

**“REGULACION ESTOMATICA EN LA PÉRDIDA DEL AGUA EN
ARBUSTOS DE *Lippia origanoides* H.B.K. EN EL AMBIENTE
SEMIARIDO DEL CAÑON DEL RIO CHICAMOCHA, SANTANDER”**

MARIA IDALI TACHACK GARCÍA

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
BUCARAMANGA
2005**

**“REGULACION ESTOMATICA EN LA PÉRDIDA DEL AGUA EN
ARBUSTOS DE *Lippia origanoides* H.B.K. EN EL AMBIENTE
SEMIARIDO DEL CAÑÓN DEL RIO CHICAMOCHA, SANTANDER”**

MARIA IDALI TACHACK GARCÍA

Trabajo de investigación para optar al título de Bióloga

DIRECTOR:

NELSON F. RODRIGUEZ LÓPEZ

M.Sc. Fisiología Vegetal

CODIRECTOR:

WILMER A. TEZARA FERNANDEZ

D.Sc. en Botánica

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGIA

BUCARAMANGA

2005

A mis padres por su apoyo y colaboración incondicional que me permitió
llevar a feliz término mi carrera.

AGRADECIMIENTOS

La autora expresa sus agradecimientos a:

A mi director de Trabajo de investigación, Nelson Rodríguez López por su apoyo y recomendaciones útiles para la realización de este proyecto.

A mi codirector, Wilmer Tezara por su incondicional apoyo, consejos y por darme la oportunidad de compartir con él y los integrantes del Laboratorio de Ecofisiología de Xerófitas (Dra. Ana Herrera, Dra. Rosa Urich, Lic. Oranys Marín, Br. Rita Colombo, Br. Shaybeth Irazabal y Br. Valentina Villalobos) de la Universidad Central de Venezuela, Venezuela.

A mi amigo Lic. Oranys Marin, de la Universidad Central de Venezuela por sus enormes aportes y conceptos en el área necesarios para la escritura de este proyecto.

A los integrantes del Grupo Nacional de Ecofisiología & Metabolismo Vegetal Tropical – GIEFIVET – (Dalia Blanco, Carolina Hernández, Oscar Ayala, Iván Camargo, Diana Blanco, Mike Camargo) por su colaboración en las salidas de campo.

A Luz Marina Melgarejo, Andrés Barón y Diego Giraldo de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá por el préstamo de los equipos y su colaboración en la toma de datos de campo necesarios para realizar este trabajo de investigación.

A la comunidad del corregimiento de Pescadero por permitirnos realizar este proyecto en sus terrenos y por la atención prestada para todos nosotros.

A José Arango por su compañía y colaboración en la parte de campo del presente proyecto.

A mi mamá por su paciencia, comprensión y apoyo sentimental durante el tiempo sustraído para la realización de este proyecto.

A mis padres por su apoyo desinteresado y económico necesario para la realización de mi trabajo de investigación.

A mi familia por apoyarme en la distancia para llevar a feliz término mi proyecto.

Al Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia (IDEAM) por proporcionarnos los registros de la estación de Cepitá para ubicar los momentos de muestreo.

A COLCIENCIAS, por su apoyo económico a través del Centro Nacional de Investigaciones para la Agroindustrialización de Especies vegetales Aromáticas y Medicinales Tropicales- CENIVAM, para la ejecución de este trabajo.

CONTENIDO

	Pag
INTRODUCCIÓN	1
1. MARCO TEÓRICO O ANTECEDENTES	3
2. HIPÓTESIS	7
3. OBJETIVOS	
3.1 Objetivo General	8
3.2 Objetivos Específicos	8
4. MATERIALES Y MÉTODOS	
4.1 Área de estudio	9
4.2 Material vegetal	9
4.3 Variables microclimáticas y ecofisiológicas	12
4.4 Análisis estadístico	14
5. RESULTADOS	
5.1 Variables Microclimáticas	15
5.2 Variables ecofisiológicas	17
6. DISCUSIÓN	
6.1 Variables Microclimáticas	28
6.2 Variables ecofisiológicas	28

7. CONCLUSION	33
8. BIBLIOGRAFIA	34

LISTA DE FIGURAS

	Pag
Figura 1. Mapa vial del Departamento de Santander.	10
Figura 2. Ubicación de la zona de muestreo.	11
Figura 3. Precipitación promedio mensual de la estación de Cepita (1984 – 2004 IDEAM).	15
Figura 4. Variables microclimáticas de la zona en las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).	17
Figura 5. Potencial hídrico foliar (Ψ_{foliar}) de arbustos de <i>Lippia organoides</i> para las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).	18
Figura 6. Potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo}) para las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).	19
Figura 7. Déficit de presión de vapor (Δw) de las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).	20

Figura 8. Conductancia estomática para las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).

21

Figura 9. Correlación entre conductancia estomática (g_s) y potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo}) durante la época de lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).

22

Figura 10. Correlación entre conductancia estomática (g_s) y potencial hídrico foliar (Ψ_{foliar}) durante la época de Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).

23

Figura 11. Correlación entre conductancia estomática (g_s) y déficit de presión de vapor (Δw) durante la época de Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).

24

Figura 12. Tasa transpiratoria de las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).

25

Figura 13. Correlación entre transpiración (E) y déficit de presión de vapor (Δw) durante la época de Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).

26

Figura 14. Correlación entre conductancia estomática (g_s) y tasa transpiratoria (E) de las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).

27

TITULO: “REGULACION ESTOMATICA EN LA PÉRDIDA DEL AGUA EN ARBUSTOS DE *Lippia organoides* H.B.K. EN EL AMBIENTE SEMIARIDO DEL CAÑÓN DEL RIO CHICAMOCHA, SANTANDER”*

María Idalí Tachack García **

Palabras claves: *Lippia organoides*, sequía, conductancia estomática, tasa transpiratoria, déficit de presión de vapor.

Descripción

Los estudios ecofisiológicos de *Lippia organoides* (Verbenaceae) pueden contribuir al aprovechamiento sostenible de esta especie considerada como promisoría para la industria de aceites esenciales. El déficit hídrico (DH) prolongado, es el mayor factor ambiental que afectan la fisiología y limita la productividad vegetal. *L. organoides*, presenta una estrecha distribución geográfica que involucra ambientes semiáridos, a diferencia de otras especies de su género que presentan una amplia distribución y crecen en ambientes con mayor disponibilidad hídrica. Por tanto, es necesario conocer que mecanismos fisiológicos afectan o favorecen la permanencia de esta especie en su hábitat natural. En este estudio nos hemos concentrado en la caracterización de las relaciones hídricas y control estomático de *L. organoides*. El estudio se realizó en condiciones naturales en el cañón del Río Chicamocha. Las variables fisiológicas evaluadas fueron: tasa transpiratoria (E), resistencia estomática (r_s), conductancia estomática (g_s), temperatura foliar (T_f), temperatura del aire (T_a), humedad relativa (HR), densidad de flujo fotónico (DFF), potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo}) y foliar (Ψ_{foliar}). Se encontró una reducción significativa en la g_s durante la época seca y una correlación significativa entre g_s y Ψ_{suelo} ($r^2=0,85$), reflejando la influencia del contenido hídrico del suelo sobre las relaciones hídricas de la planta. Además, se observó una correlación inversa entre la g_s y el Δw ($r^2= 0,6$) y una correlación directa entre la E y el Δw ($r^2= 0,9$), indicando que el Δw regula la g_s y la E en esta especie. En este trabajo, se observó que menores valores de Ψ_{foliar} asociados a mayores valores de Δw causan una disminución significativa en la g_s en *L. organoides*, lo cual sugiere que el cierre estomático durante la sequía podría ser uno de los mecanismos para evitar la pérdida excesiva de agua en épocas donde el Δw y la T_a son elevados y la disponibilidad de agua en el suelo es limitante.

* Trabajo de Investigación

** Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Nelson Rodríguez López – Wilmer Tezara.

TITLE: "STOMATAL REGULATION IN THE WATER LOSS IN SHRUBS OF *Lippia organoides* H.B.K. IN THE ENVIRONMENTAL SEMI-ARID IN THE CHICAMOCHA RIVER CANYON, SANTANDER" *

María Idalí Tachack García **

Key words: *Lippia organoides*, drought, stomatal conductance, transpiration rate, vapour pressure deficit

Description

Ecophysiological studies of *Lippia organoides* (Verbenaceae) they can contribute to the sustainable use of this species considered as promissory for the oils essentials industry. The prolonged water deficits (DH), it's the biggest environmental factor that limits physiology and productivity of plants. *L. organoides* displays a narrow geographic distribution that involves ecosystem semi-arid, unlike other species of its genera that present a wide distribution and it grow in habitats with greater hydric accessibility. Therefore it's necessary to know that physiological mechanisms affect or favor the permanence of this species in their natural habitat. In this study we have concentrated on the characterization of the water relationships and stomatal control of *L. organoides*. The study was made in natural conditions in the Chicamocha River canyon. The physiologic variables that were evaluated: transpiration rate (E), stomatal resistance (r_s), stomatal conductance (g_s), leaf temperature (T_l), air temperature (T_a), relative humidity (HR), density of photonic flow (DFF), soil water potential (Ψ_{suelo}) and leaf water potential (Ψ_{foliar}). It found a significant reduction in the g_s in the dry season and a significant correlation between g_s and Ψ_{suelo} ($r^2=0,85$), reflecting the influence of the water content in soil on the water relationships of the plant. Also, it observed an inverse correlation between g_s and Δw ($r^2 = 0,6$) and a direct correlation among E and Δw ($r^2= 0,9$) indicating that the Δw regulates to g_s and E in this species. Under natural conditions it was observed that smaller values of Ψ_{foliar} associated with bigger values of Δw cause a significant decrease in g_s in *L. organoides*, indicating that the stomatal closure during the drought could be one of the mechanisms to avoid the excessive loss water in dry seasons, where the Δw and the T_a are high and the water availability in the soil is limited.

