

Pertenece a UME
Unidad de Microscopía Electrónica
Universidad de Costa Rica

Relaciones hídricas y nutricionales de *Prosopis juliflora* D. C. (Fabaceae: Mimosoideae) en las zonas semiáridas del estado Falcón, Venezuela

C. Alarcón y M. Díaz

Centro de Investigaciones en Ecología y Zonas Áridas. Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda. A.P. 7506. Coro, Falcón, Venezuela.

(Rec. 2-VI-1992. Acep. 6-VIII-1993)

Abstract: The ecophysiology of *Prosopis juliflora* was studied under natural conditions in a Venezuelan tropical dry forest (12° 08' N, 70° 00' W). The yearly variation of water relations and nutrient dynamics were followed either every month (1987) or every other month (1988). The diurnal values of water potential varied between -0.83 and -4 MPa during the rainy periods and between -3 and -4 MPa during the dry periods. During the driest periods, osmotic adjustment was observed. The amount of nutrient per leaf area (g/m^2) varied with the season for almost all of the elements studied. P values were similar to those of deciduous species (0.164 -0.093 g/m^2) reported previously but were much lower than N values (3.036 and 2.2207 g/m^2). All measured macronutrients, total Ca^{++} (1.4761 - 0.7581 g/m^2), soluble Ca^{++} (0.7612 - 0.7581 g/m^2), K^+ (1.0405 - 0.8074 g/m^2) and Mg^{++} (0.2949 - 0.1395 g/m^2), had higher values during the dry season. It is concluded, that the ecophysiological plasticity of *P. juliflora*, regarding nutrient and water requirements have permitted the ample distribution of this species within the neotropical semiarid regions.

Key words: *Prosopis juliflora*, ecophysiology, water potential, nutrients, trees.

Las características ambientales de las zonas áridas y semiáridas tropicales condicionan una atmósfera con una elevada demanda evaporativa y un frecuente déficit hídrico en el suelo (Díaz 1984, Medina *et al.* 1985). En esta región costera, las altas velocidades de los vientos alisios del noreste, la textura de los suelos y el exceso de sales de carbonato de calcio en los mismos, constituyen tensores adicionales (Díaz 1984, 1988).

Aunque algunos autores la han señalado como caducifolia facultativa (Urich 1978), *Prosopis juliflora* se comporta en estos ambientes como una especie áridoactiva *sensu* Fischer y Turner (1978), es decir que mantiene su tejido fotosintéticamente activo durante todo el año. De estas evidencias, surge la pregunta: ¿Cuáles son las características ecofisiológicas que le permiten a la especie tolerar o evadir según sea el caso, las condiciones ambientales extremas?

El objetivo del presente trabajo ha sido iniciar la caracterización ecofisiológica de *P. juliflora* en respuesta a las condiciones ambientales que prevalecen en las zonas áridas y semiáridas noroccidentales de Venezuela.

MATERIAL Y METODOS

Especie: *Prosopis juliflora*. D.C. es un árbol perennifolio con hojas glabras bipinadas, con pínulas de 10 a 20 pares, inflorescencias axilares, racimos densos y cilíndricos de 5 a 10 cm de largo por 1 a 2 cm de ancho, legumbres de 5 a 15 cm de largo (Wiggins y Porter 1971).

Area de estudio: El estudio se hizo en El Imujo, Península de Paraguaná (12° 08' N, 70° 00' W). Corresponde a una comunidad calcícola, donde predominan los suelos franco-arcilloarenoso, con dos estratos donde destacan *Croton heliaster*, *Caesalpinia mollis*,

Pertenece a UME
Unidad de Microscopía Electrónica
Universidad de Costa Rica

Bourreria cumanensis, *Capparis odoratissima* y *Prosopis juliflora*; todas ellas de copas irregulares con alturas entre 4 a 5 m y emergentes de 7 a 8 m. En el estrato bajo *Opuntia caracasana*, *Lippia oreganoides* y *Croton flavens*, son las especies representativas (Alarcón 1990a y 1990b).

La zona se caracteriza por altas temperaturas (máxima: 34.0 °C; mínima: 24.7 °C) y precipitaciones medias anuales que rara vez sobrepasan los 300 mm, concentradas entre octubre y enero, no hay lluvias erráticas de alta intensidad de mayo a julio, y las velocidades de viento pueden alcanzar entre 11.6 y 18.7 km/h, aproximadamente.

