

## RELACIONES HIDRICAS E INTERCAMBIO DE GASES EN DOS ESPECIES DE MANGLE, CON MECANISMOS CONTRASTANTES DE REGULACION DE LA SALINIDAD INTERNA

### WATER RELATIONS AND GAS EXCHANGE IN TWO SPECIES OF MANGROVES, WITH CONTRASTING INTERNAL SALINITY REGULATION MECHANISM

Aura Azócar, Fermin Rada y Angélica Orozco

CIELAT, Facultad de Ciencias, ULA Mérida. VENEZUELA 510

#### RESUMEN

El propósito de este trabajo fue el de estudiar el balance hídrico e intercambio de gases en dos especies de mangle de la costa norte de Venezuela, con mecanismos contrastantes de regulación de la salinidad interna: *Rhizophora mangle*, planta ultrafiltradora y *Avicennia germinans*, planta secretora. Además, se evaluó el efecto de la orientación y posición de las hojas sobre el balance de carbono de estas dos especies.

La asimilación de carbono y transpiración, el potencial hídrico foliar así como el potencial osmótico del agua del xilema y su contenido en nutrientes fueron estudiados tanto en la época húmeda como en la seca, en hojas expuestas y sombreadas y con diferentes ángulos de inclinación.

Los potenciales hídricos mínimos de las dos especies, disminuyen progresivamente desde finales de la época húmeda hasta mediados de la época seca. Ambas especies experimentan grandes variaciones del potencial hídrico foliar mostrando pérdida de turgor durante algunas horas del día. La tasa fotosintética de *A. germinans* disminuye considerablemente en la época seca, en contraste, la de *R. mangle* aumentó durante esta época. La orientación de las hojas en ésta última especie evita que las altas radiaciones las sobrecalienten por encima de la temperatura óptima para fotosíntesis aunque la transpiración y conductancia son similares en hojas verticales y horizontales. *Avicennia germinans* mostró una tasa fotosintética superior a *R. mangle* pero también una tasa de respiración nocturna superior, lo cual puede deberse a los costos energéticos que involucra el mecanismo de secreción de sales.

Los resultados sugieren que el mecanismo de secreción de sales debe resultar más costoso en términos de crecimiento aunque permite una mayor tolerancia a la salinidad.

Palabras claves: Relaciones hídricas, intercambio de gases, *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*

#### ABSTRACT

The purpose of this work was to study water balance and gas exchange of two mangrove species with contrasting internal salinity regulation mechanisms in the northern Venezuelan coast: *Rhizophora mangle*, a salt excluder, and *Avicennia germinans* a salt secretor. The effect of leaf position and orientation on the carbon balance of these two species was also evaluated.

Carbon assimilation and transpiration, leaf water potential as well as xylem osmotic potential and its nutrient content were studied during both wet and dry seasons, on exposed and shaded leaves, and with different inclination angles.

Minimum water potential for both species decreased progressively from the end of the wet season to the middle of the dry season. Both species experienced large variations in leaf water potential showing turgor loss around midday hours. Photosynthesis and transpiration rates of *A. germinans* decreased considerably during the dry season, while those of *R. mangle* increased. Leaf orientation in this last species avoids high radiation which would overheat them above the optimum temperature for photosynthesis.

These results suggest that the salt secretion mechanism is more costly in terms of growth although it permits a greater salinity tolerance.

Key words: Water relations, gas exchange, *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, mangroves

## INTRODUCCION

Las raíces de las plantas absorben continuamente sales que son transportadas hacia los tallos y hojas a través del flujo transpiratorio. Para las plantas halofitas, las cuales crecen en medios salinos, esta absorción puede llevar a una acumulación de sales en las hojas que alcance niveles tóxicos para las mismas. Bajo estas condiciones, la supervivencia depende de dos alternativas: evitar la entrada de sales a los tejidos foliares o eliminarlas constantemente a través de las hojas (Waisel et al. 1986).

El agua de mar contiene alrededor de 35 gramos de soluto por litro, principalmente como NaCl, y un potencial osmótico de aproximadamente -2.5 MPa. Los mangles son las únicas especies arbóreas que completan su ciclo de vida en estas condiciones de alta salinidad (Flowers et al 1986). Estas especies han sido clasificadas de acuerdo a tres estrategias de tolerancia a la salinidad: las que excluyen sales a nivel de las raíces (ultrafiltradoras), las que acumulan sales en la vacuola y por último las que las secretan a través de las hojas mediante glándulas especializadas. Ball (1988a) cuestiona este esquema de clasificación, debido a que ninguna de estas estrategias representan por sí misma un mecanismo de tolerancia a la salinidad.

En general, todos los mangles excluyen sales a nivel de las raíces, sin embargo, las especies que poseen glándulas secretoras en sus hojas son menos eficientes en la filtración (Scholander et al 1962, 1966; Scholander 1968, Clough 1984), ya que tienen la capacidad de excluir sólo entre 95-98% del NaCl en agua de mar, mientras que las especies que no poseen estas glándulas excluyen

entre 95-98% (Scholander et al 1966). Sin embargo, en un estudio del balance salino en *Avicennia marina*, una especie secretora, Waisel et al (1986) mostraron que la filtración de sales por las raíces era el mecanismo más importante, ya que sólo el 40% de la sal que entraba por la corriente transpiratoria era removida a través de las glándulas. Es decir, que el mecanismo de secreción no representa una solución cuantitativa al problema de la acumulación en exceso de sales, aunque cualitativamente puede contribuir al balance mineral de las hojas, cambiando la relación entre los iones nutritivos y los interferentes. Aunque algunos autores (Moon et al 1986, Waisel et al. 1986, Yeo y Flowers 1986) han sugerido que la entrada principal de iones a la corriente transpiratoria se realiza a través de vías simplásmicas, todavía no está claro cómo funciona el mecanismo de ultrafiltración

En cuanto al mecanismo de secreción, parece haber una división en relación a las células involucradas en este proceso. Van Steveninck et al. (1976) trabajando con el género *Aegiceras*, observaron que en algunas células del mesófilo las vacuolas contenían grandes cantidades de solutos orgánicos y poco cloro, mientras que en otras la mayor proporción era de este elemento. Estos autores, propusieron que estas últimas células podrían estar involucradas en el transporte de sales hacia las glándulas secretoras vía el simplasto. La secreción de sales a través de las glándulas es un proceso activo, por lo tanto, la respiración debe jugar un papel muy importante al aportar la energía necesaria para "bombear" las sales en contra de un gradiente (Atkinson et al. 1967). Los

resultados de Moore et al. (1972, 1973) mostraron que la respiración en hojas de *Avicennia germinans*, especie secretora, se duplica en el verano, lo cual puede estar correlacionado con el aumento de la incorporación de sales por un mayor flujo transpiracional durante esta época. Por otra parte, estos autores observaron que la tasa respiratoria en dos especies no secretoras (*Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle*) se mantuvo constante tanto en verano como en invierno.

