

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**Efecto de la edad de la hoja sobre el inicio de la caída del follaje en dos especies del bosque tropical seco con fenología contrastante, *Bombacopsis quinata* (Bombacaceae) y *Astronium graveolens* (Anacardiaceae)**

Tesis sometida a la consideración del Programa de Estudios de Posgrado en **Biología** para optar al grado de **Magister Scientiae**

ADRIANA PACHECO MOSCOA

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

Enero, 2001

## DEDICATORIA

A mis padres y hermanos,  
por su apoyo incondicional que me  
motiva a la superación día con día.

## AGRADECIMIENTOS

Deseo manifestar mi profundo agradecimiento a las siguientes personas:

Al Dr. Marco V. Gutiérrez, por haberme motivado y brindado la oportunidad de formar parte de un desafiante proyecto de investigación y de un estupendo equipo de trabajo, por compartir sus experiencias y pasión hacia la investigación, y por su acertada dirección, aportes y ayuda desinteresada.

A la Dra. Noel M. Holbrook, quien me brindó en todo momento su apoyo incondicional y valiosa guía.

Al Dr. Oscar Rocha por su ayuda incondicional.

A mi "unido" grupo de compañeros de trabajo (Keilor, Sybil, Lotties, Randol, Patrick), porque cada uno me brindó de manera muy especial su amistad, apoyo y ayuda desinteresada.

A Don Dagoberto y Julio Vega, por la ayuda desinteresada que me brindaron en todo momento.

A Don Gilberto Jerez, por la colaboración logística y apoyo desinteresado a la educación e investigación.

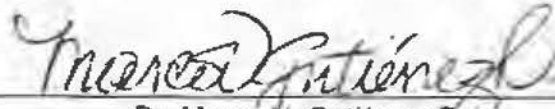
Al personal del Parque Nacional Santa Rosa por su atenta y cordial ayuda.

Por último, el reconocimiento y agradecimiento a la Fundación Andrew W. Mellon, sin la cual la realización de esta investigación no hubiera sido posible.

Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en **Biología** de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de **Magister Scientiae**.



M.S. María Isabel Morales Zürcher  
REPRESENTANTE DE LA DECANA DEL SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO



Dr. Marco V. Gutiérrez Soto  
DIRECTOR DE TESIS



Dra. Noel M. Holbrook  
ASESORA



Dr. Oscar Rocha Nuñez  
ASESOR



Dra. María Virginia Solís Alvarado  
DIRECTORA DEL PROGRAMA DE POSGRADO EN BIOLOGIA



Adriana Pacheco Moscoa  
CANDIDATA



## INDICE

	Pág.
DEDICATORIA	II
AGRADECIMIENTOS	III
INDICE	V
RESUMEN	VI
INDICE DE CUADROS	VII
INDICE DE FIGURAS	VIII
INTRODUCCIÓN	1
Hipótesis	6
Objetivos	6
MATERIALES Y METODOS	7
Sitio experimental y material vegetativo	7
Control experimental de la edad de la hoja	9
Diseño experimental	11
Microclima y contenido de agua en el suelo	12
Crecimiento y fenología	13
Relaciones hídricas	13
Contenido foliar de minerales	16
Análisis de resultados	17
RESULTADOS	18
Microclima y contenido de agua del suelo	18
Crecimiento y fenología	20
Relaciones hídricas	28
Contenido foliar de minerales	34
DISCUSIÓN	38
CONCLUSIONES	51
BIBLIOGRAFIA	53

## RESUMEN

Pacheco Moscoa, Adnana.

Efecto de la edad de la hoja sobre el inicio de la caída del follaje en dos especies del bosque tropical seco con fenología contrastante. *Bombacopsis quinata* (Bombacaceae) y *Astronium graveolens* (Anacardiaceae)

Tesis de Maestría en Biología. – San José, C.R.:

A. Pacheco M., 2001

57h.: 11il. — 142 refs.

Se estudió la interacción entre la edad de la hoja y el estrés hídrico en el control de la caída del follaje en 2 especies del bosque tropical seco. *Bombacopsis quinata* (decidua) y *Astronium graveolens* (breve-decidua), entre 1998 y 1999 en Cañas, Guanacaste. Después de la brotación natural del follaje al inicio de la estación lluviosa, la edad de las hojas fue controlada experimentalmente mediante defoliaciones artificiales, obteniéndose copas de edades conocidas al inicio de la estación seca. Se realizaron mediciones periódicas de las variables atmosféricas y edáficas. Se caracterizó el comportamiento fenológico y fisiológico de los árboles mediante mediciones de crecimiento, relaciones hídricas, nutricionales e intercambio gaseoso del follaje. Además, se comparó la actividad fisiológica de hojas de diferentes edades a partir del inicio de la estación seca, la cual se caracterizó por reducciones en la precipitación y la humedad relativa del aire, e incrementos en los niveles de radiación y en la velocidad del viento. El crecimiento expansivo de los árboles manipulados se redujo como resultado de ajustes en el patrón de distribución de recursos, pero el comportamiento fisiológico de las hojas producidas como resultado de las brotaciones inducidas fue similar al de sus contrapartes no manipulados. El momento de la caída del follaje en las 2 especies evaluadas ocurrió simultáneamente en todos los tratamientos y no fue afectado por la edad de las hojas. Los factores que causaron la abscisión de las hojas fueron diferentes para ambas especies; en *Bombacopsis*, el estrés hídrico y probablemente otros factores ambientales como el fotoperíodo y la sequía atmosférica fueron los responsables. En *Astronium*, procesos de deshidratación y rehidratación causados por lluvias esporádicas en la estación seca parecieron ser la causa del intercambio del follaje en esta especie. La especie decidua mostró mayor susceptibilidad a la sequía, lo que se reflejó en reducciones en el  $\Psi_w$  y la  $g_s$  de las hojas y en la reducida capacidad estomática para responder a cambios súbitos en el ambiente. En contraste, *Astronium* mostró una alta capacidad para mantener sus hojas funcionales a lo largo del año, lo que pareció estar relacionado con pronunciadas respuestas estomáticas al ambiente y con su capacidad para mantener bajas  $g_s$  y recuperar el  $\Psi_w$  de las hojas ante eventos aislados de precipitación.

**Palabras clave:** caída de hojas, *Bombacopsis quinata*, *Astronium graveolens*, edad de la hoja, defoliación, fenología, relaciones hídricas, conductividad estomática, potencial hídrico, bosque tropical seco.