Variabes microclimáticas: Los cursos diarios de las variables ambientales y de respuesta de las plantas se realizaron desde abril de 1987 hasta junio de 1988, mensualmente el primer año y bimensualmente el segundo año. Se seleccionaron días característicos de la época seca y uno en la época húmeda. Los cursos de humedad relativa y temperatura fueron medidos a 1.2 m de altura, con un psicrómetro de aspiración ASSMAN. Para la radiación fotosintéticamente activa (RFA) se utilizó un sensor Q8872 conectado a un radiómetro Li-cor 185b.

Potencial hídrico y sus componentes: En el campo, el curso diario de potencial hídrico de las hojas (ψ_h) se midió con la cámara de presión, cada dos horas, desde las 6:00 hasta las 18:00 horas. Debido a la ocurrencia de lluvia, en los meses de la época húmeda se realizaron mediciones hasta las 15:00 horas. Se realizaron tres repeticiones en cada hora, para cada uno de los tres árboles.

En el laboratorio, los componentes del ψ_h foliar y el módulo de elasticidad (ϵ) de la pared celular fueron estimados mediante la técnica de curvas Presión-Volumen (Tyree y Hammel 1972, Tyree y Richter 1981, Tyree y Jarvis 1982). Para el cálculo de ϵ se utilizó la ecuación de Warren - Wilson (1976), ya que esta fue la que mejor se adaptó a los valores obtenidos.

Paralelamente, se determinó el potencial osmótico ($\psi\pi$) mediante el método crioscópico de Slavic (1974), en el jugo vacuolar, medido por triplicado en una cámara C-52 del microvoltímetro Wescor HR-33T. Se congelaron muestras en jeringas por duplicado, a las 6:00, 12:00 y 18:00 horas.

Componentes solubles osmóticamente activos: Se estimó la contribución de los carbohidratos y de cada catión al $\psi\pi$, utilizando la ecuación de Van't Hoff, aplicable a soluciones diluidas:

$$\psi\pi = - C * R * T$$

donde C = n/V es la concentración de soluto por litro de solución, R es la constante universal de los gases = 0.0083 l*MPa/K*mol, y T la temperatura. Se determinaron los carbohidratos solubles por el método de la antrona (Hassid y Neufeld 1964).

Caracterización nutricional de las hojas: El fósforo (g/m²) se determinó en material pulverizado, mediante el método de Murphy y Riley (1962), modificado para muestras vegetales. Estas fueron digeridas con una mezcla binaria de ácidos (H₂SO₄ y HClO₃). El nitrógeno (g/m²) se determinó en material pulverizado mediante el método de Microkjeldahl (Jackson 1982).

Las fracciones totales y solubles de las cationes Ca⁺⁺, K⁺ y Mg⁺⁺ (g/m²) se determinaron en un total de 20 a 30 hojas, provenientes de la parte media de follaje, por absorción atómica; en cada caso se realizaron de dos a tres repeticiones. El área foliar se determinó mediante el uso de un planímetro digital, utilizando para ello de 20 a 30 hojas, posteriormente, se calculó el índice de área foliar específica (AFE) en cm²/g (Evans 1972).

Se realizaron análisis de varianza de una vía, para comparar los datos de los diferentes parámetros medidos en las hojas durante las épocas seca y húmeda.

RESULTADOS

Variabes microclimáticas: La máxima RFA (2600 uEm⁻²s⁻¹) se encontró en septiembre, al final de la época seca. Al integrar las curvas obtenidas, se observa en los meses de la época seca un total de RFA estimado hasta 55% mayor que en los de la época húmeda. Las temperaturas más altas se registraron entre las 11 y las 15 horas, coincidiendo con las mayores RFA (Fig.1).

