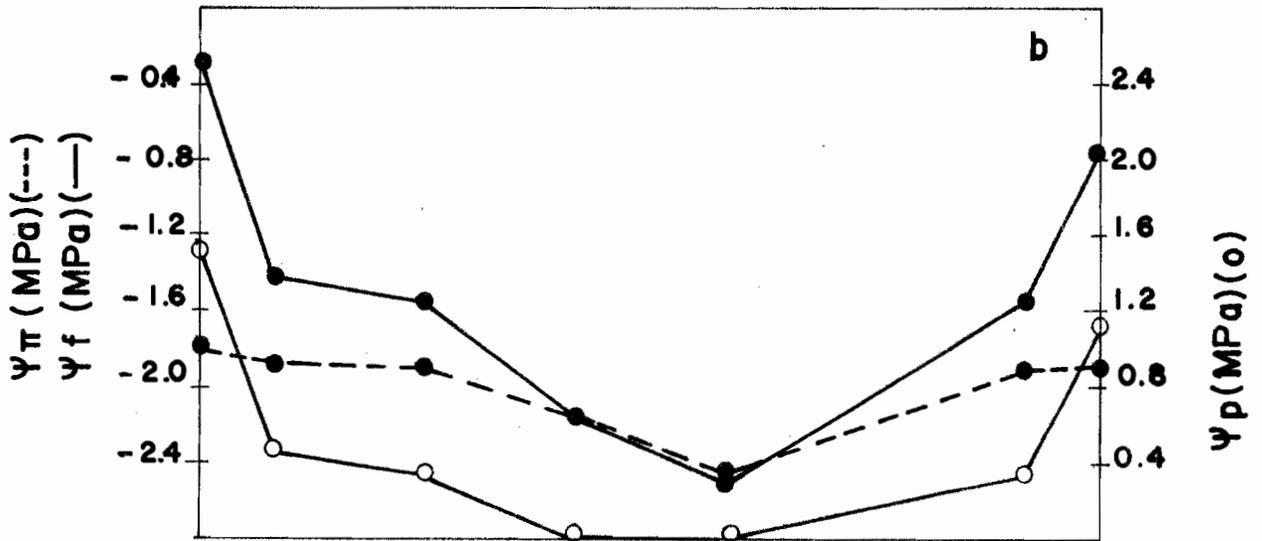
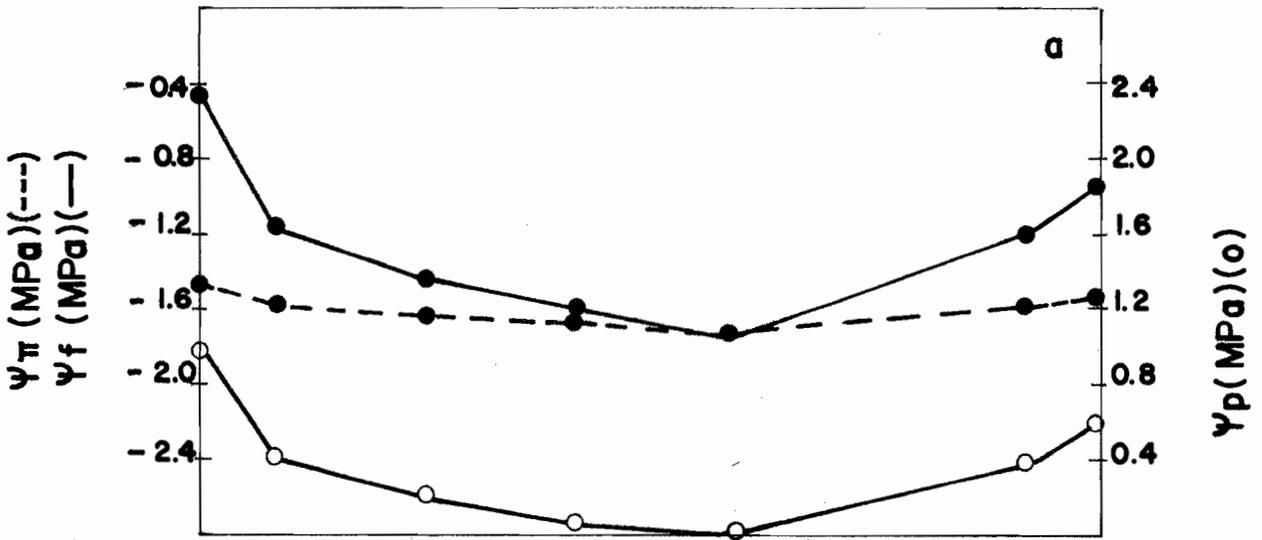
Hora	7	8	10	12	14	16	18	19
ψ_π (-MPa)	1.47	1.58	1.63	1.66	1.74	-	1.59	1.54
ψ_p (MPa)	0.99	0.42	0.20	0.06	-0.01	-	0.39	0.59
ψ_f (-MPa)	0.48	1.16	1.43	1.60	1.75	-	1.20	0.95