* Trabajo de Investigación

** Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Nelson Rodríguez López – Wilmer Tezara.

INTRODUCCIÓN

El déficit hídrico afecta gran cantidad de procesos fisiológicos de las plantas disminuyendo la conductancia estomática (g_s) y la transpiración (E) debido a la reducción de la proporción células epidérmicas de los estomas / número de tricomas. Además la reducción de la presión de turgencia y del potencial hídrico foliar (Ψ_{foliar}) afecta procesos enzimáticos, el transporte electrónico y en algunas ocasiones el contenido de clorofila. También existen cambios en la estructura y configuración de macromoléculas como consecuencia de la pérdida o modificación del estado del agua (Tyree & Sperry, 1989; Majumdar *et al.*, 1991; Brodibb & Holbrook, 2003).

En muchas especies, el cierre estomático se ha sugerido como el principal mecanismo regulador de la pérdida de agua y la ganancia de CO_2 para el proceso fotosintético. Sin embargo, el déficit hídrico, afecta el Ψ_{foliar} de las plantas también influye en la tasa asimilatoria neta de CO_2 y en E por unidad de área foliar y a nivel de la planta entera (Farquhar & Sharkey, 1982). Se ha encontrado en plantas de *Ipomoea carnea*, *Jatropha gossypifolia*, *Alternanthera crucis* que el Ψ_{foliar} es reducido en un 50% cuando estas plantas se encuentran sometidas a déficit hídrico (Tezara *et al.*, 1998).

Por otro lado el cañón del Río Chicamocha, lugar donde se realizó el estudio se encuentra ubicado en la parte oriental de Santander y se divide en tres cuencas: alta, media y baja, se caracteriza por presenta aluviones, entisoles regosólicos y suelos esqueléticos. En las terrazas aluviales, se presenta la serie Pescadero con suelos livianos, pedregosos, profundos, bien drenados, sin erosión (Malagón & Chaparro, 1995). Allí en esas condiciones se encuentran poblaciones dominantes de *Lippia organoides*, especie

perteneciente a la familia Verbenaceae, que se haya distribuida en Colombia en zonas secas de las regiones: Andina 1100-2350 m., Costa Atlántica 0-150 m. y Valles Interandinos 370-1000 m. (Fernández-Alonso, 2001).

Considerando que la búsqueda de nuevos productos y combinaciones de sustancias químicas de origen natural de la familia Verbenaceae es importante para la naciente industria de aceites esenciales en nuestro país (Stashenko *et al.*, 2003), *L. origanoides* es una especie promisoría que amerita su investigación. Por lo tanto, es importante entender las relaciones de forma y función de *L. origanoides* durante la época de sequía y lluvia como paso previo a las aplicaciones industriales de esta especie. En este estudio hemos caracterizado el comportamiento estomático, la pérdida de agua y la fijación de carbono en plantas de *L. origanoides* en el ambiente natural semiárido del cañón del Río Chicamocha, Santander

1. MARCO TEORICO – ANTECEDENTES

El déficit hídrico se desarrolla cuando las plantas absorben menos agua del suelo a través de las raíces que aquella que pierde por transpiración. Así el contenido relativo de agua (CRA) y el ψ_{foliar} disminuye lo que provoca que la concentración de iones y solutos aumente, haciendo que el potencial osmótico disminuya para impedir la pérdida de turgencia en las células de la raíz (Lawlor, 1995).

Las plantas transportan enormes cantidades de agua, en un intervalo de 200 a 1000 veces la masa seca de su cuerpo en toda su vida. Esto es necesario para mantener la turgencia del protoplasma y ocurra la expansión de las hojas a la atmósfera para una adecuada absorción y asimilación de CO_2 , con la inevitable consecuencia de pérdida de agua en forma de vapor por transpiración, es decir, la difusión de agua a través de los poros del aparato estomático (Hsiao & Xu, 2000).

Las transpiración, está controlada por el gradiente de concentración del vapor de agua entre el aire y la hoja (Δw); a cambio de lo que se puede perder por difusión, así la planta controla la toma de CO_2 necesario para la fotosíntesis (A) (Canny, 1998).

La E depende principalmente de: la diferencia de Δw y la resistencia a la difusión. Este último está relacionado con: la resistencia asociada a la difusión a través del estoma, llamada *resistencia estomática de la hoja* y con la resistencia debido a la capa de aire que se encuentra cercana a la superficie de la hoja, este componente es llamado *resistencia de la capa límite* (Sharpe *et al.*, 1987).

Además, el Δw juega un papel regulatorio en la actividad estomática ya que limita la pérdida de agua por transpiración minimizando el efecto del déficit hídrico producto de las pronunciadas variaciones diurnas y estacionales del clima que regulan ese proceso. El mecanismo subyacente en respuesta a la humedad, se basa en que la g_s disminuye cuando el Δw aumenta (Jones, 1998; Meinzer, 2002; Medrano & Flexas, 2003; Iio *et al.*, 2004). Algunas especies vegetales presentan sensibilidad al Δw provocando alteraciones en la g_s y poca variación del Ψ_{foliar} , minimizando el incremento en la E con respecto al incremento del Δw (Tardieu & Simonneau, 1998; Franks & Farquhar, 1999).

El principal mecanismo regulador de la A bajo déficit hídrico es el cierre estomático en respuesta a la disminución del Ψ_{foliar} y la concentración interna de CO_2 (C_i) (Farquhar & Sharkey 1982; Brestic *et al.*, 1995; Ehleringer, 1995; Cornic, 2000) que causa una disminución en la capacidad fotosintética de las células del mesófilo (Chaves & Pereira, 1992).

En algunas especies la disminución del Ψ_{foliar} se vería reflejada en una disminución en la A pero la operatividad estomática (g_s y C_i) permanece constante, esto es conocido como colimitación de la A (Ehleringer, 1983; Forseth & Ehleringer, 1983). Lo cual puede resultar en una maximización de la eficiencia de uso del agua (EUA) (Von Caemmerer & Farquhar, 1981; Farquhar & Sharkey, 1982). Un incremento en la EUA puede ser atribuido a una combinación de efectos que reducen la g_s y aumentan la A (Eamus, 1991; Saxe *et al.*, 1998). Los factores que afectan la A y la E afectan la EUA, ya que esta aumenta cuando el Ψ_{suelo} disminuye y el déficit hídrico aumenta (Lin *et al.*, 2001)

En ambientes semiáridos, la accesibilidad al agua es el principal factor que limita la A y el crecimiento de las plantas, por tanto, las especies que crecen en ese tipo de regiones se han adaptado a un ambiente en el cual el déficit hídrico afecta fuertemente en alguna etapa de su ciclo de vida (Greenway & Munns, 1980; Schulze *et al.*, 1987; Wilson *et al.*, 2001; Wullschlegel *et al.*, 2002)

Durante el verano, la vegetación del mediterráneo la cual se encuentra ubicada en un ecosistema semiárido es sometida a períodos severos de déficit hídrico donde las plantas exhiben grandes reducciones en el área de las hojas, el contenido relativo del agua y el Ψ_{foliar} (Kyparissis *et al.*, 1995; Scarascia-Mugnozza *et al.*, 1996)

En diferentes especies de hábitats semiáridos se ha observado que la máxima apertura estomática ocurre en las primeras horas de la mañana y en horas de la tarde, ya que la temperatura a la que están expuestas es baja y la A es mayor (Schulze & Hall, 1982; Chaves, 1991; Pereira & Chaves, 1993). Pereira & Chaves (1993), reportan al medio día la mayor depresión de la A asociada al cierre estomático, el cual simultáneamente reduce a E . Este proceso complejo es evidenciado por los efectos del Ψ_{foliar} y el Δw sobre los movimientos del estoma que varía entre especies. Sin embargo, la apertura estomática responde predeciblemente a la turgencia de las células guardas (Franks *et al.*, 1995). A pesar de ello, se conoce por otros estudios en los que se han medido las relaciones entre la presión de las células guarda y la apertura estomática, que la regulación estomática se realiza por aumento o disminución de la presión de turgencia (Meidner, 1982).

L. origanoides, presenta una distribución Neotropical, Caribe y norte de Sur América (Giuseppe, 2003). Además de su uso como condimento, el aceite esencial y sus hojas en cocimiento son carminativas y mejoran el

funcionamiento gastrointestinal, posee también propiedades antiespasmódicas y contra las náuseas, son sudoríficas, se utilizan como sedantes y tónicas nervioso, contra el resfrió, tos y asma, asimismo tiene efecto diurético, desinfectante, enemagoga y además se usa contra la caspa (Giuseppe, 2003).

El extracto de sus hojas contienen altas proporciones de aceites esenciales como el carvacril y thymol, y también sesquiterpenos, ácidos fenólicos, ácido ursólico, minerales y taninos (Giuseppe, 2003). Se ha estudiado además la proporción de la producción entre hojas, tallos y flores (Morais *et al.*, 1972).

2. HIPÓTESIS

Si la conductancia estomática en plantas de *Lippia origanoides* varía en función de la oferta hídrica del suelo, entonces, la regulación de la pérdida de agua por transpiración evidenciaría un control estomático que permite la permanencia de esa especie en el ambiente semiárido del cañón del río Chicamocha.

3. OBJETIVOS

3.1 GENERAL

Evaluar los efectos de la disponibilidad de agua en el suelo sobre las relaciones hídricas en plantas de *Lippia origanoides* en el ambiente semiárido del Cañón del Río Chicamocha, Santander.