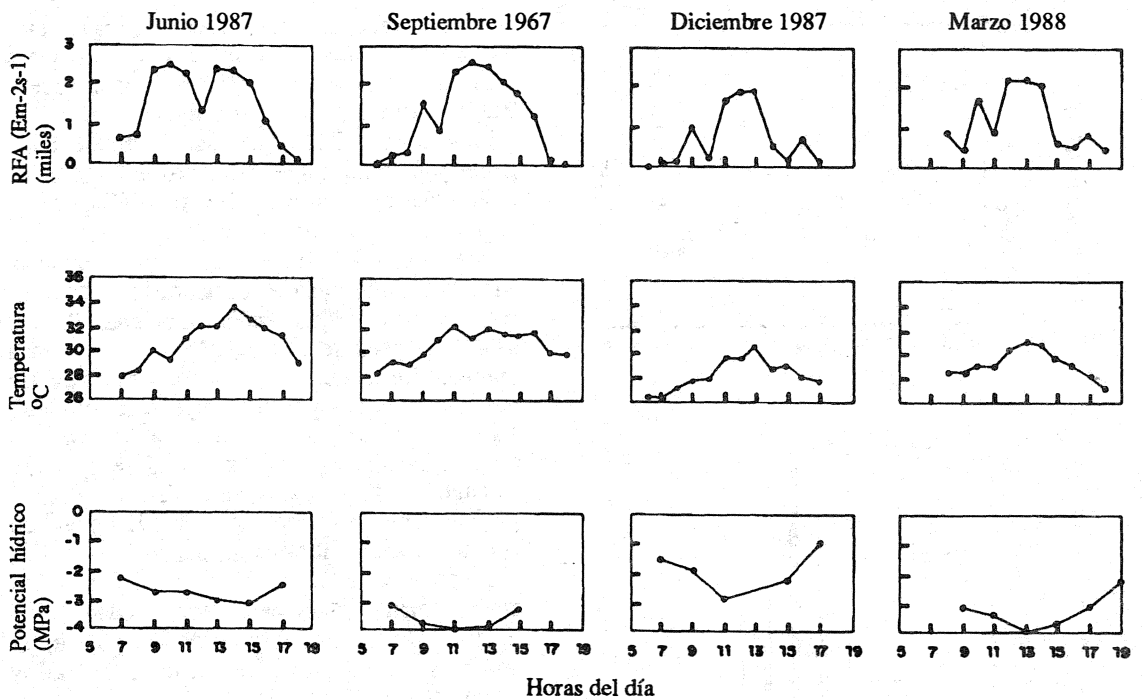


Fig. 1. Cursos diurnos de los parámetros radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura ambiental (T_a) y potencial hídrico (ψ_h) para *Prosopis juliflora*. Para todos los casos, el error estándar fue menor que 0.05.

Componentes del potencial hídrico foliar: los cursos diurnos de ψ_h indican que el valor mínimo, -4 MPa se alcanzó durante el mes de septiembre. También los valores de los potenciales hídricos de base o temprano en la mañana (ψ_h base), fueron los más negativos (-2.3 MPa). En contraste, en diciembre, con precipitación mayor, los valores del ψ_h fueron menos negativos registrándose valores de ψ_h hasta de -0.83 MPa (Fig.1).

En los meses con lluvia o en los días de lluvias erráticas durante la época seca, los potenciales hídricos se recuperan hasta valores cercanos a -1 MPa. Los valores de ψ_h muestran muy bajas oscilaciones diurnas, en tanto que si se observaron variaciones en los días cuando ocurren precipitaciones (Fig. 2).

El valor del ajuste osmótico pasivo, durante la deshidratación (Meinzer *et al.* 1983) fue bajo. Un análisis detallado indica que en los meses verdaderamente secos (abril, mayo, marzo), estos valores están por encima de 0.65 MPa, lo cual puede indicar que existe cierto ajuste pasivo. Los cambios en el contenido relativo de humedad son muy bajos; durante el

período húmedo (octubre a enero) se obtuvo un valor cercano a 86 % descendiendo hasta 77 % en el período seco (febrero a septiembre). El módulo de elasticidad presenta valores entre -3.99 y -7.95 MPa. Se observó que este valor se hace más negativo al avanzar la sequía, aunque mostró un aumento en un día de lluvia errática, durante el período seco.