Tabla 23. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_π), en *T. vestitus*, estación seca, 3 de febrero 83.

Hora	7	8	10	12	14	16	18	19
ψ_π (-MPa)	1.80	1.89	1.90	2.15	2.47	-	1.90	1.88
ψ_p (MPa)	1.50	0.47	0.34	0.00	-0.04	-	0.35	1.13
ψ_f (-MPa)	0.30	1.42	1.56	2.15	2.51	-	1.55	0.75

Tabla 24. Cursos diarios de potencial hídrico foliar (ψ_f), potencial de turgor (ψ_p) y potencial osmótico (ψ_π), en *H. kuşka*, estación seca, 3 de febrero 83.

Hora	7	8	10	12	14	16	18	19
ψ_π (-MPa)	1.40	1.43	1.47	1.65	1.52	-	1.49	1.42
ψ_p (MPa)	1.03	0.48	0.17	0.00	-0.03	-	0.09	0.67
ψ_f (-MPa)	0.37	0.95	1.30	1.65	1.55	-	1.40	0.75



TIEMPO (h)

APENDICE B
COMPONENTES DEL POTENCIAL HIDRICO DEL
TEJIDO FOLIAR

Tabla 1. Parámetros de relaciones hídricas obtenidas de las curvas de P-V: potencial osmótico de saturación (ψ^{100}), potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (CRH(ppt)) módulo de elasticidad (ϵ), ajuste osmótico pasivo ($\Delta\psi_{\pi}$), número de osmoles de soluto por peso seco (Ns/Ps) y porcentaje de re-tención de agua osmótico en plasmólisis incipiente (Vp/Vo) durante la Est.Hum. y seca en las tres especies.

Est.	Fechas	ψ_{π}^{100} (-MPa)	ψ_{π}^0 (-MPa)	$\Delta\psi_{\pi} = \psi_{\pi}^0 - \psi_{\pi}^{100}$ (-MPa)	CRH (ppt)	ϵ (MPa)	NS/PS (Osmoles/kg. p.seco)	VP/Vo (%)	
L. lanatum	HUMEDA	03/06/82	1.20	1.50	0.30	0.834	7.20	0.73	80.0
		24/10/82	1.17	1.69	0.52	0.750	3.92	0.65	69.3
	SECA	25/12/82	1.19	1.40	0.21	0.885	8.31	0.56	-84.6
		24/2/83	1.45	1.69	0.24	0.904	9.70	0.58	87.0
		25/3/83	1.37	1.90	0.53	0.800	6.19	0.61	70.4
	T. vestitus	HUMEDA	03/06/82	0.94	1.53	0.59	0.689	2.22	0.63
24/10/82			1.56	2.46	0.89	0.709	3.36	0.61	63.6
SECA		15/12/82	1.45	1.72	0.27	0.891	11.98	0.56	84.2
		24/02/83	1.72	2.20	0.48	0.856	11.99	0.51	72.0
		25/3/83	1.69	2.23	0.54	0.818	-4.91	0.56	75.8
H. rufo		HUMEDA	03/06/82	0.82	1.16	0.34	0.745	2.01	0.53
	24/10/82		0.97	1.16	0.19	0.856	6.44	0.67	83.3
	SECA	15/12/82	0.98	1.12	0.14	0.882	0.89	1.17	88.4
		24/02/83	1.38	1.53	0.15	0.917	15.05	0.84	91.0
		26/03/83	1.24	1.99	0.75	0.856	9.03	0.49	62.0