3.2 ESPECÍFICOS

- Examinar el estado hídrico de la planta a través de la variación diurna y estacional de la conductancia estomática y su relación con la disponibilidad hídrica del suelo.
- Determinar la variación en la tasa transpiratoria y su relación con la conductancia estomática, la disponibilidad hídrica del suelo y el déficit de presión de vapor.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el corregimiento de Pescadero, municipio de Piedecuesta en la zona baja del Cañón del Río Chicamocha. La localidad experimental se encuentra ubicada a 6° 48' 42.6" latitud norte y 73° 00' 29.6" longitud oeste a una altura de 500 m.s.n.m. (Ver figura 1 y figura 2).

4.2 MATERIAL VEGETAL

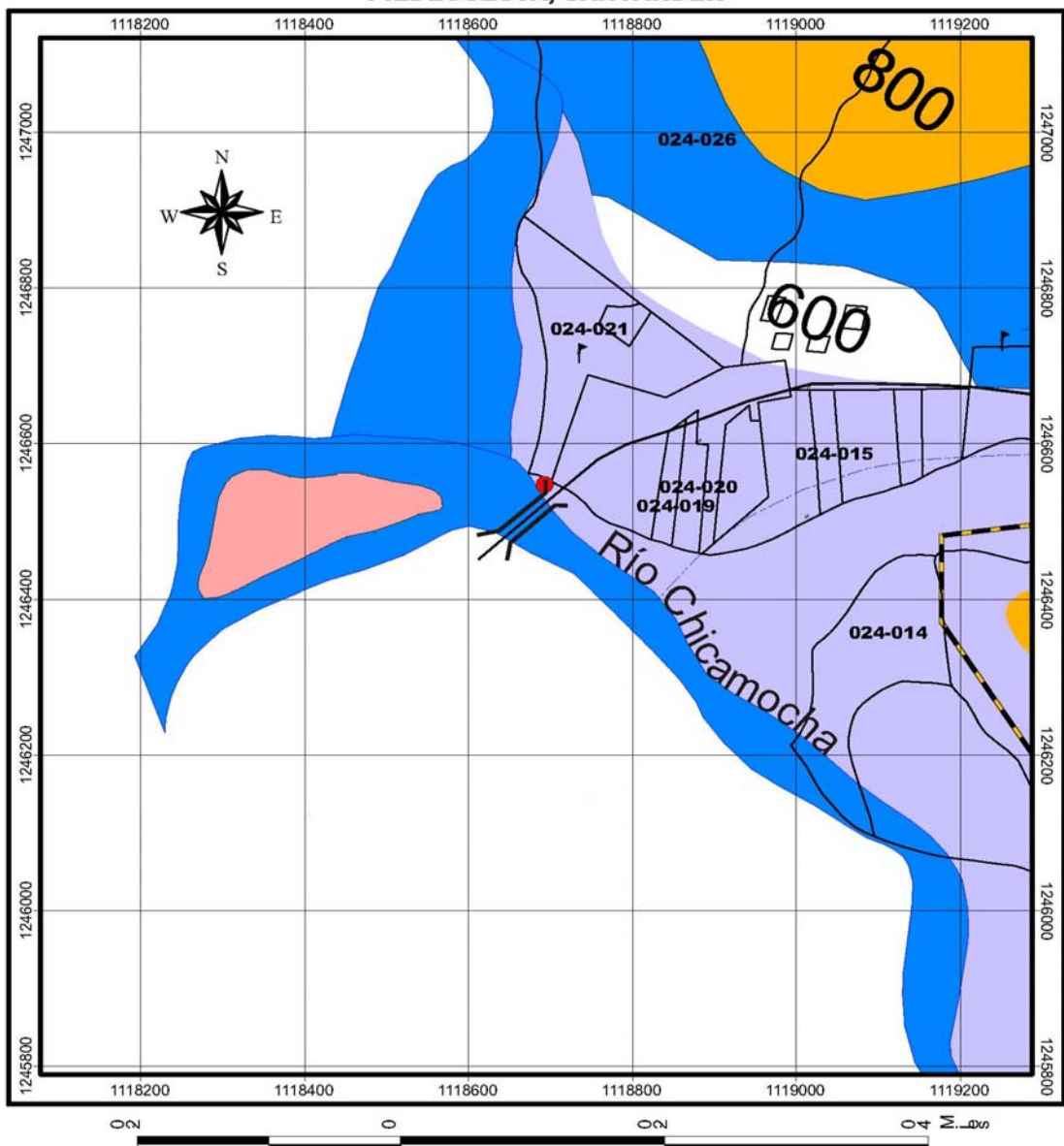
Lippia organoides es un arbusto aromático, con olor a artemisa y/o a orégano, hasta 3,5 m alto, muy ramificado decíduo; ramas subredondeadas, estriadas, hirtas pubescentes, hojas opuestas decusadas, pecíolos cortos, 1-10 mm largo, limbos de color verde a verde oscuro por el haz gris plateado por el envés, tamaño de la hoja muy variable según la oferta ambiental propicios (6 X 3,5 cm) o más secos y/o pobres (5 X 3 mm), lanceolado o ovado oblongo, crenado denticulado a lo largo del margen; Inflorescencia axilares verticiladas, 4-6 por axila, pedúnculos 1-6 mm, generalmente más cortas que longitud de las hojas que la subtienden, cabezuelas ovado tetragonas a prismático alargadas, 4-15 mm de largo, brácteas florales ovadas, en 4 series, imbricadas más cortas que las flores; flores en 4 series, imbricadas 4mm de largo, fragantes de pétalos unidos, blancas, cáliz comprimido, aovado, bifido, fruto oblicuamente ovado, subcomprimido, cubierto por el cáliz persistente, su distribución es Neotropical, Caribe y norte de sur América (López, 1977).

Figura 1. Mapa hidrológico del Departamento de Santander y ubicación de la zona de muestreo (○)



Fuente: Atlas de Santander, CORPES, 1991

Figura 2. Zona de muestreo (●)



Fuente: Plan de Ordenamiento Territorial, Piedecuesta

4.3 VARIABLES MICROCLIMÁTICAS Y ECOFISIOLÓGICAS

Determinación de las épocas de medición

Las épocas de toma de datos fueron determinadas mediante el análisis de los registros de la precipitación de los últimos 20 años (1984 – 2004) de la estación meteorológica del municipio de Cepitá, perteneciente a la red de estaciones climáticas del Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia (IDEAM).

Considerando lo anterior, fueron realizadas tres salidas de campo de tres días de duración cada una, durante tres épocas diferentes (lluvias, sequía y transición) y en cada una se efectuaron mediciones desde las 9:00 a.m. hasta las 5:00 p.m. en intervalos de dos horas.

Variables microclimáticas

El registro de las variables microclimáticas: densidad de flujo fotónico (DFF), temperatura del aire (T_a) y porcentaje de humedad relativa (HR) fue realizado a través de un sensor de Luz para radiación fotosintéticamente activa, un sensor de temperatura y un sensor de HR conectados a un porómetro de estado estable modelo LI – COR 1600 (LI - COR, Lincoln, NE, USA).

Variables Eco fisiológicas

Los datos de temperatura foliar (T_f), la E y la resistencia estomática (r_s), fueron obtenidos con la termocupla de la cámara de medición conectados a un porómetro de estado estable modelo LI – COR 1600 (LI - COR, Lincoln, NE, USA). Las mediciones fueron realizadas en cinco hojas totalmente expandidas del estrato superior del dosel foliar de cuatro arbustos escogidos

al azar, en una población ubicada en la localidad experimental. Las mediciones en las hojas fueron realizadas en la cara abaxial de la misma, introduciéndola en la cámara de medición conservando su ángulo de inserción en la planta.

Conductancia estomática (g_s). Los datos del porómetro de r_s ($s\text{ cm}^{-1}$) se transformaron a g_s ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{ s}^{-1}$). Para esto se realizó la división $1/r_s$ para obtener un valor en cm s^{-1} . Luego, se dividió cada valor sobre 10 para transformarlos en mm s^{-1} y finalmente, se multiplicó por el factor de conversión que tenía en cuenta la presión atmosférica de la zona (95 KPa) y la T_f de cada medición (Pearcy *et al.*, 1989).

Gradiente de concentración del vapor de agua entre el aire y la hoja (Δw). Para hallar este valor se utilizó la fórmula propuesta por Jones (1983):

$$\Delta w = e_f - e_a$$

Donde:

e_f , presión de vapor de H_2O en la hoja = $\text{antilog } 9.2435 - (2305/T_f)$ (mbars)

e_a , a la HR del ambiente $(\text{HR}/100) \times \log \text{aire}$ (mbars)

$\log \text{aire a } 100\% \text{ HR} = \text{aire saturado de agua} = \text{antilog } 9.2435 - (2305/T_a)$
(mbars)

T_f o $T_a = T_f$ o T_a °C tomada (respectivamente + 273 (°K))

Potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo}). Este parámetro se determinó mediante la instalación de dos tensiómetros (Soil Moisture, USA) ubicados aproximadamente a 20 cm. de profundidad en el suelo en medio de las plantas evaluadas.

Potencial hídrico foliar (Ψ_{foliar}). Se determinó a través de una bomba de presión PMS 200 (PMS Instruments Inc., Corvallis, OR) en tres ramas al azar de los arbustos escogidos anteriormente en las cuales el diámetro del tallo

era aproximadamente de 5 mm, estas mediciones se realizaron a las 9:00; 13:00 y 16:00 horas.