Componentes solubles osmóticamente activos: La mayor contribución al ψ_h es aportada por los carbohidratos, especialmente durante la época seca (0.428 MPa); le siguen Ca^{++} (0.149 - 0.310 MPa) y K^+ (0.224 - 0.188 MPa); los restantes cationes se presentan en magnitudes menores, especialmente durante la época de lluvia (Mg^{++} entre 0.184 y 0.149 MPa; Na^+ entre 0.129 y 0.020 MPa). En general, independientemente de la época del año, el valor calculado para el ψ_h con la ecuación de Van't Hoff para soluciones diluidas, resultó menor que el medido mediante el método crioscópico, lo cual sugiere que solutos osmóticamente activos no evaluados, podrían contribuir en forma apreciable (Cuadro 2).

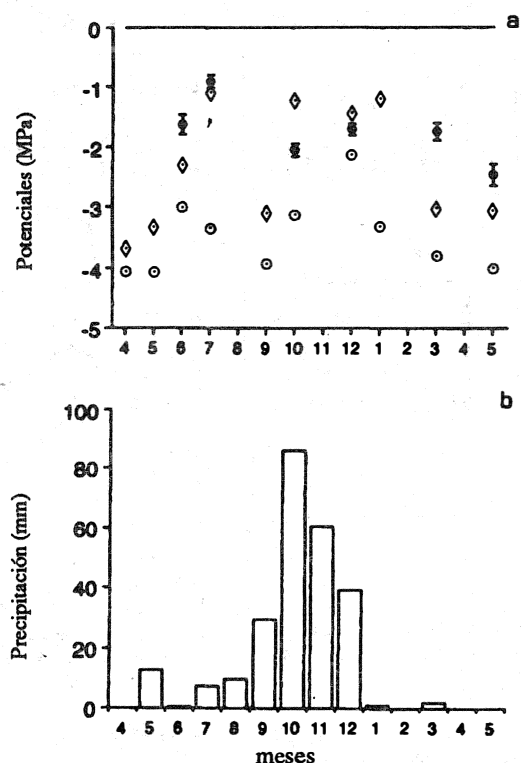


Fig. 2. a. Curvas estacionales del potencial osmótico (•), potencial hídrico mínimo (o) y potencial hídrico de base (◊). b. Precipitación. La ausencia de barras indica que el error estándar es más pequeño que el símbolo.

Caracterización estructural y nutricional de las hojas: Los valores de nitrógeno oscilaron entre 3.0360 g/m² en época seca y 2.2207 g/m², durante los meses húmedos; mientras que el fósforo osciló entre 0.1635 g/m² y 0.0928 g/m². En ambos casos, las diferencias resultaron significativas (Cuadro 3). El calcio total varió entre 1.4761 g/m², en época seca, y 0.7581 g/m² en la época húmeda. Sin embargo, para el contenido de calcio soluble, los valores se encontraron entre 0.7612 g/m² en época seca y 0.3685 g/m² en época húmeda. En relación con los otros cationes, los valores exhibidos por el potasio variaron entre 1.0405 g/m² en época seca y 0.8074 g/m² en época húmeda. El magnesio total se presentó en cantidades muy bajas, variando entre 0.2949 g/m² durante la época seca y 0.1727 g/m² en época húmeda. En general, los valores de los macronutrientes revelaron diferencias aparentemente relacionadas con la edad foliar. En todos los casos a excepción del potasio, el análisis estadístico produjo resultados significativos (Cuadro 3).

Los valores promedio del índice de área foliar específica (IAF) resultaron de 108.064 cm²/g durante la época seca y de 147.921 cm²/g durante la húmeda. El análisis de varianza reveló diferencias altamente significativas para las dos épocas contrastantes.

CUADRO 1

Valores de los componentes del potencial hídrico, extraídos de las curvas Presión - Volumen, en muestras hidratadas de *Prosopis juliflora*

meses	Potencial osmótico en el punto de saturación $\psi \pi^{100}$ MPa	Potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor $\psi \pi^0$ MPa	Ajuste osmótico $\Delta \psi \pi$ MPa	Contenido relativo de humedad CRH %	Módulo elasticidad ϵ MPa
abril 87	-2.60	-2.17	-0.43	85	-3.99
mayo 87	-2.03	-1.36	-0.67	77	-5.51
junio 87	-1.38	-1.36	-0.16	91	-7.67
julio 87	-1.40	-1.16	-0.24	81	-5.90
enero 88	-1.90	-1.67	-0.23	86	-5.95
marzo 88	-2.30	-1.65	-0.65	77	-7.53