Tabla 2. Valores de potencial hídrico (ψ_f), volumen de agua extraído (V_e), peso seco (PS) y peso saturado (Psat), utilizados en la realización de las curvas de P-V para *L. lanatum*, *T. vestitus* y *H. rufo*, durante la estación húmeda (3-6-82) y seca (24-2-83).

ESTACION HUMEDA					
<i>L. lanatum</i>		<i>T. vestitus</i>		<i>H. rufo</i>	
ψ_f (-Mpa)	V_e (cm ³)	ψ_f (-MPa)	V_e (cm ³)	ψ_f (-MPa)	V_e (cm ³)
0.10	0	0.10	0	0.25	0
0.30	0.008	0.35	0.017	0.60	0.014
0.90	0.019	1.20	0.037	1.00	0.028
1.25	0.031	1.50	0.050	1.25	0.047
1.50	0.044	1.75	0.062	1.25	0.047
1.55	0.055	2.10	0.070	1.45	0.052
1.70	0.064	2.30	0.079	1.60	0.060
1.80	0.074	2.70	0.086	1.70	0.067
1.87	0.081	2.95	0.090	1.80	0.070
PS = 0.150 g.		PS = 0.080 g.		PS = 0.056 gr.	
Psat = 0.416 g		Psat = 0.241 g.		Psat = 0.210 gr.	
ESTACION SECA					
0.20	0	0.17	0	0.30	0
0.70	0.002	1.60	0.012	1.02	0.002
0.75	0.005	1.95	0.020	1.30	0.004
1.15	0.015	2.15	0.027	1.55	0.006
1.65	0.024	2.50	0.040	1.75	0.015
1.80	0.035	3.00	0.051	1.95	0.021
2.35	0.074	3.50	0.064	2.95	0.032
2.70	0.090	5.60	0.089	3.35	0.040
3.10	0.100	PS = 0.171		3.80	0.042
3.35	0.103	Psat = 0.359		PS = 0.044 g	
PS = 0.190 gr.				Psat = 0.117 g.	
Psat = 0.440 gr.					

APENDICE C

POTENCIAL HIDRICO, CONTENIDO RELATIVO DE
HUMEDAD Y RESISTENCIA A LA SEQUIA

Tabla 1. Regresión lineal entre potencial hídrico (ψ_f) y contenido relativo de humedad (CRH%) obtenidos con la curva de P-V, durante la estación húmeda (6-6-82) y seca (24-2-83) en las tres especies.

Especies	Estación húmeda	Estación seca
<i>L. lanatum</i>	$\psi_f = -5.934 + 5.598 \cdot \text{CRH}$ $r = 0.95$	$\psi_f = -6.894 + 6.228 \cdot \text{CRH}$ $r = 0.97$
<i>T. vestitus</i>	$\psi_f = -4.983 + 5.025 \cdot \text{CRH}$ $r = 0.99$	$\psi_f = -10.495 + 9.920 \cdot \text{CRH}$ $r = 0.97$
<i>H. rufo</i>	$\psi_f = -3.417 + 3.113 \cdot \text{CRH}$ $r = 0.99$	$\psi_f = -5.641 + 4.852 \cdot \text{CRH}$ $r = 0.97$

Tabla 2. Regresión lineal entre el potencial de turgor (ψ_p) y contenido relativo de humedad (CRH%) obtenidos con la curva de P-V, durante la estación húmeda (6-6-82) y seca (24-2-83) en las tres especies.