Las diferencias en los mecanismos de regulación de la salinidad interna entre especies (ultrafiltración o secreción), que permiten mantener un balance de sales fisiológicamente aceptables en plantas que habitan en ambientes salinos, deben conducir a diferencias en las relaciones hídricas (potenciales hídricos, tipos y cantidad de iones disueltos en el agua del xilema, conductividad hidráulica, etc.) y en el intercambio de gases (tasas de transpiración, asimilación y respiración; comportamiento estomático, etc.) dados los costos energéticos diferenciales que involucran estos dos tipos de mecanismos. El propósito de este trabajo es el de comparar el balance hídrico e intercambio de gases de dos especies de mangle con mecanismos diferentes de regulación de la salinidad interna: *Rhizophora mangle*, planta ultrafiltradora y *Avicennia germinans*, secretora. Además, se estudió el efecto que puede tener un cambio en la orientación de las hojas, así como su posición en el follaje, sobre el intercambio de gases de las dos especies.

## MATERIALES Y METODOS

### Características del área de estudio y material vegetal

En el área de estudio, situada en el Parque Nacional Morrocoy en las costas del Estado Falcón, Venezuela (10° 50'N, 68° 14'O), la precipitación anual es de aproximadamente 1050 mm con una distribución altamente estacional. Durante la época seca (mayo-agosto), el potencial hídrico del suelo puede disminuir hasta -3.5 MPa como consecuencia de un aumento de los niveles de salinidad del agua intersticial del suelo. Esto significa que aunque los mangles se encuentren

enraizados en sustratos parcial o totalmente saturados de agua, pueden experimentar un estrés hídrico importante durante la época seca. La temperatura media anual es de 26° C con muy poca variación a través del año.

En el manglar estudiado, las diferentes especies se organizan en franjas bien delimitadas donde *Rhizophora mangle* (mangle rojo) ocupa la zona más costera o zona de incidencia del oleaje y *Avicennia germinans* (mangle negro) se encuentra en la franja opuesta en sentido hacia tierra firme. Intermedio entre estas dos zonas extremas crecen *Conocarpus erectus* (mangle botoncillo) y *Coccoloba uvifera* (uva de playa) la cual es una especie asociada al manglar.

Las especies seleccionadas para este estudio fueron *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) y *Avicennia germinans* L. (Avicenniaceae), ambas de origen neotropical con amplia distribución en el hemisferio Oeste incluyendo África Occidental. En el área de estudio *R. mangle* es un árbol de aproximadamente 10 m de altura con hojas simples, enteras coriáceas y opuestas, cuyos pares divergen unos de los otros en un ángulo menor de 90°, este arreglo tiene consecuencias arquitecturales importantes, debido a que se reduce el sombreado mutuo y las ramas divergen en ángulos variados (Tolimson 1986). Se caracteriza por poseer "raíces zancudas" y experimenta inundaciones frecuentes de las mismas y las plantas más expuestas crecen con las raíces completamente sumergidas en el agua de mar. *Avicennia germinans* es también un árbol que en el área de estudio puede alcanzar hasta 10 m de altura. Presenta neumatóforos o raíces con geotropismo negativo sobresaliendo del nivel máximo al que puede llegar el agua de las mareas. En su morfología vegetativa *A. germinans*, se caracteriza por sus hojas ovadas, simples y con filotaxis similar a *R. mangle*. Presenta abundantes glándulas secretoras en la superficie superior de las hojas. En las dos especies la orientación de las hojas es diferente, en *R. mangle* las hojas de la parte superior del follaje se disponen en posición casi vertical con un ángulo aproximado de 10°, en tanto que las que se encuentran en las partes media e inferior del follaje, exhiben ángulos entre 45° y 90°. En con-

traste, las hojas de *A. germinans* no muestran una orientación definida y en los diferentes estratos del follaje se pueden encontrar con diferentes orientaciones.

#### Determinaciones de campo y de laboratorio

Se realizaron varios cursos diarios (en períodos continuos de 24 horas) del intercambio de gases en condiciones naturales, tanto en la época seca como en la húmeda, para lo cual se utilizó un sistema portátil operado en el modo abierto (LCA-2 System, Analytical Development Company, Ltd., Hoddeson, Herts, Reino Unido). El sistema consiste en una cámara foliar, una unidad de suministro de aire y un analizador de gases infrarrojo. En cada hora de medición se analizaban de 3 a 5 hojas de cada especie, en posición normal en sombra y expuestas al sol y en hojas en las cuales se cambiaba el ángulo foliar normal mediante alambres colocados alrededor de las mismas. Las tasas de intercambio de gases fueron determinadas a través de los flujos, área foliar encerrada dentro de la cámara y las diferencias de concentración de vapor de agua y dióxido de carbono entre el aire de referencia y el de análisis. Los cálculos se realizaron de acuerdo a von Caemmerer y Farquhar (1981).

El potencial hídrico foliar ( $y_L$ ) se estimó de las mediciones con la cámara de presión, realizadas aproximadamente cada 2-3 horas durante períodos continuos de 24 a 36 horas. En cada medición se tomaban tres hojas por especie, las cuales se colocaban en bolsas de polietileno e inmediatamente se introducían en la cámara de presión. En el laboratorio se determinaron 5 a 6 curvas presión-volumen para cada especie. Las curvas se obtuvieron utilizando ramas hidratadas con agua destilada, debido a que en plantas del manglar, el grado de hidratación de las ramas no afecta significativamente los parámetros del potencial hídrico (Rada et al. 1989).