CUADRO 2

Potencial osmótico calculado con la ecuación de Van't Hoff ($\Psi\pi_c$) y medido con el método crioscópico ($\Psi\pi_m$).
 Para el $\Psi\pi_c$ se presenta la contribución de cada componente con error estándar (Sx)

Componentes solubles	Período seco (a,m,s,m)		Período húmedo (j,d,e)	
	y_p	Sx	y_p	Sx
Calcio	0.149	0.037	0.310	0.108
Potasio	0.224	0.106	0.188	0.045
Magnesio	0.184	0.105	0.149	0.092
Sodio	0.129	0.082	0.020	0.002
Carbohidratos	0.428	0.219	0.236	0.001
$\Psi\pi_c$	1.114	0.903		
$\Psi\pi_m$	1.949	0.465	1.557	1.604

a,m,s,m: abril, mayo, septiembre 1987 y marzo 1988

j,d,e: julio, diciembre y enero 1987

CUADRO 3

Contenido de nutrientes foliares en *Prosopis juliflora*. Se presenta el valor promedio (\bar{x}), el error estándar (Sx), el número de muestras (n) y la significancia (S) del análisis de varianza entre los dos períodos contrastantes

Nutriente	Período seco			Período húmedo			S
	\bar{x}	Sx	n	\bar{x}	Sx	n	
g/m ²							
N	3.0360	0.036	10	2.2207	0.012	6	**
P	0.1635	0.012	8	0.0928	0.019	4	**
K ⁺	1.0405	0.079	8	0.8074	0.030	4	n.s.
Ca ⁺⁺	1.4761	0.145	8	0.7581	0.064	4	**
Ca ⁺⁺ sol	0.7612	0.038	8	0.3685	0.049	4	**
Mg ⁺⁺	0.2949	0.036	8	0.1395	0.008	4	*

Ca⁺⁺ sol : Calcio soluble período seco: febrero a septiembre, período húmedo: octubre a enero

Significancia: n.s. no significativo, * 95%, ** 99%

DISCUSION

P. juliflora exhibe respuestas muy variadas que le permiten establecerse en ambientes donde el recurso de agua es escaso, como las zonas áridas y semiáridas tropicales. La especie fundamentalmente presenta variaciones estacionales, tanto en los diversos componentes del Ψ_h como en su composición nutricional.

La rápida recuperación del Ψ_h durante el período húmedo, podría estar asociado a un rápido incremento de la disponibilidad de agua en las capas superficiales y a la existencia de un sistema radical superficial y extensivo que permite explotar al máximo el recurso hídrico disponible (Díaz *et al.*, en prep.).

Los valores de Ψ_h son similares a los presentados por Filgueira (1984) para la misma especie en zonas áridas en los Andes de Venezuela; sin embargo, este autor cita valores de Ψ_h de hasta -5.8 MPa para la época seca. Con respecto a otras especies del género, son relativamente más negativos que los exhibidos por *Prosopis tamarugo* nativa del desierto de Atacama, Chile (Mooney *et al.* 1980), pero muy similares a los valores para *Prosopis glandulosa* en el desierto de Sonora (Nilsen *et al.* 1981, 1983). Al respecto, recientemente se ha encontrado que en años particularment húmedos, esta última especie exhibe potenciales de base o temprano en la mañana cercanos a 0 MPa (Franco *et al.* en prep.).

Los valores de potenciales hídricos muy negativos exhibidos durante la estación más seca, y la concentración de carbohidratos relativamente alta, frente al resto de los componentes osmóticamente activos, sugiere la existencia de ajuste osmótico para el mantenimiento del turgor, lo cual representa una condición para asegurar los procesos metabólicos de las plantas (Turner 1986).

Al utilizar la metodología descrita para las curvas Presión-Volumen, se encontró que el método de hidratación en árboles con potenciales tan negativos, puede ocasionar sobreestimación de los potenciales osmóticos (Meinzer *et al.* 1986, Alarcón 1990a). De hecho, los valores estimados en este trabajo indican que la planta sufre una pérdida continua de turgor durante el año; sin embargo, esto no corresponde con las mediciones mensuales en el campo de Ψ_h y Ψ_π , donde se evidencia la existencia del ajuste osmótico para mantener el turgor.