Especies	Estación húmeda	Estación seca
<i>L. lanatum</i>	$\psi_p = -7.665 + 8.793 \cdot \text{CRH}$ $r = 0.98$	$\psi_p = -9.978 + 11.036 \cdot \text{CRH}$ $r = 0.88$
<i>T. vestitus</i>	$\psi_p = -2.309 + 3.230 \cdot \text{CRH}$ $r = 0.94$	$\psi_p = -12.143 + 13.581 \cdot \text{CRH}$ $r = 0.95$
<i>H. rufo</i>	$\psi_p = -2.116 + 2.692 \cdot \text{CRH}$ $r = 0.99$	$\psi_p = -15.543 + 16.560 \cdot \text{CRH}$ $r = 0.97$

APENDICE D

EXPERIMENTOS BAJO CONDICIONES CONTROLADAS

Tabla 3. Variaciones de la densidad de flujo transpiracional (DFT) calculado (explicación en el texto) y cambios en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) para las tres especies estudiadas. Se usó para construir gráfico 19.

Especies	DPV (KPa)					DFT x 10 ⁻⁴ (mg . cm ⁻² . s ⁻¹)
	0.5	1.0	2.0	3.0	4.0	
<i>L. lanatum</i>	27.14	39.99	42.85	34.71	24.99	16.96
<i>T. vestitus</i>	25.97	40.33	48.61	43.95	35.31	26.58
<i>H. rufa</i>	30.98	48.34	58.75	53.47	43.35	33.15

Tabla 4. Variaciones de la fotosíntesis neta (FN) a cambios en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja (DPV) (calculados como se explica en el texto), para las tres especies - Utilizados en construcción de gráficos 20,21 y 22.

Especies	DPV (KPa)					FN mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹
	0.5	1.0	2.0	3.0	4.0	
<i>L. lanatum</i>	-	16.5	14.4	10.8	7.1	4.3
<i>T. vestitus</i>	-	23.7	19.5	14.7	10.0	6.2
<i>H. rufa</i>	-	25.0	21.0	16.0	11.0	7.5

Tabla 5. Variaciones de la Fotosíntesis Neta (FN) a cambios en la Radiación. Fotosintéticamente activa (RFA), bajo condiciones controladas en laboratorio, para las 3 especies. Se utilizó para construir gráficos 23, 24 y 25.

Especie	RFA ($\mu\epsilon\text{ m}^{-2}\text{ sec}^{-1}$)					FN ($\text{mg. CO}_2\text{ dm}^{-2}\text{ h}^{-1}$)		
	50	100	200	400	800		1000	
<i>L. lanatum</i>	5.14	6.03	7.72	10.69	13.14	15.06	15.84	16.47
<i>T. vestitus</i>	2.11	4.17	7.94	14.14	18.54	21.14	21.76	21.94
<i>H. rufo</i>	3.16	4.72	7.59	12.22	15.42	17.18	17.51	-

Tabla 6. Variaciones de la conductancia (Ks) a cambios en la Radiación Fotosintéticamente activa (RFA), bajo condiciones controladas en el laboratorio. Se usó para construir gráficos 26, 27 y 28.

Especie	RFA ($\mu\epsilon\text{ m}^{-2}\text{ sec}^{-1}$)					Ks (cm. s^{-1})	
	50	100	200	400	800		1000
<i>L. lanatum</i>	-	0.175	0.238	0.352	0.444	0.517	0.569
<i>T. vestitus</i>	0.110	0.130	0.190	0.270	0.370	0.400	0.410
<i>H. rufo</i>	0.080	0.110	0.160	0.290	0.340	0.400	0.450

Tabla 7. Influencia de la demanda evaporativa del ambiente (DPV) sobre la eficiencia en el uso de agua (UEA), (bajo condiciones controladas), calculado como FN/DFT ($\text{mg CO}_2/\text{mg H}_2\text{O}$) por unidad de tiempo y unidad de área. Usada en la construcción del gráfico 29.