Director de la Investigación: Dr. Marco V. Gutiérrez Soto. Sistema de Estudios de Posgrado

## LISTA DE CUADROS

Número	Título	Página
1	Diámetro a la altura del pecho (dap) y altura total (h) de los árboles de <i>Bombacopsis</i> y <i>Astronium</i> , al inicio de la investigación. Cada valor representa el promedio ( $\pm$ EE) de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998. Cañas, Guanacaste.	9
2	Cronograma de recolección de muestras para la determinación del contenido foliar de minerales de árboles de <i>Bombacopsis</i> y <i>Astronium</i> . Jul 1998 – Mar 1999. Cañas, Guanacaste.	17

## LISTA DE FIGURAS

Número	Título	Página
1	Cronograma de defoliaciones, brotación esperada y edad resultante de las hojas producidas como resultado de los tratamientos al inicio de la época seca.	11
2	Principales variables atmosféricas y edáficas promedio ( $\pm$ EE). Los valores de u, humedad relativa, temperatura del aire y RAF corresponden al período entre 6 am y 6 pm. Los símbolos abiertos pertenecen a la estación meteorológica del Ingenio Taboga (10°22'N – 85°12'O, elevación 10 m). Jul 1998 – Mar 1999. Cañas, Guanacaste.	20
3	Incremento acumulado del dap de árboles de <i>Bombacopsis</i> y <i>Astronium</i> sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales. Cada valor representa el promedio ( $\pm$ EE) de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998 – Mar 1999. Cañas, Guanacaste.	21
4	Brotación y caída del follaje de árboles de <i>Bombacopsis</i> sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales, evaluado según Fournier (1974). Cada valor representa el promedio ( $\pm$ EE) de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998 – Mar 1999. Cañas, Guanacaste.	23
5	Brotación y caída del follaje de árboles de <i>Astronium</i> sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales, evaluado según Fournier (1974). Cada valor representa el promedio ( $\pm$ EE) de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998 – Mar 1999. Cañas, Guanacaste.	25
6	Fecha del inicio de la caída del follaje vrs. fecha de brotación, según grados de abscisión, en árboles de <i>Bombacopsis</i> y <i>Astronium</i> sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales. Cada valor representa el promedio ( $\pm$ EE) de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998 – Mar 1999. Cañas, Guanacaste.	27

7	Potencial hídrico de hojas ( $\Psi_w$ ) jóvenes completamente expandidas de árboles de <i>Bombacopsis</i> y <i>Astronium</i> sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales, medido en la madrugada (am, símbolos cerrados) y a medio día (pm, símbolos abiertos). Cada valor representa el promedio ( $\pm$ EE) de 2 hojas tomadas de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998 – Mar 1999. Cañas, Guanacaste.	29
8	Conductividad estomática ( $g_s$ ) de hojas jóvenes completamente expandidas de árboles de <i>Bombacopsis</i> y <i>Astronium</i> sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales. Cada valor representa el promedio ( $\pm$ EE) de 4 hojas tomadas de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998 – Mar 1999. Cañas, Guanacaste.	31
9	Conductividad estomática ( $g_s$ ) de las hojas de distintas edades en árboles de <i>Bombacopsis</i> y <i>Astronium</i> sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales. Cada valor representa el promedio ( $\pm$ EE) de 1 hoja por edad de hoja tomadas de 4 árboles de cada tratamiento. Nov 1998 – Mar 1999. Cañas, Guanacaste.	33
10	Cambios en $g_s$ de hojas de distintas edades en respuesta al corte, de árboles de brotación natural (Control) de <i>Bombacopsis</i> y <i>Astronium</i> . Cada valor representa el promedio ( $\pm$ EE) de 4 hojas, por edad de hoja, tomadas de árboles diferentes. Nov 1998 – Mar 1999. Cañas, Guanacaste.	35
11	Contenido foliar de minerales de hojas jóvenes completamente expandidas, producidas como resultado de la brotación ocurrida en 4 épocas diferentes (símbolos cerrados) y de hojas caídas (símbolos abiertos) de árboles de <i>Bombacopsis</i> y <i>Astronium</i> . Cada valor representa el promedio ( $\pm$ EE) de 5 a 2 muestras compuestas de 4 hojas tomadas de 5 árboles por tratamiento. Jul 1998 – Mar 1999. Cañas, Guanacaste.	36

---

## INTRODUCCION

El bosque tropical seco es una de las zonas de vida más extensas y gravemente afectadas por la actividad humana. Actualmente, menos del 2.1% corresponde a tierras relativamente no perturbadas o preservadas (Janzen, 1986). Anualmente, el ecosistema es afectado por la sequía estacional e incendios forestales durante la prolongada estación seca, durante la cual ocurre menos del 10% de la precipitación anual (Borchert, 1994a). La riqueza de especies (Gentry, 1995) y la producción de biomasa total es menor en el bosque seco, debido a la baja precipitación y a la ausencia o reducción del crecimiento durante la estación seca (Murphy & Lugo, 1995).

Estos bosques se caracterizan por la abundancia y el dominio de especies leñosas perennes deciduas. En Guanacaste, Costa Rica, alrededor de un 63-83% de las especies son caducifolias (Gómez, 1986). Esta dominancia de especies deciduas no debe enmascarar la gran diversidad de patrones de desarrollo observados en las plantas del bosque seco (Medina *et al.*, 1985). Esta diversidad es tanto estructural como funcional y conduce a una amplia variedad de comportamientos fenológicos (Holbrook *et al.*, 1995).

El bosque seco se caracteriza por la coexistencia de individuos que exhiben diferentes patrones fenológicos, determinados por la duración y estacionalidad del período de sequía. Sin embargo, se conoce muy poco sobre las características vegetales que controlan la evasión, resistencia y tolerancia al estrés hídrico (Holbrook *et al.*, 1995). El estudio ecofisiológico de estas especies permitirá explicar los fundamentos estructurales y funcionales que determinan la formación de las comunidades naturales, porque aparte de dilucidar las características fisiológicas que afectan el comportamiento y la permanencia de los individuos como miembros de la comunidad de plantas a largo plazo, establece también el papel de las variables ambientales en el control fenológico del bosque seco (Medina, 1977).

---

La estructura de la raíz, del tallo y de las hojas de las especies perennes es el resultado de "estrategias ecológicas" que evolucionaron para adquirir los recursos del ambiente esenciales para el crecimiento y evadir las condiciones adversas, pero al mismo tiempo determinan la estacionalidad y la época de absorción, transporte, y pérdida de agua a la atmósfera (Holbrook *et al.*, 1995). Por ejemplo, las especies con hojas de ciclos de vida similares muestran un conjunto de rasgos estructurales y funcionales definidos. Los árboles con hojas de longevidad reducida presentan sistemas radicales superficiales y hojas mesofilicas con altas tasas fotosintéticas, alta conductividad hidráulica y capacidad de transporte de agua, alta concentración y translocación de nutrientes, mayor área foliar específica, y un menor costo de construcción y mantenimiento, pero son más frágiles y depredadas por herbívoros (Reich, 1995). Sin embargo, la alta eficiencia en el transporte de agua típicamente encontrada en estas especies conduce a una mayor susceptibilidad al estrés hídrico y al desarrollo de cavitación del xilema, que se manifiesta en la caída del follaje al inicio de la estación seca.

Los árboles de hojas de vida larga aseguran su funcionamiento a lo largo del año mediante la producción de sistemas radicales más profundos y menor eficiencia en el transporte hídrico pero mayor tolerancia a la cavitación. Las hojas son coriáceas y gruesas con un mayor costo de construcción y mantenimiento (Medina *et al.*, 1985; Sobrado, 1991; Sobrado, 1993; Reich, 1995). Además, las fluctuaciones estacionales del contenido de agua de las hojas por unidad de peso seco, el potencial hídrico y la presión de turgencia son menores en hojas de vida larga que en hojas de vida corta (Sobrado, 1986).

El follaje de los árboles constituye la superficie asimilatoria donde ocurre un intenso intercambio gaseoso, tanto transpiratorio como fotosintético. Por lo tanto, es importante estudiar la estructura y el funcionamiento del aparato estomático, debido a su papel como regulador del balance hídrico y nutricional de las plantas (Medina, 1977). Además, los cambios diurnos y estacionales en la conductividad estomática y el potencial hídrico de las hojas reflejan patrones del uso del agua e intercambio



---

1980; Lieberman, 1982; Reich & Borchert, 1984; Bullock & Solís-Magallanes, 1990; Olivares & Medina, 1992; Borchert, 1994a; Borchert, 1994b).