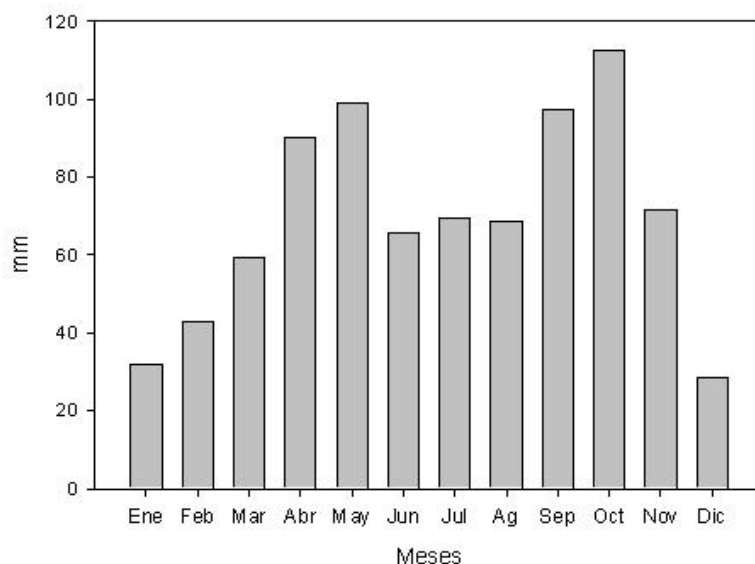
4.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

El análisis de los datos fue realizado por medio de análisis de varianza (ANOVA), comparación de medias (Tuckey al 5%) cuando las diferencias eran significativas y correlaciones simples realizadas con los softwares Statistica 5.5 y Sigmaplot 7.0

5. RESULTADOS

Se observó que la época de mayor precipitación para la zona es el mes de Octubre con una precipitación de 112,5 mm y el mes más seco es Diciembre con una precipitación de 28,5 mm (Figura 3).

Figura 3. Precipitación promedio mensual de la estación de Cepita (1984 – 2004 IDEAM)



5.1 VARIABLES MICROCLIMÁTICAS

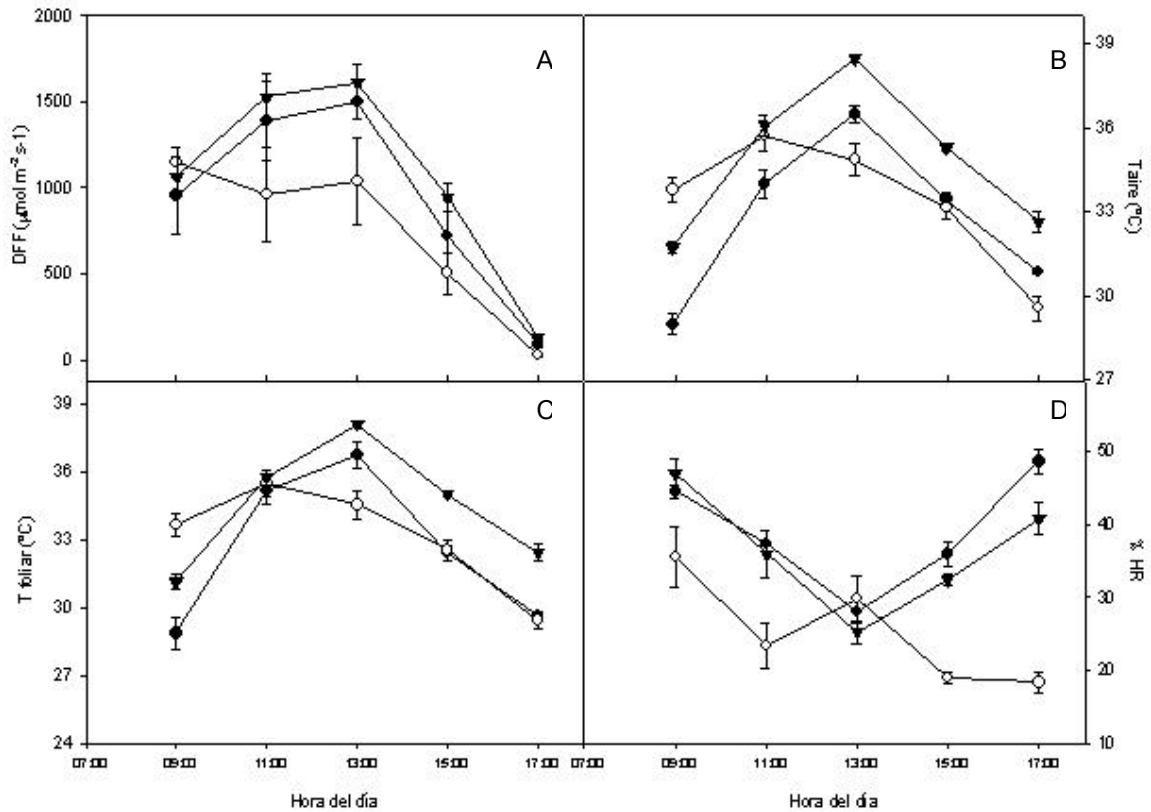
En general para las variables micro climáticas no fueron detectadas diferencias significativas entre las épocas de medición.

En la época de sequía se registraron los mínimos valores para la DFF fue de $930,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mientras que, en la época de lluvias fue de $1040 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y para la época de transición fue de $1056 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (figura 4A). Los máximos valores registrados para este parámetro se presentaron a las 13:00 horas, independiente de la época de medición.

La T_a osciló entre valores de $28 \text{ }^\circ\text{C}$ y $38 \text{ }^\circ\text{C}$ (figura 4B); al medio día, se observó que la T_a en sequía fue menor que en la época de lluvias mientras que en la época de transición se registraron los máximos valores para ese parámetro. El dosel foliar registró un incremento de la T_f (figura 4C), en el horario del medio día registrando los mayores valores durante la época de transición seguida por la época de lluvias y la época de sequía.

La humedad relativa que se obtuvo para la época de lluvias en promedio fue de $38,9\%$, para la época de sequía fue de $25,2\%$ y para la época de transición de $36,2\%$. Se observó una reducción del $35,5\%$ cuando se comparó la época de lluvias con la época de sequía y del 7% entre la época de lluvias y la de transición. Independientemente de la época, la HR a horas del medio fue similar presentando valores de 25% (figura 4D).

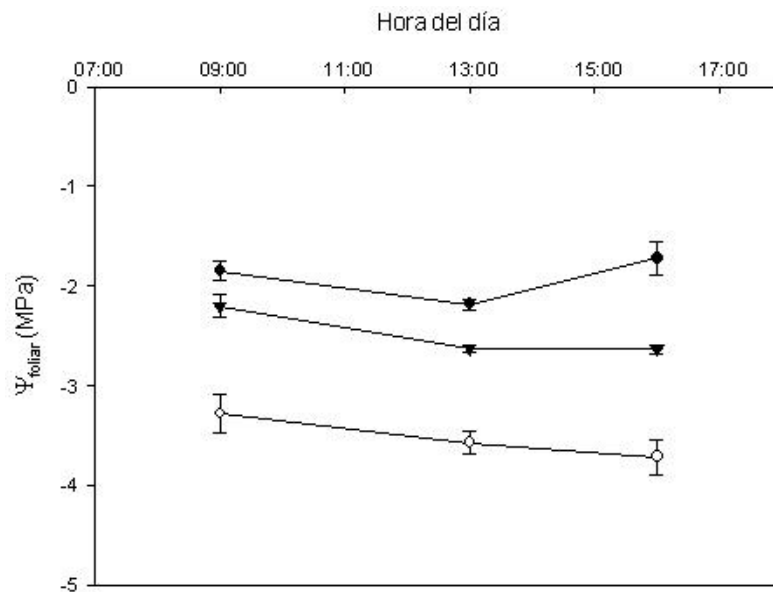
Figura 4. Variables microclimáticas de la zona en las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).



5.2 VARIABLES ECOFISIOLÓGICAS

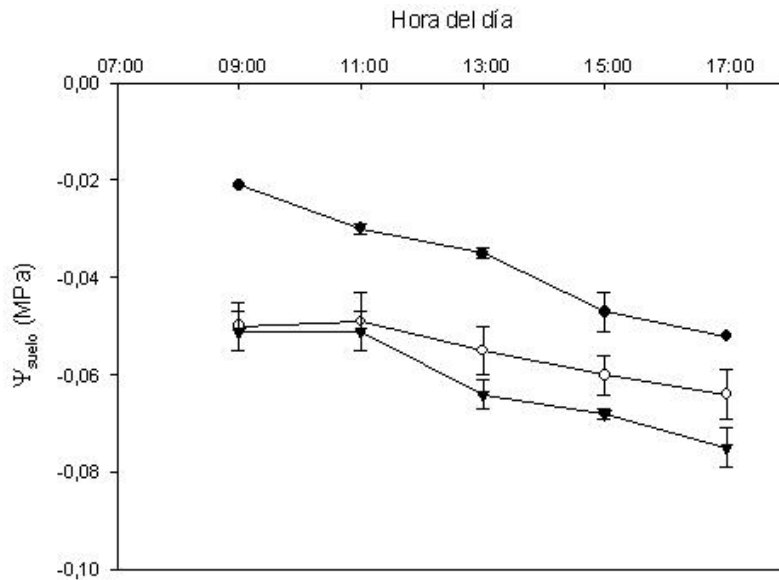
El Ψ_{foliar} encontrado en las plantas fue mayor durante la época de lluvias (-1,9 MPa) comparado con los valores obtenidos en las plantas durante la época de sequía (-3,5 MPa) y la época de transición (-2,5 MPa), observándose diferencias significativas entre la épocas de medición, con una disminución del 45,5% y 29,3%, respectivamente (figura 5).

Figura 5. Potencial hídrico foliar (Ψ_{foliar}) de arbustos de *Lippia origanoides* para las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).