Las temperaturas foliares se midieron con termopares de cobre-constantan (calibre 36) los cuales se colocaban en el envés de hojas con distinta posición y exposición. La humedad relativa del aire se obtenía con psicrómetros ventilados tipo

Assman colocados cercanos a las hojas en las que se estaban midiendo los otros parámetros. La radiación fotosintéticamente activa (RFA) se midió con un sensor cuántico (LICOR) incluido dentro de la cámara foliar.

La savia del xilema de cada una de las muestras se extraía cada 2-3 horas con la bomba de presión. En el momento de obtener el potencial hídrico foliar de la muestra, se aumentaba la presión de 0,3 a 0,4 MPa con el fin de obtener suficiente volumen de extracto sin causar una dilución de la savia (Hamze 1985). El extracto se recolectaba con una micropipeta para evitar contaminación de la corteza y del floema. El potencial osmótico del agua del xilema y del suelo se determinaba psicrométricamente utilizando un microvoltímetro de punto de rocío (Wescor HR-33) con sus respectivas cámaras (Wescor C-52). El contenido de calcio, magnesio y sodio de la savia del xilema y del agua freática se determinó por medio de espectroscopía de absorción atómica.

#### RESULTADOS

En la figura 1 se muestran los cursos diarios de distintos parámetros ecofisiológicos en *R. mangle*. Para un día de finales de la época húmeda (26/05/87, Fig. 1a), se obtuvieron valores bajos para las tasas máximas de fotosíntesis,  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , aunque los valores de radiación obtenidos fueron bastante altos (cerca de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Por otra parte, para un día de la época seca (05/07/88, Fig. 1b) aún cuando la radiación fué menor (por debajo de  $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) la tasa fotosintética máxima fué un poco mayor ( $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Esta diferencia, parece deberse al efecto de las temperaturas foliares las cuales fueron superiores en la época húmeda.

Los valores obtenidos para la transpiración y la conductancia foliar fueron mayores en la época seca. El potencial hídrico foliar mínimo ( $y_{L\text{min}}$ ) fué  $-4,7 \text{ MPa}$  en la época húmeda y  $-5,2 \text{ MPa}$  en la seca. Los valores de potencial osmótico obtenidos a través de las curvas presión-volumen (Tabla 1), muestran que hay un pequeño ajuste en los potenciales de saturación y pérdida de turgor de

una época a la otra, que parece estar correlacionado con el potencial mínimo del suelo en donde se observa la misma tendencia.

*Avicennia germinans* mostró un comportamiento contrastante (Fig. 2). Las tasas fotosintéticas fueron mayores en el día de la época húmeda cuando la radiación y la temperatura foliar fueron más altas, con un máximo de aproximadamente  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en horas del mediodía. Para el día de la época seca la tasa fotosintética máxima alcanzó un valor de  $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pero con la radiación y temperaturas foliares mas bajas, aunque los valores de conductancia fueron similares para las dos épocas. El  $\psi_{L\text{min}}$  durante las épocas húmeda y seca ( $-4,7 \text{ MPa}$  y  $-5,4 \text{ MPa}$  respectivamente) fué similar al de *R. mangle* y al igual que esta especie, *A. germinans* muestra un ligero ajuste osmótico en sus potenciales cuando cambia de la época seca a la lluviosa (ver Tabla 1). Por otra parte, los potenciales osmóticos del suelo son ligeramente mas negativos que para *R. mangle* y a la vez se hacen mas negativos hacia la época seca.

En la figura 3 puede observarse que la respuesta fotosintética en función de la temperatura foliar,

en condiciones de campo, es diferente en las dos especies. El óptimo fotosintético en *R. mangle* se obtiene con una temperatura entre  $34^\circ$  y  $35^\circ\text{C}$ , mientras que en *A. germinans* la temperatura óptima para la asimilación se encuentra alrededor de los  $37^\circ\text{C}$ . También es importante notar que mientras en *R. mangle* la tasa fotosintética empieza a declinar fuertemente cuando la temperatura es de  $37^\circ\text{C}$ , *A. germinans* todavía a  $40^\circ\text{C}$  exhibe una tasa fotosintética considerable y similar a la tasa máxima.

Por otra parte, las temperaturas mínimas de fotosíntesis para las dos especies se encuentran alrededor de los  $29^\circ\text{C}$  para *R. mangle* y  $27^\circ\text{C}$  para *A. germinans*, lo cual indica que el rango es menor en la primera especie ( $10^\circ\text{C}$ ) en comparación a la segunda ( $13^\circ\text{C}$ ). Estos valores, aunque obtenidos en condiciones de luz saturante, pero sin control de este parámetro, sólo dan una indicación aproximada de la influencia de la temperatura sobre la fotosíntesis en las dos especies.

*Avicennia germinans* mostró altos valores de asimilación y respiración máximas en las dos épocas, aunque la diferencia fué mayor para la época húmeda (Tabla 2). Sin embargo, la relación Asimilación/Respiración fué mayor en *R. mangle*

**Tabla 1.** Potenciales osmóticos de saturación ( $\psi_{\pi 100}$ ) y de pérdida de turgor ( $\psi_{\pi}^0$ ) obtenidos con curvas presión-volumen y potencial osmótico mínimo del suelo ( $\psi^{\text{min}}$ ) para *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle* durante las épocas seca y lluviosa (valores en MPa)

Especie	Epoca lluviosa	Epoca seca
<i>Avicennia germinans</i>		
$\psi_{\pi 100}$	-3,28	-3,68
$\psi_{\pi}^0$	-4,28	-4,55
$\psi_{\text{suelo}}^{\text{min}}$	-3,05	-3,37
<i>Rhizophora mangle</i>		
$\psi_{\pi 100}$	-3,05	-3,29
$\psi_{\pi}^0$	-4,25	-4,35
$\psi_{\text{suelo}}^{\text{min}}$ -2,93	-3,05	