El estrés hídrico que experimentan las plantas al inicio de la época seca se ha propuesto como el principal factor que causa la caída del follaje en el bosque tropical seco (Daubenmire, 1972; Borchert, 1980; Lieberman, 1982; Reich & Borchert, 1984; Bullock & Solís-Magallanes, 1990; Olivares & Medina, 1992; Borchert, 1994a; Borchert, 1994b), aunque existen diversas observaciones que no respaldan estas ideas. Varios autores proponen que el fotoperíodo regula la caída del follaje de algunas especies, debido a que la senectud de las hojas se inicia mientras los días se acortan. Los árboles no reaccionan a las lluvias esporádicas y brotan antes de las primeras lluvias (Daubenmire, 1972; Bullock & Solís-Magallanes, 1990).

Wright & Cornejo (1990), irrigaron parte de un bosque en la Isla de Barro Colorado, Panamá, durante la estación seca y la mayoría de las especies perdieron sus hojas independientemente de su estado hídrico. Estos autores proponen que las condiciones atmosféricas, en especial la diferencia en la presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV), pueden funcionar como importantes señales ambientales para algunas especies, aunque no hay razones para suponer que la mayoría de las plantas tropicales reaccionan a factores ambientales específicos.

Además, existen especies que exhiben el mismo patrón de caída del follaje aunque crezcan en sitios riparios donde la disponibilidad del agua en las capas superficiales del suelo es alta aún en la época seca (*Spondias purpurea*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Tabebuia neochrysantha*; Daubenmire, 1972; Reich & Borchert, 1984). Wright & Cornejo (1990), sugieren que la mayoría de las especies experimentan abscisión del follaje al inicio de la época seca, antes de que ocurra estrés hídrico substancial y el potencial hídrico del suelo disminuya. Efectivamente, en Cañas, Costa Rica, el pico de caída del follaje, aproximadamente un 56%, se concentra en los meses de noviembre y diciembre, al inicio de la época seca (Reich, 1995).



En contraste con el comportamiento fenológico observado en la mayoría de los árboles al inicio de la estación seca, las observaciones de campo indican que las camadas de hojas jóvenes producidas al inicio de la estación lluviosa no experimentan senectud y abscisión durante períodos cortos de baja precipitación, como el ocurrido durante los Veranillos de San Juan. Se ha hipotetizado que estos cortos períodos de estrés no son lo suficientemente severos como para provocar condiciones similares a las que se presentan al inicio de la estación seca, o que la respuesta de las hojas no es la misma debido a su corta edad (Holbrook *et al.*, 1995).

El estrés hídrico causa reducciones en el crecimiento, originadas de cambios fisiológicos que ocurren en las plantas, debido a que experimentan problemas en la adquisición de recursos y alteraciones en el balance hormonal (Chapin, 1991). Sin embargo, el grado de estrés hídrico que experimentan los árboles varía ampliamente, porque el impacto de la sequía puede ser amortiguado por algunos atributos fisiológicos y estructurales, tales como el almacenamiento de agua en el tronco y en las raíces (Sobrado, 1986; Borchert, 1994a; Borchert, 1994b).

El envejecimiento de las hojas está acompañado por reducciones en la capacidad fotosintética, en la eficiencia del uso del agua y del nitrógeno y en la conductividad estomática (Jordan *et al.*, 1975; Reich & Borchert, 1988; Martin, 1994; Sobrado, 1994; Kitajima *et al.*, 1997), cambios que son experimentados en mayor grado por las hojas de vida corta (Martin, 1994; Kitajima *et al.*, 1997). Además, se ha reportado que la capacidad de las hojas para responder a cambios abruptos en el ambiente, por medio de los estomas, disminuye con la edad de éstas y en especial en las hojas de las especies deciduas (Reich & Borchert, 1988). De esta manera, hojas jóvenes son capaces de resistir períodos de estrés hídrico debido a que poseen mayor capacidad de respuesta estomática a cambios desventajosos en el ambiente, mientras que las hojas viejas son más susceptibles a estos cambios. Reich & Borchert (1988), también propusieron diversas implicaciones ecológicas derivadas de la variedad de respuestas estomáticas; las especies de hojas de vida larga que

continúan creciendo durante la estación seca exhiben estomas con mayor capacidad de respuesta a la sequía, mientras que las especies con hojas de vida corta presentan bajo control estomático.

Las observaciones anteriores son la base de la presente investigación, en la cual se evaluó el efecto de la edad de la hoja sobre la abscisión del follaje en una especie decidua y otra breve-decidua que crecen juntas en el campo. Se evaluaron las siguientes hipótesis:

1. La edad de la hoja determina la dinámica de la caída del follaje al inicio de la estación seca.
2. Las relaciones hídricas y nutricionales de las hojas de especies deciduas y breve-deciduas difieren durante el ciclo fenológico y en respuesta a la sequía estacional.

Los objetivos de esta investigación fueron los siguientes:

1. Evaluar la importancia relativa de la edad de la hoja y del estrés hídrico sobre la ocurrencia de los eventos fenológicos, especialmente la fecha de la caída del follaje, en una especie decidua y otra breve-decidua.
2. Caracterizar la fenología y las respuestas fisiológicas a la sequía en una especie decidua y otra breve-decidua que coexisten en el campo en un micrositio común.
3. Comparar la actividad fisiológica y fenológica de hojas de diferentes edades en una especie decidua y otra breve-decidua.

## MATERIALES Y METODOS

### Sitio experimental y material vegetal

La investigación se llevó a cabo a partir del mes de Julio de 1998 y hasta Marzo de 1999 en una plantación forestal de 5 años de edad, localizada en las orillas del río Cañas, Guanacaste (10°26'N, 85°04'O; altitud aproximada 100 msnm) (Instituto Geográfico Nacional, 1988).

La zona presenta suelos de origen aluvial del orden Inceptisol, de livianos hasta moderadamente pesados, propensos a la inundación (Instituto Geográfico Nacional, 1978). Estas son áreas sedimentarias del Cuaternario Holoceno y Pleistoceno (Instituto Geográfico Nacional, 1982). El sitio se localiza en la zona de vida bosque húmedo premontano transición a basal (bh-PV), presenta una biotemperatura media anual de 24 - 24.5 °C y una precipitación promedio anual de 1500 - 1950 mm, características que hacen de la zona un sitio predilecto para el asentamiento humano (Centro Científico Tropical, 1988). El clima presenta dos estaciones bien marcadas: la estación seca se inicia a finales de noviembre y finaliza a mediados de mayo, y la estación lluviosa se extiende durante el resto del año (Instituto Meteorológico Nacional, 1999).

Las dos especies arbóreas estudiadas, *Astronium graveolens* Jacq. (Anacardiaceae, Ron ron) y *Bombacopsis quinata* Jacq. Dugand (Bombacaceae, Pochote) son típicas de la zona. Para esta última especie se han propuesto varios cambios de nombre, de los cuales el más reciente es *Pachira quinata* (Jacq.) W. S. Alverson, publicado en la revista de nomenclatura botánica *Novon* (Alverson, 1994).