Los valores de Ψ_π en el punto de máxima hidratación resultaron mayores a los señalados por Filgueira (1984), pero muy similares a los publicados por Meinzer *et al.* (1983) para árboles leñosos de sabana. Asimismo, resultan levemente mayores que los valores señalados para hojas maduras de *P. glandulosa* en el desierto de Sonora (Nilsen *et al.* 1981).

La diferencia entre los valores de Ψ_π en el punto de pérdida de turgor y en la máxima saturación refleja la habilidad de las plantas para continuar extrayendo agua desde el suelo, sin perder el turgor. Este alcanzó un valor promedio de 0.396 MPa, semejante al encontrado por Meinzer *et al.* (1983) en árboles de sabanas tropicales, pero mucho menor que los valores para *P. glandulosa* cuando son simulados ambientes freatófitos (Nilsen *et al.* 1986a). Sin embargo, los valores encontrados en los meses más secos (mayores que 0.65) sugieren la existencia de algún mecanismo de regulación osmótica.

El ϵ indica un aumento en la rigidez de las paredes celulares como consecuencia de las condiciones ambientales extremas. En este caso, una disminución de la elasticidad aumenta el gradiente de Ψ_h suelo-planta, lo cual estimula tanto la absorción como el transporte de agua a las hojas. Asimismo, el contenido relativo de humedad refleja una relativa constancia a pesar de los cambios estacionales, con valores comprendido entre 77% y 91%. Este ámbito da una idea de las características del tejido foliar de la especie, sugiriendo la existencia de algún mecanismo, probablemente asociado a la concentración de solutos especialmente el calcio que se acumula en cantidades poco habituales, para mantener el turgor en presencia de un incremento del déficit hídrico foliar.

En general, se ha observado que las plantas más resistentes a la sequía, muestran pequeños cambios en el contenido relativo de humedad a reducciones del Ψ_h foliar (Jarvis & Jarvis 1963). *P. juliflora* con un contenido relativo de humedad promedio de 86%, coincide con esto y con los datos en zonas tropicales de Filgueira (1984) y Meinzer *et al.* (1983). Para *P. glandulosa*, los valores presentados resultaron mucho menores y más variables a lo largo del año (Nilsen *et al.* 1986b).

Goldstein *et al.* (1989) han identificado diversos patrones estacionales, tanto en las relaciones osmóticas como en las propiedades elásticas para el mantenimiento del turgor en

especies leñosas. Precisamente, uno de ellos es el que presenta disminución del Ψ_{π} y aumento de la rigidez de las paredes de los tejidos celulares durante la época seca. Estos autores consideran que este mecanismo es exitoso en ambientes con déficit hídrico prolongado y valores de Ψ_h muy negativo, lo cual coincide con las características observadas en *P. juliflora* en la zona bajo estudio.

Para casi todos los elementos evaluados la composición nutricional mostró una diferenciación estacional. Cuando se expresan en g/m^2 , en términos de magnitud, estos valores están más relacionados con los encontrados para especies caducifolias de bosques secos tropicales (Medina 1985). Para todos los nutrientes evaluados se encontró una menor disponibilidad durante la época de lluvia, probablemente debido a que las hojas de *P. juliflora* son muy susceptibles al lavado foliar (Tukey 1970) o bien ante la escasez de agua durante la época seca se produce una concentración de iones a nivel foliar. Otro aspecto importante que hay que considerar es la edad foliar. En *P. juliflora* se observó formación de gran cantidad de hojas nuevas durante la estación lluviosa. Este hecho podría estar enmascarando parte de los resultados, ya que una hoja adulta de la época seca, con varios meses de formada puede ser sustancialmente diferente, de una de la época de lluvia recién formada, por lo cual se sugiere la necesidad de realizar estudios demográficos de hojas de esta especie en las zonas áridas tropicales.

Alternativamente, debería tomarse en cuenta que esta especie exhibe superposición de eventos fenológicos (Alarcón, en prep.), en la cual gran parte del carbono empleado para la formación de flores y frutos proviene de las hojas adyacentes (Mooney 1972). Ello, aunado a un proceso de reducción de la superficie foliar (Grubb *et al.* en prensa) durante la estación más seca, podría afectar en consecuencia el AFE, lo cual debería reflejarse en este parámetro a lo largo del año. En cuanto a las magnitudes, éstas resultan similares a las señaladas para especies mesófilas, en bosques caducifolios y semicaducifolios tropicales por Marín y Medina (1981), Medina *et al.* (1985), Medina (1985) y Olivares (1987).