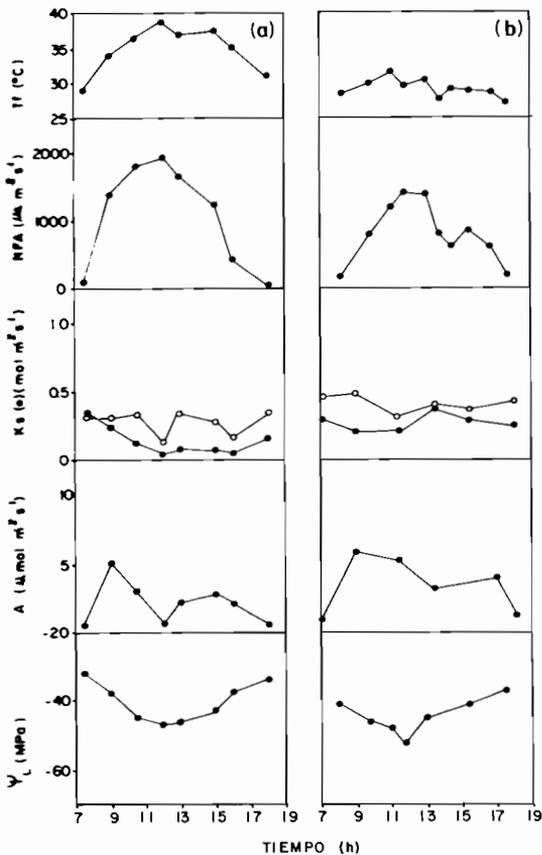
## RELACIONES HIDRICAS E INTERCAMBIO DE GASES

en las dos épocas, lo cual sugiere un gasto energético mayor en *A. germinans* debido probablemente al mecanismo de secreción de sales a través de las hojas. Los valores de respiración máxima disminuyeron en las dos especies en la época húmeda.

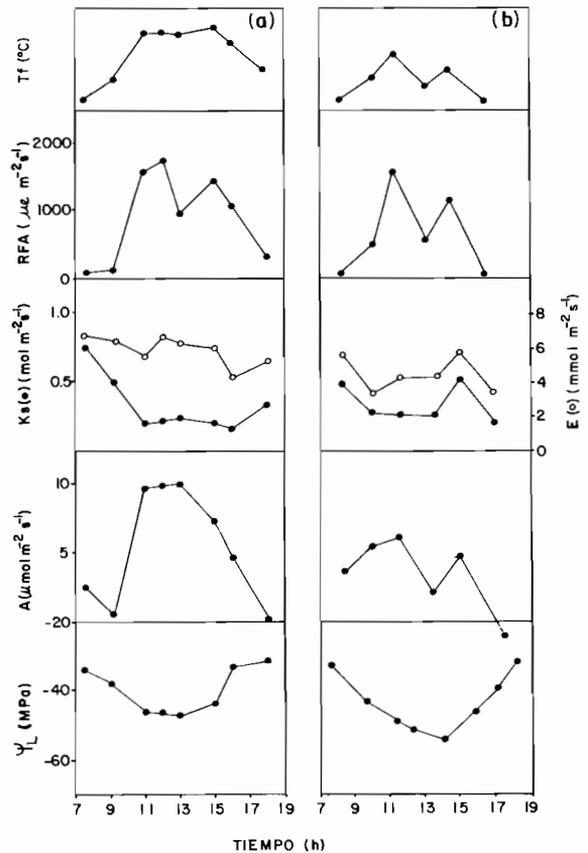
Las determinaciones de los distintos iones inorgánicos (Na, K, Ca, Mg) en el agua del xilema indican que, como era de esperarse, la concentración de estos elementos es significativamente mayor en *A. germinans*, excepto la de magnesio en el cual las diferencias encontradas entre las dos especies no son significativas. Es importante se-

ñalar que aunque el magnesio es más abundante que el calcio en el agua de mar, sin embargo, a nivel del xilema las proporciones de calcio son relativamente altas, lo cual sugiere una absorción mayor de calcio con relación al magnesio en las dos especies. La concentración de los distintos iones inorgánicos a nivel del agua freática del sustrato de ambas especies no mostró diferencias significativas (Tabla 3).

Los resultados del efecto de la orientación y exposición de las hojas sobre el intercambio de gases en *R. mangle* se presentan en la Fig. 4. En



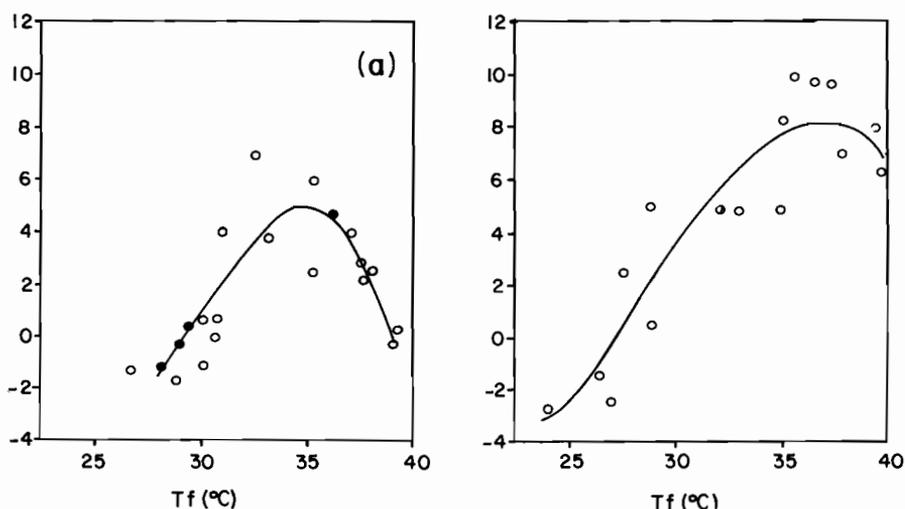
**Figura 1:** Cursos diarios de temperatura foliar, radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia foliar (Ks), transpiración (E), tasa fotosintética (A) y potencial hídrico foliar ( $\psi_L$ ) en *Rhizophora mangle* durante (a) un día de la estación seca y (b) un día de la estación lluviosa.