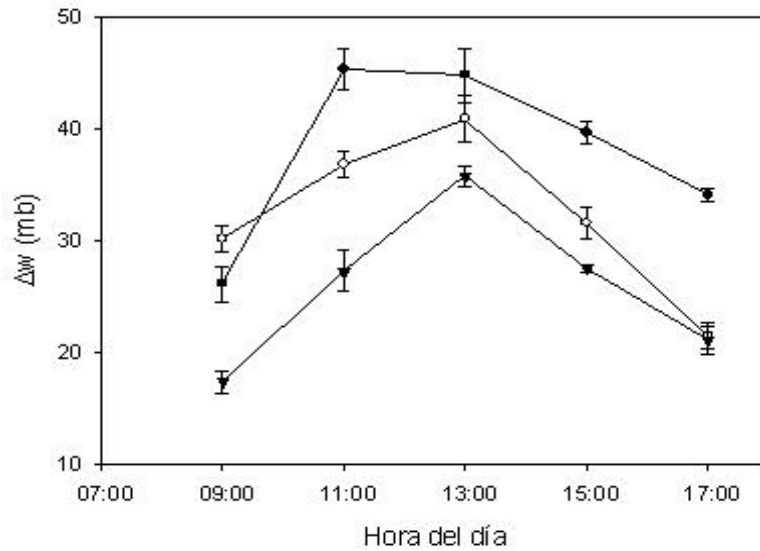
En el Ψ_{suelo} se observaron diferencias estadísticas altamente significativas entre las épocas de medición. Se observó una disminución significativa en el Ψ_{suelo} en un 60%, durante el período diurno, en la época de lluvias, que era recuperado por las lluvias ocurridas durante el período nocturno, mientras que, en la época de sequía esa reducción fue de 23,4 % y de 16,1% para la época de transición (Figura 6). Durante la época de transición se registraron los valores más bajos del Ψ_{suelo} que oscilaron entre -0,049 y -0,070 MPa.

Figura 6. Potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo}) (0 – 20 cm) de la zona para las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).



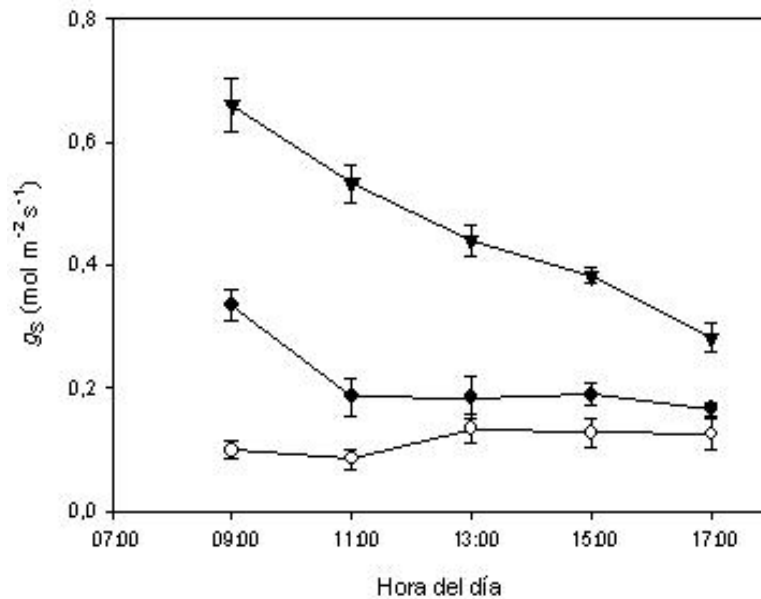
El Δw presentó diferencias significativas entre las épocas y hora de medición (figura 7). Durante la época de lluvias el Δw presentó lo mayores valores comparado con los estimados durante la época de transición y la época de sequía, observándose una reducción de 32% y de 14,5%, respectivamente. El máximo valor del Δw observado en las distintas épocas fue a la 13:00 horas, siendo la época de lluvia la que presentó el mayor valor en este parámetro (45 mb).

Figura 7. Déficit de presión de vapor (Δw) de las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).



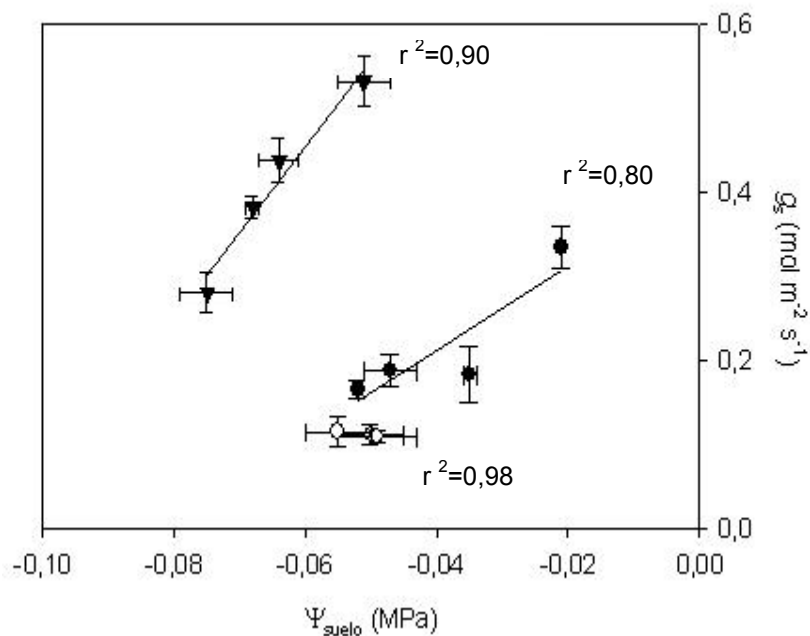
La g_s presentó diferencias estadísticas altamente significativas entre las épocas y hora de medición en cada época. A lo largo del día, los mayores valores de g_s fueron observados en la época de transición presentando valores promedio de $0,4 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que, en la época de lluvia y en la época de sequía fue de $0,2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $0,1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente (figura 8).

Figura 8. Conductancia estomática para las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).



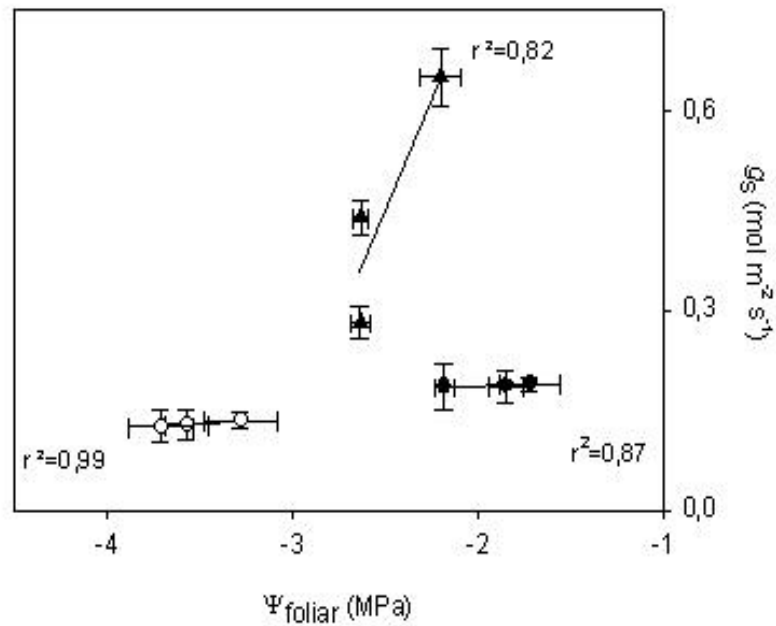
Al realizar la correlación entre g_s y Ψ_{suelo} , se encontró que la g_s durante la época seca se mantuvo constante, mientras que, durante la época de lluvias la variación de la g_s en respuesta al Ψ_{suelo} fue más acentuada. Entre tanto, para la época de transición, fue observada una mayor g_s , sin embargo, la reducción de esta fue más evidente debido al menor Ψ_{suelo} (figura 9).

Figura 9. Correlación entre conductancia estomática (g_s) y potencial hídrico del suelo (Ψ_{suelo}) durante la época de Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).



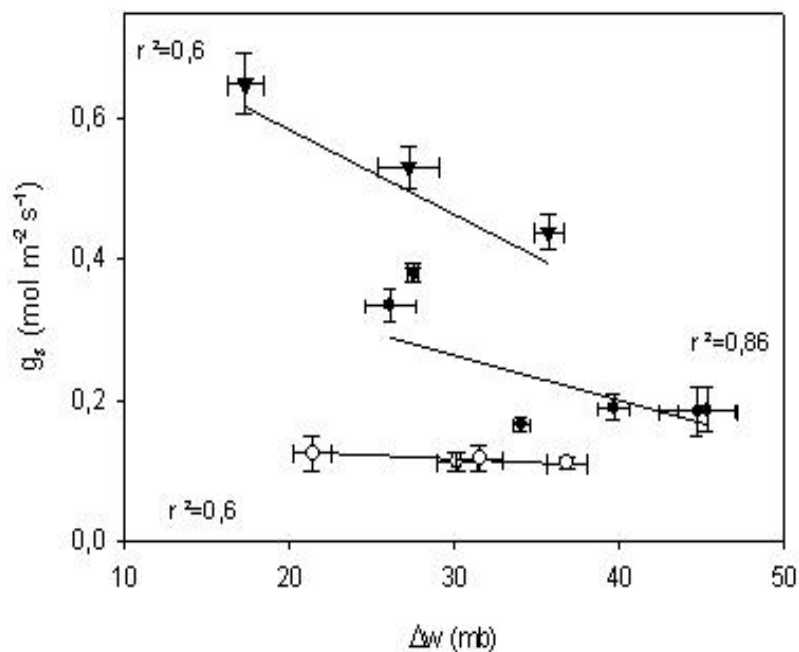
Similar a la correlación anterior, la g_s incrementó significativamente en función del Ψ_{foliar} . Sin embargo, durante la época de transición se observó una reducción acentuada comparada con las otras dos épocas de estudio (figura 10).

Figura 10. Correlación entre conductancia estomática (g_s) y potencial hídrico foliar (Ψ_{foliar}) durante la época de Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).