Estas especies presentan patrones fenológicos contrastantes, aunque ambas han sido clasificadas como especies caducifolias al inicio de la estación seca (Jiménez, 1993). *Bombacopsis* permanece sin follaje por varios meses (noviembre - abril)

(CATIE, 1991), mientras que *Astronium* se mantiene con follaje durante casi todo el año. El momento y patrón de los fenómenos fenológicos de caída y brotación del follaje reportado para *Astronium* diverge ampliamente entre autores. Jiménez (1993) indicó que la especie es decidua a inicios de la estación seca, Gómez (1986) en diciembre y julio, y Martín *et al.* (1994) de enero a febrero, con 4 a 6 meses sin hojas. Reich & Borchert (1984), indicaron que *Astronium* es un árbol intercambiador de hojas entre abril y mayo. Borchert (1994a), clasificó a la especie con fenología irregular, y Bullock & Solís-Magallanes (1990), como una especie breve-decidua al final de la estación seca. La floración se presenta de diciembre a marzo y los frutos de febrero a mayo (Jiménez, 1993).

*Astronium* es una especie heliófita o semiheliófita, nativa desde México hasta América del Sur. En Costa Rica se presenta en la costa Pacífica y menos frecuentemente en el Pacífico Central, donde crece en elevaciones bajas a bajo medianas y en sitios con climas de secos a húmedos. *A. graveolens* presenta hojas imparipinnadas alternas, su madera es extremadamente pesada con un peso específico entre  $0.85 - 1.28 \text{ g cm}^{-3}$ , y se considera como una madera preciosa (Chacón, 1996). En Costa Rica se le ha asignado la categoría de especie amenazada por la extinción (Jiménez, 1993).

*Bombacopsis* es una especie heliófita nativa desde Nicaragua hasta Venezuela y Colombia. Crece en elevaciones bajas con climas de secos a muy húmedos. Las hojas son digitadas alternas y su madera es moderadamente liviana (Chacón, 1996) con un peso específico entre  $0.38 - 0.43 \text{ g cm}^{-3}$  (CATIE, 1991). La floración se presenta de enero a abril y en agosto y la fructificación en febrero, mayo y agosto (Jiménez, 1996).

La investigación fue llevada a cabo en individuos localizados en una plantación mixta, sembrados a un distanciamiento de  $3 \times 3 \text{ m}$ . Los árboles estuvieron sujetos a condiciones ambientales similares y presentaron las siguientes características morfológicas al inicio del experimento: diámetros a la altura del pecho que variaron

entre 27.5 y 77.5 mm, y entre 18.3 y 75.1 mm, con alturas entre 2.7 y 5.2 m y entre 2.5 y 6.5 m, para *Bombacopsis* y *Astronium*, respectivamente (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Diámetro a la altura del pecho (dap) y altura total (h) de los árboles de *Bombacopsis* y *Astronium*, al inicio de la investigación. Cada valor representa el promedio ( $\pm$  EE) de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998. Cañas, Guanacaste.

Especie	Tratamiento	dap (mm)	h (m)
<i>Bombacopsis</i>	Brotación natural (Control)	55.35 $\pm$ 9.34	4.20 $\pm$ 0.40
	Brotación temprana	52.74 $\pm$ 5.25	3.55 $\pm$ 0.18
	Brotación intermedia	49.81 $\pm$ 4.86	3.75 $\pm$ 0.28
	Brotación tardía	61.76 $\pm$ 9.19	4.34 $\pm$ 0.34
<i>Astronium</i>	Brotación natural (Control)	61.07 $\pm$ 4.74	5.48 $\pm$ 0.28
	Brotación temprana	48.58 $\pm$ 3.68	4.40 $\pm$ 0.20
	Brotación intermedia	33.94 $\pm$ 8.49	3.62 $\pm$ 0.30
	Brotación tardía	48.11 $\pm$ 4.78	5.10 $\pm$ 0.29

### Control experimental de la edad de la hoja

Se aplicaron tratamientos manipulativos consistentes en defoliaciones artificiales manuales en 3 ocasiones durante la estación lluviosa, después de la brotación natural (Fig. 1), con el objetivo de probar las hipótesis planteadas. Estos tratamientos consistieron en la defoliación manual completa de los árboles experimentales mediante el uso de podadoras. Los árboles manipulados respondieron a la defoliación artificial rebrotando por segunda vez, con lo cual se obtuvo un grupo de individuos experimentales cuyas copas exhibieron edades de hojas diferentes y

conocidas al inicio de la siguiente estación seca. Los tratamientos aplicados fueron los siguientes:

1. **Brotación natural (Control).** Resultado de la brotación natural que ocurrió durante la estación seca en *Astronium* y a principios de la estación lluviosa en *Bombacopsis*. Al inicio de la siguiente estación seca, las hojas brotadas naturalmente presentaron edades aproximadas de 6 y 8 meses, en *Bombacopsis* y *Astronium*, respectivamente.
2. **Brotación temprana.** Resultado de la primera defoliación artificial aplicada a finales de junio, y culminó con la producción de hojas que tenían una edad de 4.5 meses al inicio de la estación seca.
3. **Brotación intermedia.** Resultado de la segunda defoliación que ocurrió a principios de agosto y culminó con la producción de hojas que tenían una edad de 3 meses al inicio de la estación seca.
4. **Brotación tardía.** Resultado de la tercera defoliación que ocurrió a finales de setiembre y culminó con la producción de hojas de 1.5 meses de edad al inicio de la estación seca.

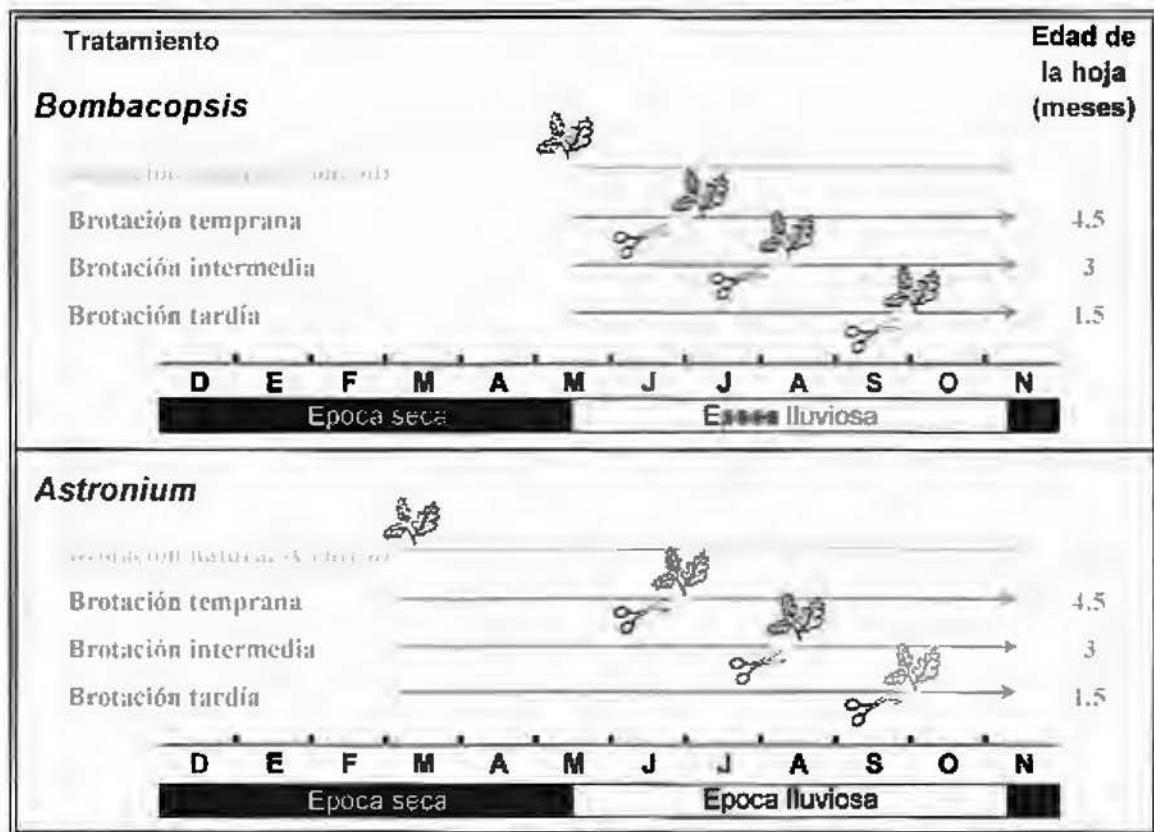




Figura 1. Cronograma de defoliaciones , brotación esperada  y edad resultante de las hojas producidas como resultado de los tratamientos de defoliación aplicados, al inicio de la estación seca.