**Figura 2:** Cursos diarios de temperatura foliar, radiación fotosintéticamente activa (RFA), conductancia foliar (Ks), transpiración (E), tasa fotosintética (A) y potencial hídrico foliar ( $\psi_L$ ) en *Avicennia germinans* durante (a) un día de la estación seca y (b) un día de la estación lluviosa.

AZOCAR, RADA Y OROZCO

ASIMILACION DE CO<sub>2</sub> (μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)



**Figura 3:** Respuesta fotosintética en función de la temperatura foliar, en condiciones de campo para (a) *Rhizophora mangle* y (b) *Avicennia germinans*. Los puntos representan valores obtenidos durante las estaciones seca y lluviosa en condiciones de luz saturante.

esta especie, el cambio de orientación de las hojas afecta fundamentalmente a la radiación incidente y como una consecuencia a la temperatura foliar (Fig. 4a y 4b). Sin embargo, y a pesar de las diferencias observadas en estos dos parámetros, la transpiración y la conductancia son similares.

En relación a la asimilación, puede observarse que aunque las hojas horizontales mostraron tasas máximas mayores, el resultado es que la

asimilación total diaria en las hojas verticales y las horizontales es similar. Es probable que esta similitud en el comportamiento de hojas verticales y horizontales se deba a que las radiaciones eran altas (máximo de 1125 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) y las temperaturas foliares nunca alcanzaron valores por encima del óptimo (35°C), siendo la máxima 33°C en las hojas horizontales y 31,8°C en las verticales.

Al comparar hojas expuestas con hojas de

**Tabla 2.** Asimilación máxima (A<sub>max</sub>), respiración máxima (R<sub>max</sub>), relación entre las tasas de asimilación y respiración (A/R) y eficiencia de uso de agua (EUA) para las dos especies durante las épocas seca y lluviosa.

Especie	A <sub>max</sub> μmol/m <sup>2</sup> s	R <sub>max</sub> μmol/m <sup>2</sup> s	A/R* (10 <sup>-3</sup> )	EUA**
<i>Avicennia germinans</i>				
26/05/87	10,0	4,8	1,23	0,97
05/07/88	6,3	3,5	2,65	1,15
<i>Rhizophora mangle</i>				
26/05/87	5,1	2,6	1,66	0,99
05/07/87	6,0	1,9	3,75	1,20

\* Curva integrada de fotosíntesis y respiración en 24 horas

\*\* mol de CO<sub>2</sub>/mol de H<sub>2</sub>O

sombra (Fig. 4c), se encuentra que en estas últimas la temperatura foliar máxima alcanzada durante el día fué 30,6°C y la radiación no alcanzó los 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , y en consecuencia la asimilación en las hojas de sombra fué negativa prácticamente durante todo el día, excepto a las 17 horas. Por otra parte, la tasa transpiratoria y la conductancia foliar también fueron similares a las

de las hojas expuestas.

Las hojas horizontales e inclinadas de *A. germinans*, mostraron pequeñas diferencias en la tasa transpiratoria y en la conductancia foliar y diferencias algo mayores en la tasa de asimilación debido, probablemente, a la menor radiación que experimentaron las hojas verticales (Fig. 5a y b). En las hojas horizontales el máximo fotosintético

**Tabla 3.** Contenido de sodio (Na), calcio (Ca), potasio (K) y magnesio (Mg) en el xilema y en el agua freática para las dos especies. Promedio de muestras tomadas a distintas horas durante dos ciclos (n=10), y sus respectivas desviaciones standard.

Especie	Na ( $\mu\text{l/L}10^{-3}$ )	K ( $\mu\text{l/L}10^{-3}$ )	Ca ( $\mu\text{l/L}10^{-4}$ )	Mg ( $\mu\text{l/L}10^{-4}$ )
<i>Avicennia germinans</i>				
Xilema	2,36±0,32	0,37±0,04	0,54±0,04	1,01±0,17
agua freática	17,36±0,80	0,65±0,03		18,00±0,90
<i>Rhizophora mangle</i>				
Xilema	1,02±0,20	0,21±0,03	0,37±0,10	0,94±0,17
agua freática	18,00±0,45	0,68±0,02		17,00±0,30

fué de 7.2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que en las inclinadas fué de 5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En las hojas de sombra (Fig. 5c) la conductancia es similar a las de las hojas expuestas horizontales pero la transpiración es menor. En las horas del mediodía alcanzan un valor alto de fotosíntesis a pesar de la baja radiación y temperatura foliar.

## DISCUSION

Los potenciales hídricos mínimos disminuyen progresivamente, en las dos especies, desde finales de la época húmeda hasta mediados de la época seca. Igualmente, durante el ciclo diario, este parámetro experimenta grandes cambios, haciéndose mas negativo en las horas de mayor demanda evaporativa.

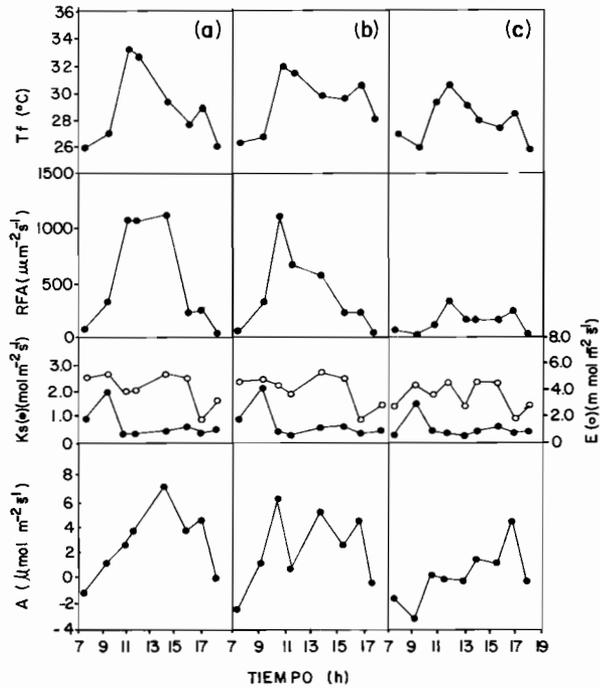
Estos resultados son algo diferentes a los obtenidos por Smith et al (1989) trabajando con *A. germinans* en Chichiriviche, sitio cercano a nues-

tra área de estudio. Estos investigadores encontraron que en la época húmeda, los valores del potencial hídrico variaban entre -1,5 y -4,0 MPa, mientras que en la época seca entre -5,5 y -7,5 MPa.