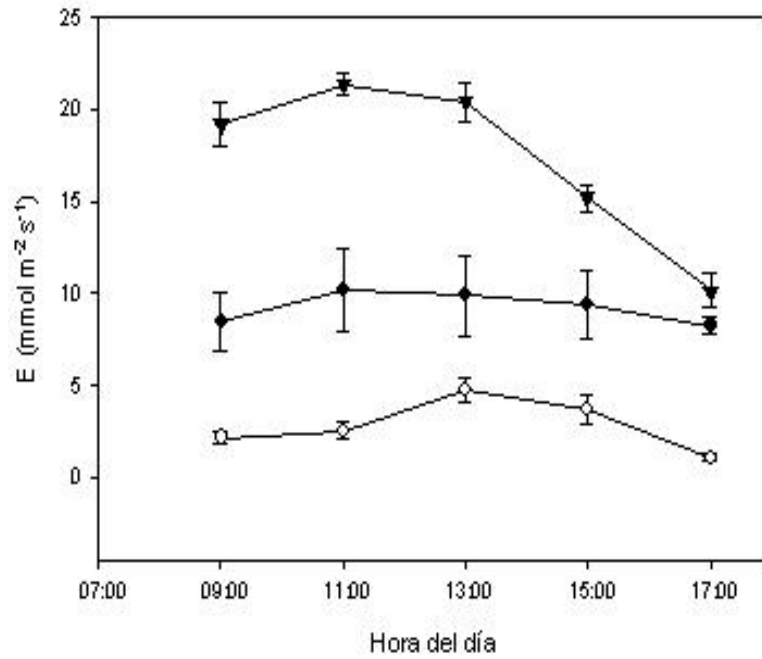
Se encontró una correlación inversa entre la g_s y el Δw , independiente de la época de medición. En la época de lluvias, durante el periodo diurno, esa relación fue más evidente comparada con la época de transición y la época de sequía, debido al incremento diario del Δw (Figura 11).

Figura 11. Correlación entre conductancia estomática (g_s) y déficit de presión de vapor (Δw) durante la época de Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).



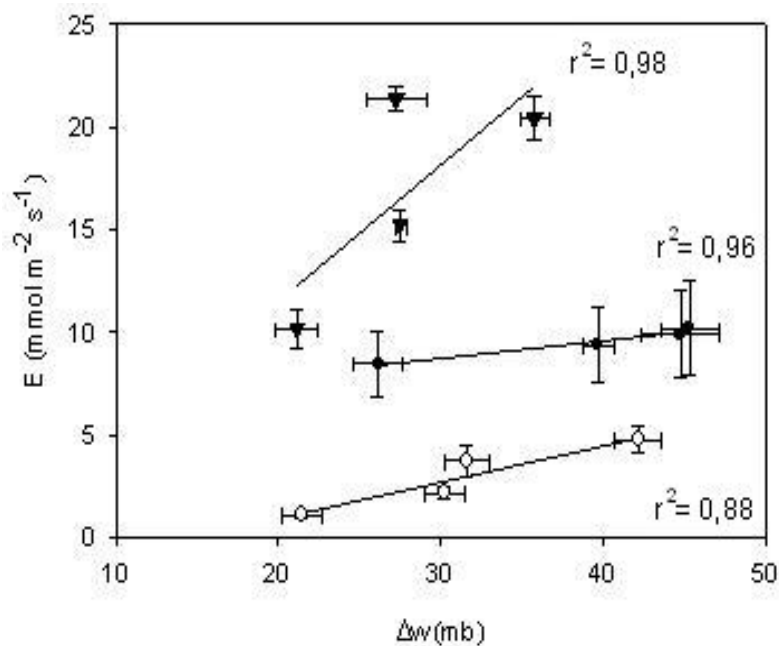
La E presentó diferencias significativas entre las épocas de medición. En la época de lluvias la E promedio fue de 9,2 mmol m⁻² s⁻¹, mientras que en sequía y la época de transición los valores de la E fueron de 2,8 mmol m⁻² s⁻¹ y de 21,1 mmol m⁻² s⁻¹, respectivamente (Figura 12). La E fue mayor en la época de transición producto de la mayor g_s registrada para esa época (Figura 8).

Figura 12. Tasa transpiratoria de las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).



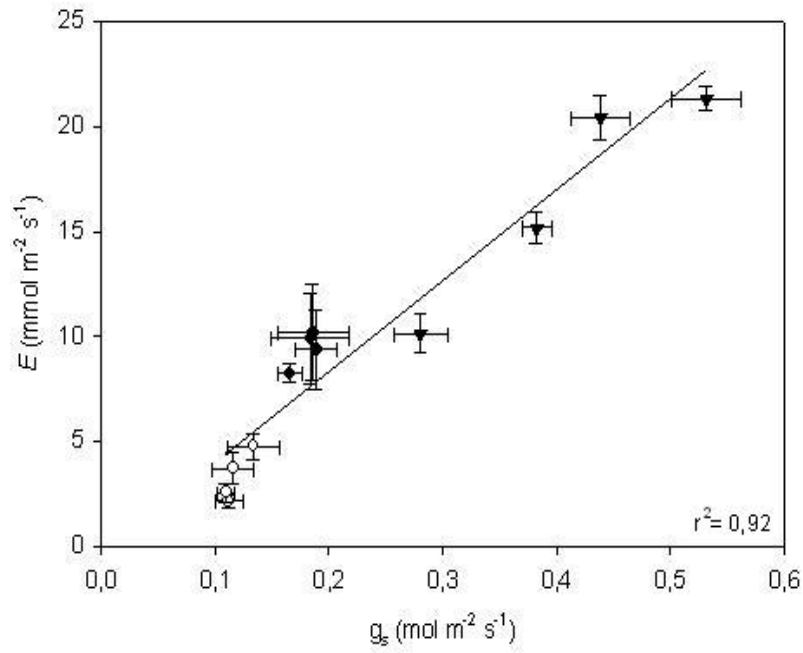
Se encontró una alta correlación entre la E y el Δw para todas las épocas. La mayor pérdida de agua fue observada en la época de transición lo cual es consistente con la mayor g_s observada para esa época, en contraste con lo observado tanto para la época de sequía como para la época de lluvias que presentaron valores relativamente constantes durante el período diurno (Figura 13).

Figura 13. Correlación entre transpiración (E) y déficit de presión de vapor (Δw) durante la época de Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).



La correlación directa observada entre la E y la g_s nos indica que existe una estrecha relación entre estas variables en la especie *Lippia origanoides*, independiente, de la época de medición en su hábitat de crecimiento (figura 14).

Figura 14. Correlación entre conductancia estomática (g_s) y tasa transpiratoria (E) de las tres épocas de muestreo: Lluvia (Octubre/ 2004 - ●), Sequía (Diciembre / 2004 - ○), Transición (Marzo / 2005 - ▼).



6. DISCUSIÓN

6.1 VARIABLES MICROCLIMÁTICAS

Las variables microclimáticas encontradas en este estudio coinciden con el reporte realizado por Didier *et al.*(2000), en donde se clasifica la zona del cañón de Río Chicamocha como semiárida debido a que la precipitación promedio mensual aproximada es de 70 mm y su temperatura promedio es de 33°C. Además, se presentaron altas intensidades lumínicas y valores bajos para la HR durante los días de medición, siendo estos valores contrastantes a los reportados por algunos autores que señalan que la humedad relativa de esa zona oscila entre 65 y el 70% (Garnica y López, 1994; Albesiano *et al.*, 2003).

6.2 VARIABLES ECOFISIOLÓGICAS

Los mayores valores de ψ_{foliar} fueron observados en la época de lluvias, mientras que, en la época de sequía se observó una reducción significativa del 45,5% en el ψ_{foliar} . Resultados similares se encontraron en plantas de *Lycium nodosum*, *Ipomoea carnea*, *Jatropha gossypifolia*, *Alternanthera crucis* en un ecosistema semiárido de Venezuela (Tezara *et al.*, 1998; Tezara *et al.*, 2003; Tezara *et al.*, 2005) y en plantas de lavanda (*Lavandula stoechas*), romero (*Rosmarinus officinalis*), oliva (*Olea europea*) (Nogués & Baker, 2000) y nuez (*Juglans regia*) (Corchard *et al.*, 2002) en ecosistemas semiáridos del Mediterráneo. En general, una disminución en la precipitación, causa un descenso en el ψ_{suelo} ocasionado una disminución en el ψ_{foliar} causando estrés hídrico. Lo anterior, fue evidenciado en este trabajo

mediante la disminución del status hídrico y reducción del área foliar, en los arbustos de *L. origanoides*.

En general, las respuestas de las plantas al déficit hídrico han sido divididas en evasión, escape y tolerancia (Turner, 1986). Sin embargo, estas estrategias no son mutuamente excluyentes, y en la naturaleza las plantas pueden combinarlas (Ludlow, 1989).

Las plantas que evaden la sequía muestran un grado de tolerancia a la desecación relativamente pequeña. Esta estrategia agrupa un conjunto de características que permiten mantener un estado hídrico favorable en los tejidos a pesar de la escasez de agua disponible del suelo (Medrano & Flexas, 2003). Mientras que las plantas que presentan una estrategia de escape a la sequía, completan su ciclo reproductivo antes que el déficit hídrico ocurra. Esto es muy importante en regiones áridas, donde las plantas nativas pueden combinar ciclos de vida cortos con altas tasas de crecimiento e intercambio de gases, utilizando al máximo los recursos disponibles en el suelo (Mooney *et al.* 1987; Maroco *et al.* 2000). En el caso de *L. origanoides*, los valores de Ψ_{foliar} indican que esta especie emplea una estrategia de evasión en respuesta al déficit hídrico, ya que disminuye el Ψ_{foliar} dependiendo de la disponibilidad de agua en el suelo presentando una reducción del área foliar debido a las condiciones de estrés hídrico a la que se encuentra expuesta.