### Diseño experimental

Se establecieron 2 parcelas. 1 parcela por especie, de 20 árboles cada una. El diseño experimental utilizado fue el irrestricto al azar, donde cada tratamiento contó con 5 repeticiones constituidas por árboles individuales. Los 4 tratamientos fueron los siguientes: 1. Brotación natural (Control), 2. Brotación temprana, 3. Brotación intermedia y 4. Brotación tardía.



### Microclima y contenido de agua en el suelo

Las variables climáticas más importantes se midieron con una estación meteorológica automática, controlada por un almacenador de datos (Modelo CR21X, Campbell Scientific Corp., Logan, UT, USA) programado para obtener mediciones cada 15 minutos y producir un promedio cada hora. La estación meteorológica utilizada estaba equipada con una sonda de **humedad relativa (%)** y **temperatura del aire (°C)** (Modelo HMP35C, Campbell Scientific) con una exactitud de + 2% y < + 0.2°C, un sensor de Quantum (Modelo LI-190SZ, Li-cor) que mide la **radiación fotosintéticamente activa (RAF,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )** con un error relativo < + 5% y un anemómetro (Modelo 014A Met-One, Campbell Scientific) que mide la **velocidad del viento ( $\mu$ ,  $\text{m s}^{-1}$ )** con una exactitud de 1.5% ó  $0.11 \text{ m s}^{-1}$ .

La **precipitación ( $\text{mm semana}^{-1}$ )** se midió semanalmente con un pluviómetro manual y el **contenido de agua en el suelo (%)** mensualmente por el método gravimétrico. Este método consistió en la medición del contenido de agua en el suelo por peso. El muestreo incluyó la extracción de muestras de suelo de aproximadamente  $90 \text{ cm}^3$ , que inmediatamente fueron introducidas en envases metálicos y selladas para su posterior medición, pesadas (peso húmedo) y colocadas luego en un horno hasta alcanzar un peso constante (peso seco). Por diferencia de pesos se obtuvo el contenido de agua (Baker, 1990). Los muestreos se realizaron a las 10:00 am con un barreno de tornillo que permitió muestrear los primeros 20 cm del perfil del suelo. Las muestras se obtuvieron de 5 sitios diferentes, alrededor de los árboles de las esquinas y el centro de la parcela.

### Crecimiento y Fenología

El crecimiento de los árboles se midió mensualmente como **diámetro a la altura del pecho (dap)**, a 1.3 m de la superficie del suelo, y la **altura total (h)**, con cinta diamétrica  $\pm 1 \text{ mm}$  y una vara telescópica  $\pm 5 \text{ cm}$ , respectivamente.



La fenología de los árboles se evaluó utilizando la escala semi-cuantitativa de Fournier (1974), la cual varía entre 0 y 4, donde 0 representa la ausencia del fenómeno estudiado, 1 la presencia del fenómeno en la copa del árbol evaluado en una magnitud de 1 – 25%; 2 de un 26 – 50%; 3 de un 51 – 75%, y 4 de un 76-100%. Los eventos fenológicos evaluados fueron: 1) brotación del follaje, 2) caída del follaje, 3) floración, y 4) fructificación. Estos eventos se evaluaron cada 2 semanas para todos los árboles de ambas especies.

### Relaciones hídricas

#### **Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_w$ )**

El potencial hídrico burdo del xilema de las hojas ( $\Psi_w$ , MPa) se midió con la cámara de presión de Scholander (Modelo PMS-100, PMS, Logan, UT, USA). Este método indirecto se basa en la teoría de tensión-cohesión introducida en 1895 por Dixon y Joly. La premisa fundamental de esta teoría es que el agua en el xilema se encuentra bajo tensión la mayor parte del tiempo, y que las propiedades de cohesión del agua, originadas de la atracción entre moléculas, permite que la columna de agua soporte estas grandes tensiones (Zimmermann *et al.*, 1994). La teoría explica el mecanismo de transporte del agua a largas distancias en las plantas, y establece que la transpiración actúa como la fuerza conductora que tira de la columna de agua formada a lo largo de los vasos, desde las hojas hasta la raíz y el suelo.

La técnica de la cámara de presión para medir la tensión del xilema consiste en cortar la columna de agua bajo tensión, debido a lo cual la columna retrocede en el interior de los vasos de manera proporcional a la tensión existente antes del corte. La hoja se coloca en la cámara de presión con el peciolo expuesto hacia la superficie a través de un orificio, y gradualmente se permite la entrada de gas

comprimido (nitrógeno) al interior de la cámara. La presión aumenta en el interior hasta que la columna de agua es forzada hacia la superficie cortada, donde se observa con la ayuda de una lupa. La presión requerida para mover la columna de agua hacia la superficie cortada es igual en magnitud pero opuesta en signo a la tensión que existía en el xilema antes del corte (Ritchie & Hinckley, 1975).

El  $\Psi_w$  de las hojas de ambas especies se midió cada 2 semanas, al amanecer (6:00 am) y al medio día (12:00 pm) durante cada día de muestreo. En cada árbol se muestrearon 4 hojas jóvenes completamente expandidas provenientes de las ramas laterales, localizadas en cada punto cardinal. Las hojas muestreadas fueron colocadas en una bolsa plástica antes del corte y selladas inmediatamente en la bolsa para evitar pérdidas de agua. Posteriormente, las muestras se colocaron en una hielera donde se mantuvieron por no más de 1 h antes de ser medidas. Durante la estación lluviosa sólo se estudió el testigo y al entrar en la estación seca se añadieron los demás tratamientos al muestreo.

### **Conductividad estomática ( $g_s$ )**

La conductividad estomática ( $g_s$ ,  $mmol\ m^{-2}s^{-1}$ ) se midió utilizando un autoporómetro (Modelo LI-1600, Li-cor). El instrumento consta de 2 partes, la consola donde se procesan y almacenan los datos, y una cubeta ventilada donde se realizan las mediciones. La cubeta esta equipada con sensores de humedad, temperatura y flujo de aire. Antes de realizar las mediciones, la cubeta debe ser aclimatada a las condiciones ambientales para establecer la humedad relativa del ambiente.

La muestra se pone en contacto con la cubeta por medio de una prensa que muestrea una zona de  $2\ cm^2$  de la hoja en su parte abaxial. La pérdida de agua en la hoja es determinada al mantener una densidad constante de vapor de agua en la cubeta en contacto con la hoja, lo que se logra dejando entrar aire a la cubeta a una velocidad apropiada. De esta manera se alcanza un balance entre el flujo de vapor

de agua transpirado y el flujo de aire caliente que sale de la cubeta (Li-cor, 1989).