En esta zona semiárida *P. juliflora* es aparentemente caducifolia facultativa en los meses de sequía extrema (Urich 1978, Alarcón 1990a), lo cual podría ser un mecanismo adi-

cional de regulación hídrica, especialmente si se considera la errática espacio-temporal en la disponibilidad hídrica.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado por la Fundación para el desarrollo de la Ciencia y la Tecnología, Centro-Occidente (Proyecto F1-07.08.87) y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (Proyecto S1-1634). Agradecemos a E. Granadillo y A. Cedeño por su constante colaboración tanto en el campo como en el laboratorio. A J.E. Conde y A. Franco por la revisión crítica y sugerencias al manuscrito final. A R. Wingfield por los datos botánicos.

RESUMEN

Se realizó la caracterización ecofisiológica de *P. juliflora* en El Imujo (12° 08' N; 70° 00' W), localidad de las zonas semiáridas de Venezuela. Entre 1987 y 1988 se evaluaron: el Ψ_h y sus componentes, mediante cursos diurnos y curvas P-V, empleando la cámara de presión; el Ψ_{π} , mediante el método crioscópico; nitrógeno por microkjeldahl; fósforo por reacción molibdato-amonio y los macronutrientes Ca^{++} , K^+ , Mg^{++} y Na^+ por absorción atómica. El Ψ_h muestra marcada oscilación diurna (-0.83 a 4.0 MPa), la cual va disminuyendo a medida que avanza la estación seca. El Ψ_{π} por el contrario permanece constante durante el día. El módulo de elasticidad se hace cada vez más negativo a medida que avanza el período seco. El fósforo mostró valores similares a los de las especies caducifolias (0.164-0.099 g/m^2), mientras que el nitrógeno varió entre 3.036 y 2.2207 g/m^2 . Para todos los macronutrientes se encontró mayores niveles durante la época seca, con los siguientes ámbitos: Ca^{++} total (1.4761-0.7581 g/m^2), Ca^{++} soluble (0.7612-0.7581 g/m^2), K^+ (1.0405-0.8074 g/m^2) y Mg^{++} (0.2949- 0.1395 g/m^2). La especie presenta características ecofisiológicas que le confieren gran plasticidad de respuesta, evidenciada por sus bajos requerimientos nutricionales y su resistencia al déficit hídrico, lo cual juega un papel determinante en su amplia distribución en las zonas áridas y semiáridas de Venezuela.