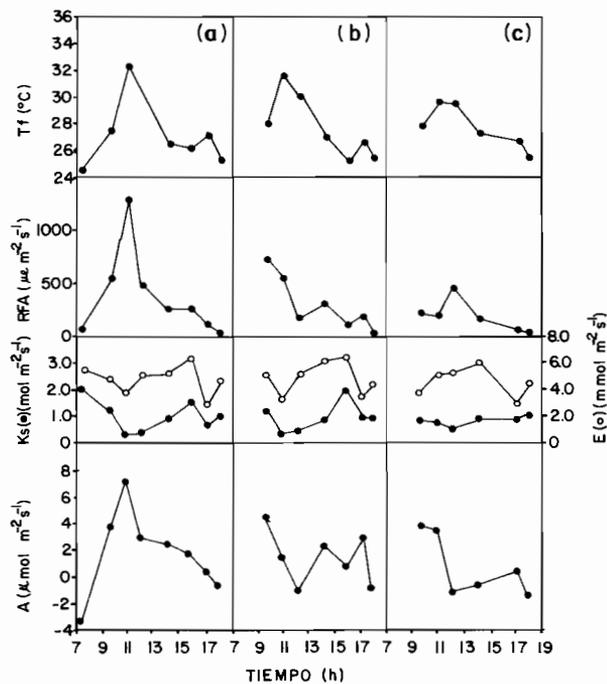
En nuestro estudio, el potencial hídrico de *A. germinans* durante la época seca, osciló entre -3,2 y -5,5 MPa, lo cual puede deberse a que en el área de estudio las diferencias en cuanto al potencial hídrico del sustrato no son tan pronunciadas (Tabla 1, Rada et al. 1989). En Chichiriviche la evaporación, durante la misma época, crea un sustrato hipersalino con potenciales hídricos muy bajos (Medina et al 1989).

Es importante destacar, que a pesar de las grandes variaciones diarias del potencial hídrico, que experimentan estas dos especies ellas pierden turgor durante algunas horas del día (Tablas 1 y 2). Rada et al (1989) mostraron que *R. mangle* pierde turgor durante algunas horas del mediodía en la

AZOCAR, RADA Y OROZCO



**Figura 4:** Efecto de la orientación y exposición de las hojas sobre la transpiración ( $E$ ), la conductancia foliar ( $K_s$ ) y la tasa de asimilación ( $A$ ) en *Rhizophora mangle* a) hojas horizontales, b) hojas verticales y c) hojas sombreadas.



**Figura 5:** Efecto de la orientación y exposición de las hojas sobre la transpiración ( $E$ ), la conductancia foliar ( $K_s$ ) y la tasa de asimilación ( $A$ ) en *Avicennia germinans* a) hojas horizontales, b) hojas verticales y c) hojas sombreadas.

época seca, lo cual sugiere que, en estas especies, el mecanismo de disminuir el potencial hídrico durante las horas del mediodía no es suficiente para extraer agua del suelo y por ende mantener un balance hídrico favorable. Sin embargo, en *R. mangle* durante la época seca se encuentra una disminución del módulo de elasticidad que puede compensar la pérdida de turgor, ya que las hojas con paredes más rígidas tienen un rango de contenido de humedad tisular menor en el cual el turgor es positivo (Goldstein et al 1989). Probablemente *A. germinans* también presenta el mecanismo de aumentar la rigidez de las paredes en la época seca.

En los resultados presentados en la Fig. 2, *A. germinans* disminuye considerablemente sus tasas fotosintética y transpiratoria en la época seca. Esto puede deberse a temperaturas foliares relativamente bajas durante el día de medición, o a una disminución del potencial hídrico foliar que produjo un estrés durante parte del día o a la combinación de ambos factores.

Smith et al (1989) encontraron que en distintas especies de mangle, la fotosíntesis disminuía en la época seca debido a cambios en la diferencia de presión de vapor hoja-aire. Resultados similares fueron obtenidos por Ball y Farquhar (1984) en *Avicennia marina* y *Aegiceras corniculatum* en condiciones de luz saturante. En nuestro caso, las condiciones de luz en las cuales realizamos las mediciones eran relativamente bajas, por lo tanto, creemos que el efecto de disminución de la tasa fotosintética de *A. germinans* no debe haberse producido como consecuencia de aumento del DPV.

En contraste, en *R. mangle* la tasa fotosintética aumentó en la época seca, lo cual puede ser una consecuencia de que las temperaturas foliares se mantuvieron por encima del óptimo fotosintético durante gran parte del día de la época húmeda (Fig. 3). Por otra parte, las tasas de fotosíntesis de *R. mangle* son sorprendentemente bajas, probablemente esto se deba a que crece en un medio muy salino.

Algunos autores han señalado que la tasa fotosintética de algunas especies de mangle, disminuye a medida que aumenta la salinidad por

efecto de un aumento en la concentración interna de iones (Ball y Farquhar 1984, Ball y Anderson 1986, Ball et al. 1987). En el curso diario mostrado para la época seca, las temperaturas foliares fueron más cercanas al óptimo y la conductancia fue mayor, lo cual explicaría el aumento de la tasa fotosintética durante esta época.

Las plantas típicas del ecosistema manglar, de acuerdo a sus características fotosintéticas pueden considerarse como plantas de sol (Smith et al. 1989), aunque la fotosíntesis en estas especies típicamente se satura a intensidades de luz moderada (Moore et al. 1972, 1973, Andrews et al 1984, Ball y Critchley 1982). *Rhizophora mangle* presenta sus hojas orientadas verticalmente, lo cual evita que las altas irradiaciones sobrecalienten las hojas por encima del óptimo de temperatura para la fotosíntesis, facilitando, que estas hojas tengan mayor tasa fotosintética a menores intensidades de luz.