El ciclo diario de la  $g_s$  de hojas jóvenes completamente expandidas en ramas laterales y expuestas al sol se midió cada 2 semanas, y en 4 horas diferentes del día (amanecer, media mañana, medio día y tarde). En cada parcela se muestrearon 5 árboles por tratamiento, 4 hojas por árbol, y cada hoja medida fue seleccionada de uno de los 4 puntos cardinales. Se tuvo cuidado de no alterar la posición natural de las hojas y de realizar las mediciones en el mismo lugar de la lámina (foliolo central en *Bombacopsis* y foliolo terminal en *Astronium*). Durante la estación lluviosa solo se muestreó el testigo y al entrar la época seca se añadieron los demás tratamientos.

### **Conductividad estomática de hojas de diferentes edades y respuesta de $g_s$ al corte**

A mediados de noviembre, al entrar la estación seca, se midió en ambas especies la respuesta de los estomas al corte, en hojas de diferentes edades expuestas al sol. Estas fueron muestreadas secuencialmente en la misma rama, 1 hoja por edad, 1 rama por árbol y 4 árboles por tratamiento. Las edades de hojas evaluadas fueron las siguientes:

1. **Hoja joven.** Primera hoja completamente expandida.
2. **Hoja intermedia.** Hoja situada a la mitad de la rama, verde y sin signos de senectud.
3. **Hoja vieja.** Hoja situada al final de la rama senescente.

El procedimiento fue el siguiente: primero, se midió la  $g_s$  de la hoja antes de ser cortada; subsecuentemente la hoja fue escindida de la rama y el valor de  $g_s$  fue medido continuamente durante un plazo de 3.5 minutos o hasta que la  $g_s$  alcanzó el 50% de su valor inicial.

### Contenido foliar de minerales

El contenido foliar de minerales de las hojas vivas y hojas caídas naturalmente se determinó mediante un análisis químico completo efectuado en el Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA), Universidad de Costa Rica. En este se determinó el contenido foliar total de los siguientes minerales: N, P, Ca, Mg, K, Fe, Cu, Zn y Mn. El proceso consistió en digerir una muestra foliar de 0.5 g, debidamente lavada, secada a 70°C y molida, con mezclas de ácidos fuertes (mezcla nitroperclórica) en presencia de calor (Bertsch, 1998).

Las muestras de hojas vivas fueron recolectadas cada 1.5 meses. Se colectaron 4 hojas jóvenes completamente expandidas de las ramas laterales, una hoja por cada punto cardinal. En cada parcela se comenzó el muestreo con el control y se incluyó a los demás tratamientos de defoliación artificial conforme éstos se fueron aplicando en el campo durante el transcurso de la estación lluviosa (Cuadro 2). Las hojas muertas fueron recolectadas antes de alcanzar el suelo, mediante la instalación de bolsas plásticas perforadas colocadas con anterioridad en las hojas senescentes. El material vegetal se colocó en bolsas de papel y se secó inmediatamente en un horno a 74°C por 2 días.

**Cuadro 2.** Cronograma de recolección de muestras para la determinación del contenido foliar de minerales de árboles de *Bombacopsis* y *Astronium*. Jul 1998 - Mar 1999, Cañas, Guanacaste.

Fecha de muestreo / Tratamiento	17/7/98	11/9/98	16/10/98	19/11/98	18/2/99*
Brotación natural (Control)	✓	✓	✓	✓	✓
Brotación temprana		✓	✓	✓	✓
Brotación intermedia			✓	✓	✓
Brotación tardía				✓	✓

Nota: \* Muestreo solamente en *Astronium* (*Bombacopsis* sin follaje)

### Análisis de resultados

El diseño experimental empleado fue el irrestricto al azar y el diseño de tratamientos presentó una estructura de gradiente. Por lo tanto, se realizaron los siguientes análisis estadísticos (Zar, 1984): 1) comparación de medias (ANDEVA, ANDEVA Mediciones Repetidas, Prueba *t* student) cuando la suposición de normalidad fue encontrada y 2) Agrupamiento de medias por el método de Bautista, Smith y Steiner (Bautista *et al.*, 1997). Para ello se utilizó el paquete estadístico SAS Versión 7 para Windows (SAS Institute Inc., 1998, NC, USA).

Las variables microclimáticas y el contenido de agua en el suelo se presentaron como promedios por día, obtenidos durante las horas de luz  $\pm$  error estándar ( $\pm$  EE). Las horas de luz se consideraron de 6 am a 6 pm, dado que la duración media de la luz solar en el territorio nacional es de 12 horas (Herrera, 1985).

La fenología, el crecimiento del tronco y las relaciones hídricas se evaluaron por medio de los promedios  $\pm$  EE. Además, se realizó una distribución de frecuencias para la fenología de cada especie, con los tratamientos y el tiempo que les tomó a los árboles para alcanzar los diferentes grados de abscisión del follaje.