REFERENCIAS

- Alarcón, C. 1990 a. Relaciones hídricas y nutricionales en árboles perennifolios y caducifolios de una comunidad calcícola de la Península de Paraguaná. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes, Mérida. 151 p.
- Alarcón, C. 1990 b. Relaciones hídricas y nutricionales en árboles perennifolios y caducifolios de una comunidad calcícola de la Península de Paraguaná (Resumen). *Ecotropicos* 3: 47-48.
- Díaz, M. 1984. Estudios Ecofisiológicos de 4 especies de cactáceas en condiciones naturales. Trabajo de Grado de Magister Scientiarum en Biología, opción Ecología. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas. 150 p.
- Díaz, M. 1988. Las zonas áridas al norte de Venezuela: hacia el aprovechamiento racional de los recursos naturales renovables. Zonas Áridas. Fundacite Zulia. CONICIT, Maracaibo. 143 p.
- Evans, G. C. 1972. The Quantitative analysis of plant growth. University of California Press, Berkeley. 334 p.
- Filgueira, L. 1984. Mecanismos de regulación de balance hídrico en tres especies leñosas de un arbustal espinoso semidesértico. Tesis de Licenciatura, Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida. 120 p.
- Fischer, R. A. & N. C. Turner 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 29: 277-317.
- Goldstein, G., F. Rada, A. Orozco, M. Montilla, O. Zabala, J. Cavalier & A. Azocar. 1989. Mantenimiento del turgor en especies leñosas tropicales: modelo basado en cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad. *Monograph. Syst. Bot.* 27: 37-49.
- Hassid, W. Z. & E. F. Neufeld. 1964. Whole starches and modified starches. *Methods in Carbohydrates* 33(4): 33-36.
- Jackson, M. L. 1982. Análisis químico de suelos. 4ta edición, Omega Barcelona. 662 p.
- Jarvis, P. G. & M. S. Jarvis. 1963. The water relations of tree seedlings. IV Some aspects of the water relations and drought resistance. *Physiol. Plant.* 16: 501-516.
- Marín, D. & E. Medina. 1981. Duración foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en árboles de un bosque muy seco tropical. *Acta Cient. Venezolana* 32: 508-514.
- Medina, E. 1985. Nutrient balance and physiological processes at leaf level, p 139-154. In: Medina, E. H. A. Mooney & C. Vazquez-Yanez (eds.) *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Junk, La Haya.
- Medina, E., E. Olivares & D. Marín. 1985. Eco-physiological adaptations in the use of water and nutrients by woody plants of arid and semi-arid tropical regions. *Medio Ambiente* 7: 91-102.
- Meinzer, F. C., V. Seymour & G. Goldstein. 1983. Water balance in developing leaves of four tropical savanna woody species. *Oecologia* 60: 273-243.
- Meinzer, F. C., P. W. Rundel, M. R. Sharifi & E. T. Nilson. 1986. Turgor and osmotic relations of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Plant, Cell & Environ.* 9: 465-475.
- Mooney, H.A. 1972. The carbon balance of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 315-346.
- Mooney, H. A., S. L. Gulmon, P. W. Rundel & J. Ehleringer. 1980. Further observation on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the northern Atacama desert. *Oecologia* 44: 177-180.
- Murphy, J. & J. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chemica Acta*: 31-36.
- Nilson, E.T., P. W. Rundel & R. Sharifi. 1981. Summer water relations of the desert of Southern California. *Oecologia* 50: 271-276.
- Nilson, E. T., M. R. Sharifi, P. W. Rundel, W. M. Jarrell & R. A. Virginia. 1983. Diurnal and seasonal water relations of the desert phreatophyte *Prosopis glandulosa* (honey mesquite) in the Sonoran desert of California. *Ecology* 64: 1381-1393.
- Nilson, E. T., R. A. Virginia & W.M. Jarrell. 1986a. Water relations and growth characteristics of *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* in a simulated phreatophytic environment. *Amer. J. Bot.* 73: 427-433.
- Nilson, E. T., M. R. Sharifi, P. W. Rundel, R. A. Virginia. 1986. Influences of microclimatic conditions and water relations on seasonal leaf dimorphism of *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* in the Sonoran Desert, California. *Oecologia* 69: 95-100.
- Olivares, E. 1987. Relaciones Hídricas y nutricionales de especies leñosas del bosque decíduo tropical, con características fenológicas contrastantes. Tesis Doctoral. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas. 180 p.
- Slavic, B. 1974. Methods of studying plant water relations. *Ecological Studies* # 9. Springer - Verlag, Berlín. 449 p.
- Tukey, H. B. 1970. The leaching of substances from plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 21:305-324.
- Turner, N. C. 1986. Adaptations to water deficits: a changing perspective. *Aust. J. Plant. Physiol.* 13: 175-190.
- Tyree, M. T. & H. T. Hammel. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-volume bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282.
- Tyree, M. T. & H. Richter. 1981. Alternate methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications I. The impact of nonideality and of the some experimental errors. *J. Exp. Bot.* 32: 643-653.

Tyree, M. T. & P. G. Jarvis. 1982. Water in tissues and cells, p 35-77. In: O.L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond & H. Ziegler (eds.). Encyclopedia of plant physiology. New Series 12(B). Physiological Plant Ecology II. Springer-Verlag, Berlín.

Urich, R. 1978. Aspectos ecofisiológicos de las relaciones hídricas de especies de la vegetación árida del estado

Falcón. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. 120 p.

Warren-Wilson, J. 1976. The components of leaf water potential. II Pressure potential and water potential. Aust. J. Biol. Sci. 20: 349-357.

Wiggins, I & D. Porter. 1971. Flora of the Galapagos Islands. Stanford University, Stanford. 998 p.

Pertenece a UME
Unidad de Microscopía Electrónica
Universidad de Costa Rica