Especie	DPV (kPa)					UEA $\times 10^{-2}$ ($\text{mg CO}_2/\text{mg H}_2\text{O}$)
	1.0	2.0	3.0	4.0	5.0	
<i>L. lanatum</i>	1.15	0.93	0.86	0.79	0.70	
<i>T. vestitus</i>	1.63	1.11	0.93	0.78	0.64	
<i>H. rufo</i>	1.43	0.99	0.83	0.70	0.63	

Tabla 8. Cursos diarios de la Eficiencia de uso de agua (EUA) para las tres especies estudiadas en dos días de la estación seca (3/2 y 8/3). EUA calculado como se explicó en el texto. Usado en construir gráficos 30 y 31.

	<i>L. lanatum</i>		<i>T. vestitus</i>		<i>H. rufo</i>	
	3/2	8/3	3/2	8/3	3/2	8/3
	EUA $\times 10^{-2}$ ($\text{mg CO}_2/\text{mg H}_2\text{O}$)		EUA $\times 10^{-2}$ ($\text{mg CO}_2/\text{mg H}_2\text{O}$)		EUA $\times 10^{-2}$ ($\text{mg CO}_2/\text{mg H}_2\text{O}$)	
8	4.40	2.39	3.80	2.27	3.03	1.82
10	1.03	1.00	0.78	0.77	1.46	0.75
12	0.65	0.37	1.42	0.41	0.96	0.38
14	0.77	0.36	1.04	0.30	0.95	0.34
16	-	0.60	-	0.38	-	0.71
18	2.02	0.78	2.73	1.34	2.33	1.28

BIBLIOGRAFIA

- Acevedo, E. Fereres, E; Hsiao, TC and Henderson, DW. 1979. Diurnal Growth trends, water potential, and osmotic adjustment of Maize and Sorghum leaves in the field. *Plant Physiology* 64: 476-480.
- Camacho B. SE and Kaufmann MR. 1974. Efficiency and regulation of water transport in some woody and herbaceous species. *Plant Physiol.* 54: 169-172.
- Campbell, GS. 1977. An Introduction to environmental. Biophysics-Springer-Verlag. N.Y. Inc.
- Cheung, YNS; Tyree, MT and Dainty, J. 1975. Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. *Can. J. Bot.* 53: 1342-1346.
- Daubenmire, R. 1972. Ecology of *Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf, in derived savanna in North-Western Costa Rica. *J. Appl. Ecology* 9(1); 11-23.
- Gallardo, HM. 1983. Patrones de crecimiento, alocación de recursos y energía en tres gramíneas de la Sabana Estacional. *Sporobulus cubensis*, *Trachypogon plumosus* e *Hyparrhenia rufa*. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes-Mérida.
- Goldstein, F; Meinzer, F. and Sarmiento, G. 1983. Energy, water and carbon balance in relation to leaf size in tropical savanna tress. Manuscrito.
- Henson, IE; Mahalakshmi, V; Bidinger, FR. and Alagarswamy, G. 1982. Osmotic adjustment to water stress in Pearl Millet (*Pennisetum americanum* (L) Leeke) under fields conditions. *Plant, Cell and Environment* 5: 147-154.