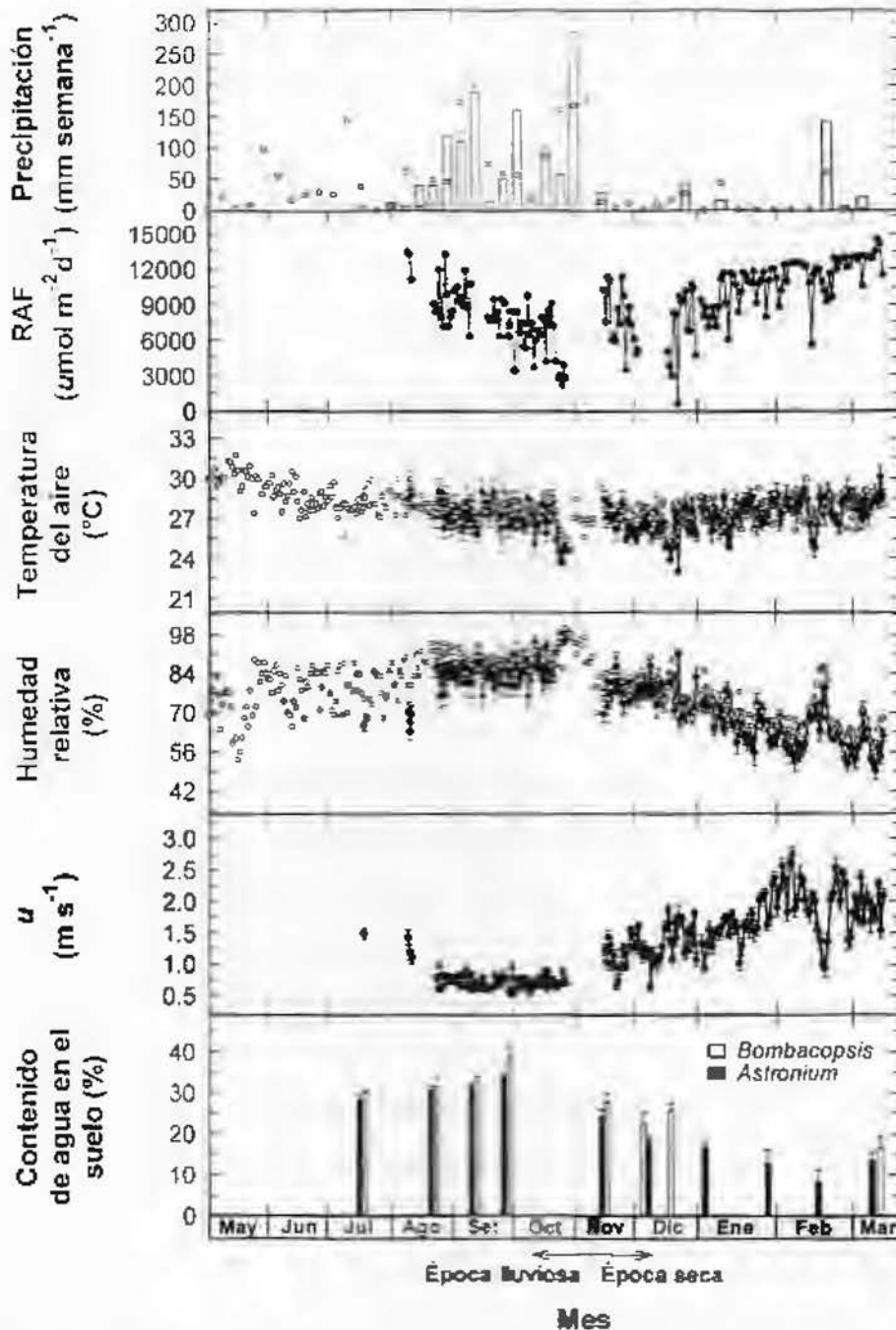
## RESULTADOS

### Microclima y contenido de agua del suelo

En Cañas, Guanacaste, la estación lluviosa se extendió desde mediados de mayo hasta principios de noviembre, pero la mayor parte de la precipitación se observó durante los meses de agosto, setiembre y octubre (Fig 2). El mes más lluvioso fue octubre con una precipitación máxima de 285 mm semana<sup>-1</sup>. Las horas luz mostraron valores promedio ( $\pm$  EE) de radiación fotosintéticamente activa (RAF) de  $7,677 \pm 338 \text{ umol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ ; la humedad relativa promedio fue  $84.6 \pm 0.8 \%$ , la velocidad promedio del viento ( $u$ ) fue  $0.75 \pm 0.02 \text{ m s}^{-1}$  y el contenido de agua en el suelo del sitio de estudio de *Bombacopsis* fue de  $33.5 \pm 1.1 \%$  y de  $31.1 \pm 0.7\%$  en el sitio de estudio de *Astronium*.

A partir del mes de noviembre, y después de una tormenta tropical a finales de octubre durante la cual se interrumpió la recolección de datos climáticos, se dieron cambios sustanciales en las condiciones climáticas que marcaron la transición a la estación seca. La precipitación cesó y la humedad relativa y el contenido de agua del suelo decrecieron, mientras que RAF y  $u$  aumentaron. La estación seca se caracterizó por la ausencia virtual de precipitación, aunque se observaron pequeños eventos esporádicos de lluvia. La precipitación máxima observada durante la estación seca se observó a finales de febrero ( $140 \text{ mm semana}^{-1}$ ). Los valores promedio ( $\pm$ EE) de RAF fueron sustancialmente superiores a los observados durante la estación lluviosa ( $9,956 \pm 267 \text{ umol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ ), y la humedad relativa fue significativamente menor ( $68.6 \pm 0.9 \%$ ). La  $u$  se incrementó marcadamente con el inicio de la estación seca y alcanzó valores promedio de  $1.61 \pm 0.04 \text{ m s}^{-1}$ , y el contenido de agua en el suelo descendió a valores promedio de  $23.1 \pm 1.5 \%$  y de  $15.8 \pm 1.0 \%$ , en los sitios de estudio de *Bombacopsis* y *Astronium*, respectivamente.





**Figura 2.** Principales variables atmosféricas y edáficas promedio ( $\pm$  EE). Los valores de  $u$ , humedad relativa, temperatura del aire y RAF corresponden al período entre 6 am y 6 pm. Los símbolos abiertos pertenecen a la estación meteorológica del Ingenio Taboga ( $10^{\circ}22'N - 85^{\circ}12'O$ , elevación 10 m). Jul 1998 - Mar 1999. Cañas, Guanacaste.

La temperatura del aire presentó **poca variación**, tanto durante la estación seca como durante la estación lluviosa ( $t=-0.32$ ,  $P=0.7470$ ). Durante el período de esta investigación, la temperatura promedio del aire ( $\pm$  EE) fue de  $27.2 \pm 0.1$  °C