Bajo las condiciones experimentales de este trabajo, los valores mayores para el Δw se observaron en la época de lluvias y en horas del medio día, período en el cual la DFF y T_a eran elevados. Además, se encontró una reducción del 31,7% en la g_s y un aumento del 15,1% en la E . Resultados similares han sido reportados en plantas de *Fagus crenata* durante los días soleados en el Monte Naeba, Japón (Iio *et al.*, 2004) y en plantas de pera (*Prunus persica* L.) en el mediterráneo, lo cual indica que el Δw es

influenciado por la DFF y la T_a que ocasiona el cierre estomático (Correia *et al.*, 1997).

Las diferencia significativa observada en los valores de g_s entre las épocas de medición, son similares a los encontrados en plantas de cacao (*Theobroma cacao*) donde se observó que la resistencia estomática ($1/g_s$) de esa especie aumenta como consecuencia del descenso de la HR, provocada por el bajo Ψ_{suelo} , el aumento de la luz y la T_a (Balasimha y Rajagopal, 1988; Balasimha, 1999; Balasimha *et al.*, 1999; Balasimha & Kumar, 2000). Lo anterior indica que, las plantas de *L. origanoides* responden de modo similar a las variaciones en HR y T_a , indicando que en esta especie el control estomático es un mecanismo que regula o evita la pérdida de agua cuando las condiciones microclimáticas son adversas.

La alta correlación entre el Ψ_{suelo} y la g_s con los datos de las épocas de medición, indica que los cambios encontrados en la g_s son explicados por la disminución en el contenido de agua disponible en el suelo. Resultados similares fueron observados por Jones(1998), en donde resalta la influencia del Ψ_{suelo} sobre el Ψ_{foliar} . Lo anterior, fue confirmado por Tezara *et al.*, (1998) mediante la correlación encontrada entre g_s y Ψ_{foliar} en plantas de *Ipomoea carnea* y *Jatropha gossypifolia* encontrando una reducción del 90% de la g_s debido al contenido hídrico de la planta. Otros resultados similares han sido reportados en plantas de *Pisum sativum*, *Vigna unculata*, *Nerium oleander*, *Gossypium hirsutum*, *Corylus avellana* (Turner *et al.*, 1984; Turner *et al.*, 1985), *Vitis vinifera* (Boyer *et al.*, 1997; Medrano *et al.*, 2002), *Quercus coccifera* y *Pistacia lentiscus* (Vilagrosa *et al.*, 2003), sugiriendo que el Ψ_{foliar} esta determinado por el Ψ_{suelo} y este afecta de manera directa la g_s como fue observado en los arbustos de *L. origanoides*.

Además, se ha encontrado una clara dependencia en la respuesta estomática a la HR y al Ψ_{foliar} en plantas de *Phaseolus vulgaris* L., sugiriendo que la respuesta depende de la especie, es decir, no todas las especies responden de igual forma a estos parámetros ambientales y/o fisiológicos (Mencuccini *et al.*, 2000; Chaves *et al.*, 2002).

En *L. origanoides* se observó una correlación inversa entre g_s y Δw , es decir, a medida que el Δw incrementa la g_s disminuye. Lo anterior, es un comportamiento típico de las plantas en respuesta a la deshidratación ya que durante la sequía el Δw aumenta y causa un cierre estomático, con lo que se previene la deshidratación de la planta (Ludlow, 1989; Arndt *et al.*, 2000; Chaves & Pereira, 2002). Resultados similares han sido reportados para especies herbáceas (*Helianthus annuus*, *H. nuttalli*, *Pisum sativum*, *Vigna uniculata*) y arbustivas (*Nerium oleander*, *Gossypium hirsutum*, *Corylus avellana*) a diferentes Δw (Turner *et al.*, 1984; Turner *et al.*, 1985). También, en plantas de *Glycine max* (Bunce, 1996) y en árboles de *Fagus sylvatica*, *Quercus robur* y *Castanea sativa* (Heath, 1998).

Nolan (1999), encontró en plantas de *Schoenefeldia gracilaris*, *Ipomoea vagans*, *Ipomoea pes-tigridis* que el Δw disminuye linealmente con el Ψ_{suelo} , sugiriendo que el comportamiento estomático responde a la HR existente alrededor de la planta, así como al status hídrico del suelo y foliar. Un mayor Δw causa cierre estomático y este es más pronunciado a horas del medio día donde la DFF es máxima (Iio *et al.*, 2004).

De otro lado, fue observada una correlación directa entre E y Δw , es decir, un aumento en el Δw causa un incremento en la E . Resultados similares fueron reportados en plantas de *Idiospermum australiense* y *Disoxylum gaudichaudianum* (Franks *et al.*, 1997), *Abutilon theophrasti*, *Glicina max*

(Bunce, 1996), *Argyrodendron peralatum*, *Triticum aestivum*, *Tradescantia virginiana*, *Vicia faba*, *Prunus armeniaca*, *Toona australis* (Franks & Farquhar, 1999). Los resultados corroboran lo que fue discutido anteriormente, ya que si se considera que la g_s , es proporcional a la E , entonces un incremento en el Δw puede provocar un incremento en la E para esta especie en las condiciones de crecimiento de su hábitat natural.

En las plantas de *Lippia origanoides*, evaluadas en este estudio, se observó una alta correlación entre g_s y E . Esto indica que existe una regulación en la pérdida de agua por transpiración que es gobernada por el complejo estomático y que, además del acceso al agua del suelo, también puede ser afectada por complejas interacciones de factores internos y externos de la hoja que dependen del contenido relativo de agua foliar, el Ψ_{foliar} , el contenido de ácido absicico (ABA) y la conductancia hidráulica del xilema (Medrano *et al.*, 2002), es decir aun no existe un mecanismo de respuesta único que explique todas las características del comportamiento estomático (Jones, 1998)

7. CONCLUSIÓN

Bajo las condiciones en las que se realizó este trabajo, se puede concluir que en arbustos de *Lippia origanoides*, cuando presentan valores bajo de ψ_{foliar} , es decir, más negativos, se presenta un incremento en el Δw . Lo anterior, causa una disminución significativa en la g_s , indicando que el cierre estomático es uno de los mecanismos para evitar la pérdida excesiva de agua en épocas donde se presentan condiciones micro climáticas adversas, es decir, cuando el Δw , la DFF, la T_a y la HR son elevados y la disponibilidad de agua en el suelo es limitante.

8. BIBLIOGRAFIA

ALBESIANO, S., RANGEL J.O. 2003. La vegetación del Cañón del Río Chicamocha (Santander – Colombia). *Caldasia* 25(1): 73 – 99.

ARNDT S, WANEK W, CLIFFORD S, POPP M. 2000. Contrasting adaptation to drought stress in field-grown *Ziziphus mauritiana* and *Prunus persica* trees: water relations, osmotic adjustment and carbon isotope composition. *Australian Journal of Plant Physiology*. 27: 985 – 996.

BALASIMHA D, KUMAR A, VIRAKTAMATH BC, ANADA KS. 1999. Leaf water potential and stomatal resistance in cocoa hybrids and parents. *Plantations, Recherche, Développement*. Mars-avril.

-----, KUMAR A. 2000. Stomatal regulation and ABA concentration in cocoa plants due to drought. *Recent advances in Plantation Crops Research*. 220 – 233.

-----, RAJAGOPAL V. 1988. Stomatal responses of cocoa (*Theobroma cacao*) to climatic factors. *Indian Journal of Agricultural Sciences*. 58 (3):213 – 216.

-----, 1999. Stress physiology of cocoa. *Journal of Plantation Crops*. 27 (1): 1 – 8.

BOYER JS, WONG SC, FARQUHAR GD. 1997. CO₂ and water vapour exchange across leaf cuticle (epidermis) at various water potentials. *Plant Physiology*. 114: 185 – 191.

BRESTIC M, CORNIC G, FRYER MJ, BAKER NR. 1995. Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in French bean leaves from photoinhibition during drought stress? *Planta*. 196: 450 – 457

BRODRIBB, T & HOLBROOK, M. 2003 Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiology*, 132: 2166 – 2173.

BUNCE, JA. 1996. Does transpiration control stomatal responses to water vapour pressure deficit?. *Plant, Cell and Environment*. 19: 131 – 135.

CANNY, M. J. (1998) Transporting water in plants. *American Scientist*. 86: 152–159.

CHAVES MM & PEREIRA JS. 1992. Water stress, CO₂ and climate change. *Journal of Experimental Botany*. 43: 1131 – 1139.

-----, PEREIRA JS, MAROCO J, RODRIGUES ML, RICARDO CPP, OSORIO ML, CARVALHO I, FARIA T, PINHEIRO C. 2002. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*. 89: 907 – 916.

----- . 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*. 42: 1 – 16.

COCHARD H, COLL L, Le ROUX X, AMÉGLIO T. 2002. Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut. *Plant Physiology*. 128: 282 – 290.

CONSEJO REGIONAL DE PLANIFICACION DEL CENTRO ORIENTAL (CORPES). 1991. Atlas ambiental del Departamento de Santander. Gobernación de Santander.

CORNIC G. 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plants Science*. 5: 187 – 188.

CORREIA MJ, RODRIGUES ML, FERREIRA MI Y PEREIRA JS. 1997. Diurnal change un the relationship between stomatal and abscisic acid in the xylem sap of field-grown peach trees. *Journal of Experimental Botany*. 48 (314): 1727 – 1736.

DIDIER, G., C. SAMPER Y J. ESCOBAR. (compiladores) 2000. Colombia Megadiversa: cinco años explorando la riqueza de un país biodiverso. *El bosque seco tropical (Bs-T) en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. 295 p.

EAMUS D. 1991. The interaction of rising CO₂ and temperature with water use efficiency. *Plant, Cell and Environment*. 14: 843 – 852.

EHLERINGER JR. 1983. Ecophysiology of *Amaranthus palmeri*, a sonoran desert summer annual. *Oecologia* 57: 107 – 112.