- Jones, MM. and Turner, NC. 1978. Osmotic adjustment in leaves of Sorghum in response to water deficits. *Plant Physiol.* 61: 122-126.
- Ludlow, MM. 1976. Ecophysiology of C₄ grasses. In: O.L. Lange, L. Kappen, E.D. Schulze, eds, *Water and Plant Life: Problems and Modern Approaches*. Springer-Verlag, Berlin: 364-386.
- Ludlow, MM. 1980. Adaptive significance of stomatal responses to water stress. In: Turner NC., Kramer PJ. (eds). *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Wiley and Sons, New York: 123-138.
- Maxwell, JO. and Redmann RE. 1978. Leaf water potential, component potentials and relative water content in a Xeric Grass, *Agropyron dasystachyum* (Hook.) Scribn. *Oecología (Berl)* 35: 277-284.
- Meinzer, F. 1982. Documento no impreso del Seminario Taller del Post-Grado de Ecología Tropical. Facultad de Ciencias ULA, Mérida.
- Mooney, HA; Dunn, EL; Harrison, AT; Morrow PA. 1971. A mobile laboratory for gas exchange measurements, *Photosynthetica* 5(2): 128-132.
- Osonubi, O. and Davies, WJ. 1980. The influence of plant water stress on stomatal control of gas exchange at different levels of atmospheric humidity. *Oecología (Berl)* 46: 1-6.
- Parker, WC. 1980. Seasonal changes in several water relations of white oak, northern red oak and mockernut hickory. M.S. Thesis, University of Missouri, Columbia.
- Parker, WC; Pallardy, SG; Hinckley, TM. and Teskey, RO. 1983. Seasonal changes in tissue water relations of three woody species of the *Quercus carya* forest type. *Ecology* in press.
- Parsons, JJ. 1972. Spread of African pasture grass to the American Tropic. *J. Range Manag.* 25: 12-17.

- Ritchie G A. And Hinckley TM. 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. Pages 165-254 in A. Macfadyen editor. Advances in ecological research. Volumen 9. Academic Press New York USA.
- Roberts, SW. and Knoer, KR. 1977. Components of water potential estimated from xylem pressure measurements in five tree species. *Oecología (Berl.)* 28: 191-202.
- Roberts, SW; Strain, BR. and Knoer, KR. 1980. Seasonal patterns of leaf water relations in four co-occurring forest tree species: parameter from pressure-volume curves. *Oecología (Berl)* 46: 330-337.
- Sanchez-Díaz, MF. and Kramer, PJ. 1973. Turgor differences and water stress in Maize and Sorghum leaves during drought and recovery. *Journal of Experimental Botany* 24 N^o 80: 511-515.
- Sarmiento, G. 1978. Estructura y funcionamiento de Sabanas Neotropicales. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Dpto. Biología. Mérida.
- Sarmiento, G. y Monasterio, M. 1975. A critical considerations of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in Tropical Americana. In: Golley, F. y Medina, E., eds., *Tropical Ecological Systems. Ecological Studies 11.* Springer-Verlag, Berlin.
- Sholander, PF; Hammel, HT; Hemmingsen, EA. and Bradstreet, ED. 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 51: 119-125.
- Silva, J; Monasterio, M; Sarmiento, G. 1971. Reconocimiento Ecológico de los Llanos Occidentales II. El Norte del Estado Barinas. *Acta Cient. Venezolana* 22: 61-72.
- Silva, J. y Sarmiento, G. 1976. La composición de las Sabanas en Barinas en relación con las Unidades Edáficas. *Acta Cient. Venezolana* 27:68-78.

- Turner, NC. 1975. Concurrent comparisons of stomatal behavior, water status, and evaporation of Maize in soil at high or low water potential. *Plant Physiol.* 55: 923-936.
- Tyree, MT. and Hammel, HT. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282.
- Tyree, MT; MacGregor, ME; Petrov, A. and Upenieks, MI. 1978. A comparison of systematic errors between the Richards and Hammel methods of measuring tissue-water relations parameters. *Can. J. Bot.* 56: 2153-2161.
- Tyree, MT. and Jarvis, PG. 1983. Water in tissues and cells. *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 13.
- Whitehead, D; Okali, DUU. and Fasehun, FS. 1981. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *J. Appl. Ecol.* 18: 571-587.
- Wilson, JR; Fischer, MJ; Schulze, ED; Dolby, GR. and Ludlow, MM. 1979. Comparison between pressure-volume and dewpoint-hygrometry techniques for determining the water relations characteristics of grass and legume leaves. *Oecología* 41: 77-88.