En distintas especies de mangle del sur de Florida y de Australia, la tasa asimilatoria y la conductancia foliar son máximas a temperaturas entre 25°C y 30°C, disminuyendo abruptamente a partir de 35°C y en 40°C es cercana a cero (Moore et al 1973, Andrews et al 1984, Ball 1986, Ball et al 1988); este no es el caso en *R. mangle* que mostró un óptimo entre 34 y 35°C, ni en *A. germinans* cuyo óptimo se encontró cerca de los 37°C, las cuales son temperaturas alrededor de 10°C más altas que la temperatura media del área.

El principal objetivo de este trabajo fue el de comparar el efecto que sobre el intercambio de gases podrían tener mecanismos distintos de regulación de la salinidad interna y los probables costos involucrados en cada uno de ellos. *Avicennia germinans* que presenta como mecanismo la secreción de sales a través de las glándulas en las hojas, presentó una tasa fotosintética muy superior a la observada en *R. mangle* que es una especie que solo excluye sales a nivel de las raíces. Otros autores también han encontrado valores similares para especies secretoras y ultrafiltradoras (Smith et al 1989, Goldstein et al 1989).

Esta diferencia tan notable en las tasas fotosintéticas llevarían a predecir que *A. germi-*

*nans* debería presentar una tasa de crecimiento mucho mayor que *R. mangle*. Sin embargo, nos podríamos preguntar cuál de los dos mecanismos, ultrafiltración a nivel de las raíces o utilización de glándulas secretoras a nivel de las hojas es más costoso en términos energéticos?

Se han identificado dos tipos de compromisos principales entre tolerancia a la salinidad y crecimiento. En primer lugar, la ultrafiltración involucra considerables costos de carbono a la planta; por ejemplo, el mantenimiento de una tasa de evaporación de  $1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en *A. corniculatum* creciendo en diferentes salinidades está asociado con un incremento en el índice masa radical/área foliar y una disminución en la tasa de incorporación de agua a mayores salinidades (Ball 1988b). Esto significa que *R. mangle* en condiciones de salinidad similares a las de *A. germinans* debería presentar una masa radical mayor para suministrar una cantidad de agua dada, este mayor crecimiento de raíces sería a expensas del crecimiento del vástago lo cual justificaría un mayor crecimiento para *A. germinans*.

En segundo lugar, la mayor eficiencia en el uso de agua también involucra costos considerables de carbono a la planta. El uso conservativo de agua puede ser una consecuencia de los altos costos de carbono involucrados en la incorporación de agua y puede también contribuir a mantener balances favorables carbono/sal/agua (Ball 1988a), aunque la restricción en la transpiración también restringe la tasa de incorporación de  $\text{CO}_2$ , lo cual implica que la planta funcione en concentraciones internas de  $\text{CO}_2$  bajas pero con una alta eficiencia en el uso de agua (Cowan 1977). Tanto *R. mangle* como *A. germinans* aumentan la eficiencia en el uso de agua (EUA) hacia la época seca (Tabla 2), sin embargo, dado que la primera debido a la posición casi vertical de sus hojas evita altas irradiaciones, manteniendo así temperaturas foliares en rangos fisiológicamente aceptables, de acuerdo con Ball (1988a) es una especie más conservativa en el uso de agua en comparación a *A. germinans*. Algunos autores (Ball y Farquhar 1984, Ball 1988a) han sugerido que las plantas más tolerantes a la salinidad son más conservativas en el uso de agua, lo cual no es este el caso ya

que *A. germinans* es más tolerante que *R. mangle*.

El uso conservativo de agua también involucra costos en términos de la variación que se requiere en la orientación de las hojas y en sus propiedades para mantener temperaturas favorables con un enfriamiento evaporativo mínimo (Ball 1988a). El incremento en el ángulo de inclinación reduce la temperatura de la hoja pero también reduce la cantidad de luz disponible para la fotosíntesis. Sin embargo, esto parecería ser ventajoso en el caso de *R. mangle*, la cual aumenta su tasa fotosintética cuando las temperaturas son menores aún con intensidades de radiación más bajas. Björkman et al (1988) mostraron que la fotosíntesis puede ser fuertemente inhibida en hojas de mangles expuestas a luz brillante directa, particularmente en altas salinidades, debido a una marcada reducción de la eficiencia cuántica.

Nuestros resultados muestran que la utilización de glándulas secretoras es un mecanismo más costoso que la ultrafiltración a nivel de raíces. Sin embargo, hay que tener en consideración que ambas especies ultrafiltran el agua proveniente del sustrato, aunque este proceso es más eficiente en *R. mangle* (Clough et al 1982). Por otra parte, *A. germinans* además de ultrafiltrar parte del agua que absorbe a nivel de las raíces (lo cual como vimos anteriormente tiene su costo en términos de carbono), también debe utilizar energía en el mecanismo de secreción de sales, el cual ocurre mediante procesos de transporte activo. En efecto, los resultados de la Tabla 2 sugieren que a pesar de la tasa fotosintética más alta en *A. germinans*, también la tasa de respiración nocturna es de dos a tres veces mayor, lo que da como resultado una relación  $A_{\text{total}}/R_{\text{total}}$  mayor para *R. mangle*. Ball (1988) sugirió que las especies que crecen en lugares más salinos

tienen menores tasas de crecimiento en condiciones óptimas.

*Avicennia germinans* es la especie de mangle que ha sido sugerida como la más tolerante a la salinidad (Tolimson 1986), por lo tanto, sus tasas de crecimiento deberían ser más bajas, las cuales se podrían explicar por los costos energéticos involucrados en sus mecanismos de tolerancia.

## AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fué financiada por el CDCHT-ULA a través del proyecto C-290-86. Agradecemos a INPARQUES por permitirnos realizar el trabajo en el Parque Nacional Morrocoy y a los directores y personal de éste parque por su cooperación. Agradecemos también a Luis Nieto y Ely Saúl Rangel por su asistencia técnica en el trabajo de campo y a Fernando Castellano por su cooperación en el campo y el laboratorio.