-----, 1995. Variation in gas exchange characteristics among desert plants. In: Schulze, E.D., Caldwell, M.M. (ed): *Ecophysiology of Photosynthesis*. Pp 361 – 392. Springer – Verlag, Berlin – Heidelberg – New York.

FARQUHAR GD, SHARKEY TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 317 – 345.

FERNÁNDEZ – ALONSO, J.L. 2001. Bombacaceae neotropicae novae vel minus cognitae V. Novedades en *Pseudobombax* Dugand y sinopsis de las especies colombianas. *Revista Acad. Colom. Cienc.* 25 (97): 467 – 476.

FORSETH IN, EHLERINGER JR. 1983. Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals. Gas exchange responses to light, CO₂ and VPD in relation to long term drought. *Oecologia* 57: 344 – 351.

FRANKS PJ, COWAN IR, TYERMAN SD, CLEARY AI, LLOYD J, FARQUHAR GD. 1995. Guard-cell pressure aperture characteristics measured with the pressure probe. *Plant, Cell and Environment* 18: 795-800.

-----, COWAN IR., FARQUHAR GD. 1997. The apparent feedforward responses of stomata to air vapour pressure deficit: information revealed by different experimental procedures with two rainforest trees. *Plant, Cell and Environment*. 20: 142 – 145.

-----, FARQUHAR GD. 1999. A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C₃ plants. *Plant, Cell and Environment*, 22: 1337 – 1349.

GARNICA, C & LOPEZ C. 1994. Estabilidad Geológica de los municipios de los Santos y Jordán, subcuena baja del Río Chicamocha. Tesis (Geología). Universidad Industrial de Santander. Bucaramanga.

GIUSEPPE, A. 2003. Ficha de reconocimiento de *Lippia organoides*. Centro Jardín Botánico de Mérida. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes.

GREENWAY H, MUNNS R. 1980. Mechanism of salt tolerance in non-halophytes. *Annual Review of Plant Physiology* 22: 131 – 160.

HEATH J. 1998. Stomata of trees growing in CO₂-enriched air show reduced sensitivity to vapour pressure deficit and drought. *Plant, Cell and Environment*. 21: 1077 – 1088.

HSIAO T, XU L. 2000. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical análisis and relation to water transport. *Journal of Experimental Botany*. 100: 1595 – 1616.

IIO A, FUKASAWA H, NOSE Y. 2004. Stomatal closure induced by high vapour pressure deficit limited midday photosynthesis at the canopy top of *Fagus crenata* Blume on Naeba mountain in Japan. *Trees*. 18: 510 – 517.

JONES HG. 1983. *Plants and microclimate*. Cambridge University Press, Cambridge.

----- . 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 49: 387–398.

KYPARISSIS A, PETROPOULOU Y, MANETAS Y. 1995. Summer survival of leaves in a soft-leaved shrub (*Phlomis fructicosa* L., Labiatae) under

Mediterranean field conditions: avoidance of photoinhibitory damage through decreased chlorophyll contents. *Journal of Experimental Botany*. 46:1825 – 1831.

LAWLOR DW. 1995. The effects of water deficit on photosynthesis. In: Smirnoff N. *Environment and plant metabolism*. Oxford: Bios Scientific Publishers, 129–160.

LIN J, JACK ME, CEULEMANS R. 2001. Stomatal density and needle anatomy of Scots pine (*Pinus sylvestris*) are affected by elevated CO₂. *New Phytologist*. 150: 665 – 674.

LÓPEZ, PS. 1977. VERBENACEAE. Flora de Venezuela, Consejo de Publicaciones, Universidad de los Andes. Mérida.

LUDLOW M. 1989. Strategies of response to water stress. En: *Structural and functional responses to environmental stresses*. KH Kreeb, H Ritcher and TM Hinckley. (eds). SPB Academic: The Hague. 269 - 281.

MAJUMDAR S, GHOSH S, GLICK BR, DUMBROFF E. 1991. Activities of chlorophyllase, phosphoenolpyruvate carboxylase and ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase in the primary leaves of soybean during senescence and drought. *Plant Physiology* 81, 473 – 480.

MALAGÓN C, CHAPARRO C. 1995. Suelos de Colombia: origen, evolución, clasificación, distribución y uso. IGAC. Bogota. D.C.

MAROCO J., PEREIRA J. & CHAVES M. 2000. Growth, photosynthesis and water-use efficiency of two C₄ Sahelian grasses subjected to water deficits. *Journal of Arid Environments*. 45: 119-137.

MEDRANO H & FLEXAS J. 2003. Relaciones hídricas de las plantas. En: Reogosa MJ, Pedrol N, Sánchez-Moreiras Eds. *La Ecofisiología Vegetal: una ciencia de síntesis*. Paraninfo S.A. pp 1141 – 1174.

-----, ----, -----, En: Reogosa MJ, Pedrol N, Sánchez-Moreiras Eds. *La Ecofisiología Vegetal: una ciencia de síntesis*. Paraninfo S.A. pp 253 – 286.

-----, ESCALONA JM, BOTA J, GULIAS J & PLEXAS J. 2002. Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*. 89: 895 – 905.

MEIDNER H. 1982. Guard cell pressure and wall properties during stomatal opening. *Journal of Experimental Botany* 33, 355–359.

MEINZER, FC. 2000. Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants. *Plant, Cell and Environment*. 25: 265 – 274.

MENCUCCINI M, MANBELLI S, COMSTOCK J. 2000. Stomatal responsiveness to leaf water status in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is a function of time of day. *Plant, Cell and Environment*. 23: 1109 – 1118.

MOONEY H., PEARCY R. & EHLERINGER J. 1987. Plant physiological ecology today. *BioScience*. 37: 18-20.

MORAIS AA, MOURAO A, GOTTLIEB O, SILVA M, MAIA JG, MASALHAES M. 1972. Óleos essenciais da Amazônia contendo timol. *Anais da academia brasileira da Ciencias*. 44: 315 – 316.

NOGUÉS S & BAKER N. 2000. Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under enhanced UV-B radiation. *Journal of Experimental Botany*. 51 (348): 1309 – 1317.

NOLAN T. 1999. Natural resource development and utilization in the Sahel. *Summary reports of European commission supported STD – 3 projects*.

PEARCY RW, EHLERINGER J, MOONEY HA, RUNDEL PW, eds. *Plant physiological ecology. Field, method and instrumentation*. 1989. Chapman & Hall. Pag. 434

PEREIRA JS, CHAVES MM. 1993. Plant water deficits in Mediterranean ecosystem. In: Smith JAC, Griffiths H, eds. *Plant responses to water deficits – from cell to community*, Oxford: BIOS Scientific Publishers Ltd. 237 – 251.

SAXE H, ELLSWORTH DS & HEATH J. 1998. Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New phytologist*. 139: 395 – 436.

SCARASCIA-MUGNOZZA G, DE ANGELIS P, MATTEUCCI G, VALENTINI R. 1996. Long-term exposure to elevated [CO₂] in a natural *Quercus ilex* L. Community: net photosynthesis and photochemical efficiency of PSII at different levels of water stress. *Plant, Cell and Environment* 19:643-654.

SCHULZE E, HALL AE. 1982. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environment. In: Lange OI, Nobel

PS, Osmond CB, Ziegler H, eds. *Physiological plant ecology. II. Water relations and carbon assimilation*. Berlin: Springer, 615 – 676.

-----, ROBICHAUX R, GRACE J, RUNDEL P, EHLERINGER J. 1987. Plant water balance. *BioScience*. 37(1): 32 – 36.

SHARPE PJH, WU H, SPENCE RD. 1987 Stomatal mechanics. In *Stomatal Function*, E. Zeiger, G. Farquhar, and I. Cowan, eds., Stanford University Press, Stanford, CA, pp. 91–114.

STASHENKO EE, JARAMILLO BE, MARTÍNEZ JR. 2003. Comparación de la composición química y de la actividad antioxidante in Vitro de los metabolitos secundarios volátiles de plantas de la familia Verbenaceae. *Rev. Acad. Colom. Cienc.* 27 (105): 579-597.

TARDIEU F, SIMONNEAU T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* 49: 419–432.

TEZARA W, FERNANDEZ MD, DONOSO C, HERRERA A. 1998. Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five species from a semiarid ecosystem. *Photosynthetica*. 35 (3): 399 – 410.

-----, MARTINEZ D, RENGUJO E, HERRERA A. 2003. Photosynthetic responses of the tropical spiny shrub *Lycium nodosum* (Solanaceae) to drought, soil salinity and saline spray. *Annals of Botany*. 92: 757 – 765.

-----, MARÍN O, RENGIFO E, MARTÍNEZ D, HERRERA A. 2005. Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. *Photosynthetica*. 43(1): 37 – 45. En prensa

TURNER N, SCHULZE ED, GOLLAN T. 1984. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia*. 63: 338 – 342.

-----, -----, ----- . 1985. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. II. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. *Oecologia*. 63: 338 – 342.

----- . 1986. Crop water deficit: a decade of progress. *Advances in Agronomy*. 39: 1-51.

TYREE MT, SPERRY JS. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Reviews of Plant Physiology and Molecular Biology* 40, 19–38.

VILAGROSA A, BELLOT J, VALLEJO VR, GIL – PELEGRIN E. 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany*. 54 (390): 2015 – 2024.

VON CAEMMERER S; FARQUAR, G.D. 1981. Some relationships between biochemistry of photosynthesis and the gas Exchange of leaves. *Planta* 153: 376 – 387.

WILSON KB, BALDOCCHI DD, HANSON PJ. 2001. Leaf age affects the seasonal pattern of photosynthetic capacity and net ecosystem exchange of carbon in a deciduous forest. *Plant, Cell and Environment*. 24: 571 – 583.

WULLSCHLEGER S, TSCHAPLINSKI T, NORBY R. 2002. Plant water relations at elevated CO₂ implications for water-limited environments. *Plant, Cell and Environment*. 25: 319-331.