## BIBLIOGRAFIA

- Andrews, T.J., Clough, B.F., Muller, G.J. 1984. Photosynthetic gas exchange and carbon isotope ratios of some mangroves in North Queensland, Vol 9 p. 15-23. In: Teas, H.J. (Ed), Physiology and Management of Mangroves. Task for Vegetation Science. Dr. W. Junk, The Hague
- Atkinson, M.R., Findlay, G.P., Hope, A.B., Pitman, M.B., Saddler, H.D.W., West, K.R. 1967. Salt regulation in the mangroves *Rhizophora mucronata* Lam and *Aegialitis annulata* R.Br. Australian Journal Biological Science 20: 589-99.
- Ball, M.C. 1986. Photosynthesis in mangroves. Wetlands (Australia) 6:12-22.
- Ball, M.C. 1988a. Ecophysiology of mangroves. Tress, Structure and Function 2:129-142.
- Ball, M.C. 1988b. Salinity tolerance in the mangroves, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*. I. Water use in relation to growth, carbon partitioning and salt balance. Australian Journal of Plant Physiology 15: 447-64.
- Ball, M.C., Anderson, J.M., 1988b. Sensitivity of photosystem II to NaCl in relation to salinity tolerance. Comparative studies with thylakoids of the salt-tolerance mangrove, *Avicennia marina* and the salt-sensitive pea, *Pisum sativum*. Australian Journal of Plant Physiology 13: 689-698.
- Ball, M.C., Critchley, C. 1982. Photosynthetic responses to irradiance by the gray mangrove *Avicennia marina* grown under different light regimes. Plant Physiology 70: 1101-1106.
- Ball, M.C., and Farquhar, G.D. 1984. Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions Plant Physiology 74: 7-11.
- Ball, M.C., Cowan, I.R., and Farquhar, G.D. 1988. Maintenance of leaf temperature and the optimization of carbon gain in relation to water loss in a tropical mangrove forest. Australian Journal of Plant Physiology 15: 263-276.
- Ball, M.C., Chow, W.S., and Anderson, J.M., 1987. Salinity-induced potassium deficiency causes loss of functional photosystem II in leaves of the gray mangrove, *Avicennia marina* through depletion of the atrazine-binding polypeptide. Australian Journal of Plant Physiology 14: 351-361.
- Björkman, O., Demmig, B., and Andrews, T.J. 1988. Mangrove photosynthesis response to high irradiance stress. Australian Journal of Plant Physiology 15: 43-61.
- Caemmerer, S von, and Farquhar, G.D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta 153: 376-387.
- Clough, B.F. 1984. Growth and salt balance of the mangroves *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. and *Rhizophora stylosa* Griff. in relation to salinity. Australian Journal of Plant Physiology 11: 419-430.
- Clough, B.F., Andrews, T.J., and Cowan, I.R. 1982. Physiological processes in mangroves, p. 213-222 In: B.F. Clough (Ed.), Mangrove Ecosystems in Australia: Structure, Function and Management. Australian National University Press, Canberra.
- Cowan, I.R. 1977. Stomatal behaviour and environment. Advances in Botanical Research 4: 117-127.
- Flowers, T.J., Hajibagheri, M.A., and Clipson, N.J.W. 1986. Halophytes. Quarterly Review of Biology 61: 313-17.
- Goldstein, G., Rada, F., Sternberg, L., Burguera, J.L., Burguera, M., Orozco, A., Montilla, M., Zabala, O., Azócar, A., Canales, M.J., and Celis, A. 1989. Gas exchange and water balance of a mistletoe species and its mangrove hosts. Oecologia 78: 176-183.
- Hamze, M. 1985. Xylem sap extraction from citrus seedlings using a modified pressure chamber method. Journal of Plant Nutrition 8: 219-232.
- Medina, E., Cram, W.J., Lee, H.S.J., Luttge, U., Popp, M., Smith, J.A.C., and Díaz, M. 1989. Ecophysiology and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. I. Site description and plant communities. New Phytologist 111: 223-243.
- Moon, G.H., Clough, B.F., Peterson, C.A., and Allaway, W.G. 1986. Apoplastic and symplastic pathways in *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. roots revealed by fluorescent tracer dyes. Australian Journal of Plant Physiology 13: 637-648.
- Moore, R.T., Miller, P.C., Albright, D., and Tieszen, L.L. 1972. Comparative gas exchange characteristics of three mangrove species in winter. Photosynthetica 6: 387-393.
- Moore, R.T., Miller, P.C., Ehleringer, J., and Lawrence, W. 1973. Seasonal trends in gas exchange characteristics of three mangrove species. Photosynthetica 7: 387-94.
- Rada, F., Goldstein, G., Orozco, A., Montilla, M.,

- Zabala, O., and Azócar, A. 1989. Osmotic and turgor relations of three mangrove ecosystem species. *Australian Journal of Plant Physiology* 16: 477-486.
- Scholander, P.F. 1968. How mangroves desalinate seawater. *Physiologia Plantarum* 21: 251-61.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Hemmingsen, E.A., and Garey, W. 1962. Salt balance in mangroves. *Plant Physiology* 37: 722-729.
- Scholander, P.F., Bradstreet, E.D., Hammel, H.T., and Hemmingsen, E.A. 1966. Sap concentrations in halophytes and some other plants. *Plant Physiology* 41: 529-532.
- Smith, J.A.C., Popp, M., Luttge, U., Cram, W.J., Díaz, M., Griffiths, H., Lee, H.S.J., Medina, E., Schafer, C., Stimmel, K.-H., and Thonke, B. 1989. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. VI. Water relations and gas exchange of mangroves. *New Phytology* 11: 293-307.
- Tomlinson, P.B. 1986. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press, Cambridge. 413 pp.
- Van Steveninck, R.F.M., Armstrong, W.D., Peters, P.D., and Hall, T.A. 1976. Ultrastructural localization of ions. III. Distribution of chloride in mesophyll cells of mangrove (*Aegiceras corniculatum* Blanco) *Australian Journal of Plant Physiology* 3: 367-376.
- Waisel, Y., Eshel, A., and Agami, M. 1986. Salt balance of leaves of the mangrove *Avicennia marina*. *Physiologia Plantarum* 67:67-72.
- Yeo, A.R., and Fowers, T.J. 1986. Salt tolerance in the halophyte *Suaeda maritima* L Dum.: evaluation of the effect salinity upon growth. *Journal of Experimental Botany* 31: 1171-1183.