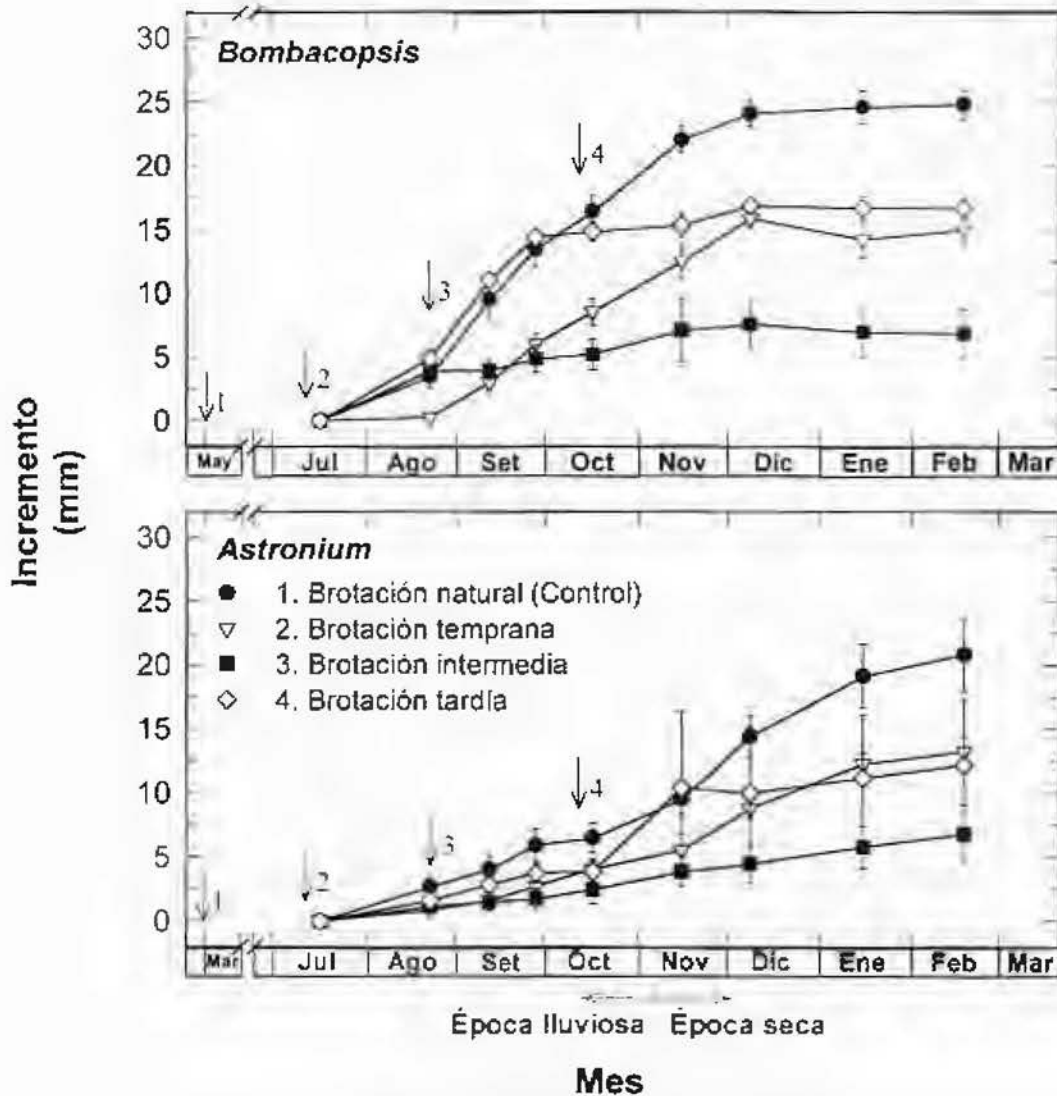
### **Crecimiento y fenología**

El crecimiento de los individuos de las dos especies estudiadas, evaluado como el incremento acumulado en dap durante el período de estudio, fue similar y osciló alrededor de un promedio de 20 – 25 mm en los individuos que experimentaron únicamente brotación natural (**tratamiento control**). Sin embargo, el crecimiento de los individuos de *Bombacopsis* se estancó a principios de diciembre, mientras que los árboles de *Astronium* exhibieron un incremento continuo en el diámetro de sus troncos incluso durante la estación seca (Fig 3).

En general, los **tratamientos de defoliación** redujeron el crecimiento expansivo de los troncos (Fig 3). Al finalizar la investigación, las defoliaciones artificiales aplicadas a los individuos experimentales **causaron reducciones** en el crecimiento de los troncos de estos árboles de un 40, 72 y 33%, en *Bombacopsis*, y de un 36, 67 y 41%, en *Astronium*, en los **tratamientos brotación temprana, intermedia y tardía**, respectivamente. En ambas especies los individuos que experimentaron la brotación inducida intermedia fueron los **más afectados**, mientras que los individuos sometidos a defoliaciones temprana y tardía **presentaron incrementos** en dap similares. Los árboles de ambas especies **respondieron de la manera esperada** a los tratamientos de defoliación artificial e **iniciaron la producción** de nuevas camadas de hojas en un período de **aproximadamente 2 semanas** después de la aplicación de los tratamientos.

Debido a que la muestra de árboles estudiados consistió de individuos jóvenes (5 años), los eventos fenológicos de floración y fructificación fueron observados únicamente en algunos individuos de *Bombacopsis* durante la estación seca.





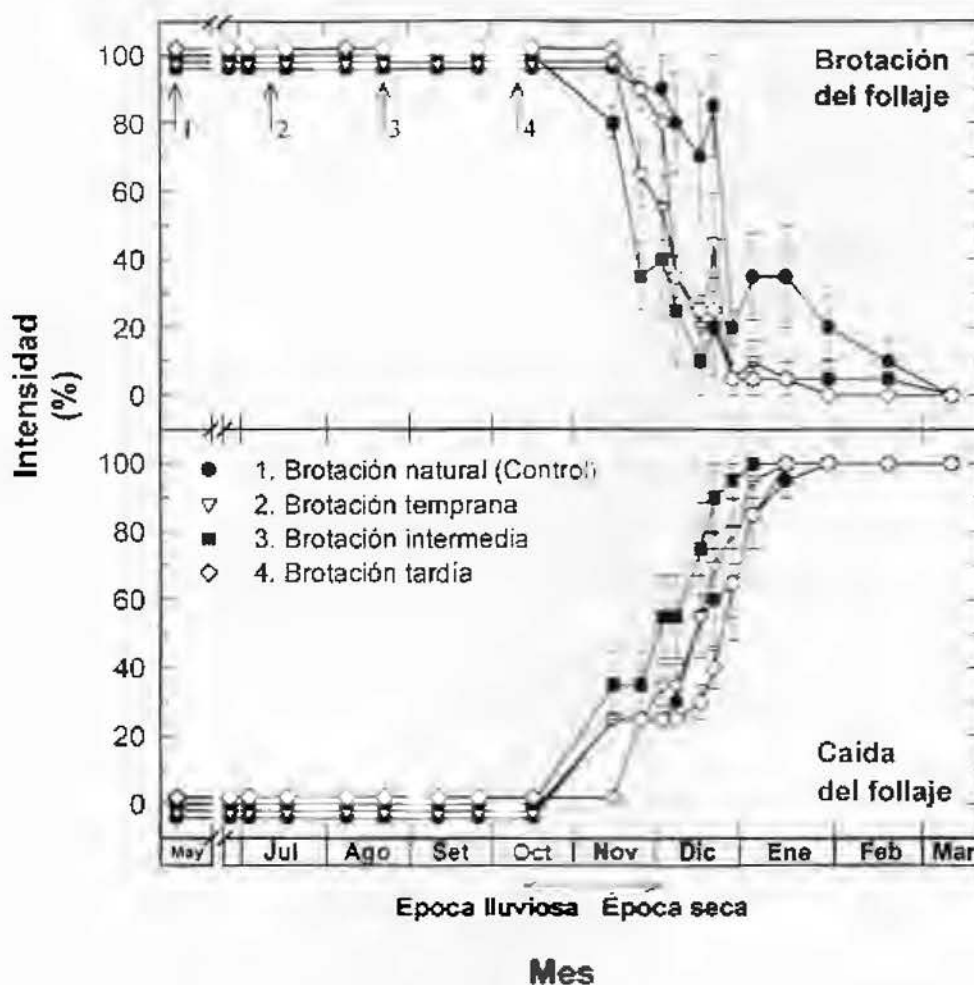
**Figura 3.** Incremento acumulado del dap de árboles de *Bombacopsis* y *Astronium* sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales. Cada valor representa el promedio ( $\pm$  EE) de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998 - Mar 1999. Cañas, Guanacaste.

### *Bombacopsis*

Después de la brotación natural de follaje que ocurrió a mediados de mayo, los árboles de *Bombacopsis* continuaron produciendo follaje durante el transcurso de la estación lluviosa (Fig 4). La intensidad de la brotación se mantuvo en un 100% durante este período, y solamente cesó a principios de noviembre durante la transición a la estación seca. Desde el punto de vista fenológico, esta transición estuvo asociada con el inicio de la caída del follaje en todos los individuos evaluados correspondientes a todas las categorías de edad de la hoja producidas como resultado de los tratamientos de defoliación aplicados.

Los árboles que experimentaron la brotación inducida intermedia exhibieron una reducción significativa en la producción de follaje desde principios de la estación seca. En estos individuos, la caída del follaje se produjo con una intensidad ligeramente superior a la observada en los demás tratamientos, lo cual resultó en su completa defoliación aproximadamente 2 semanas antes de la defoliación de los individuos que experimentaron brotación natural, inducida temprana y tardía. La caída del follaje observada durante la transición a la estación seca fue precedida por cambios marcados en la apariencia de las hojas de los árboles de todos los tratamientos, que exhibieron quemaduras, marchitamiento, amarillamiento y ataques de hongos e insectos.

La caída completa del follaje en todos los árboles de *Bombacopsis* evaluados ocurrió en un plazo de aproximadamente 2 meses y alcanzó una intensidad del 100% a principios de enero. Aunque los individuos de esta especie continuaron produciendo brotes en un pequeño porcentaje (<50%), estos no llegaron a desarrollarse y murieron en un corto lapso (Fig 4).



**Figura 4.** Brotación y caída del follaje de árboles de *Bombacopsis* sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales, evaluadas según Fournier (1974). Cada valor representa el promedio ( $\pm$  EE) de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998 - Mar 1999. Cañas, Guanacaste.

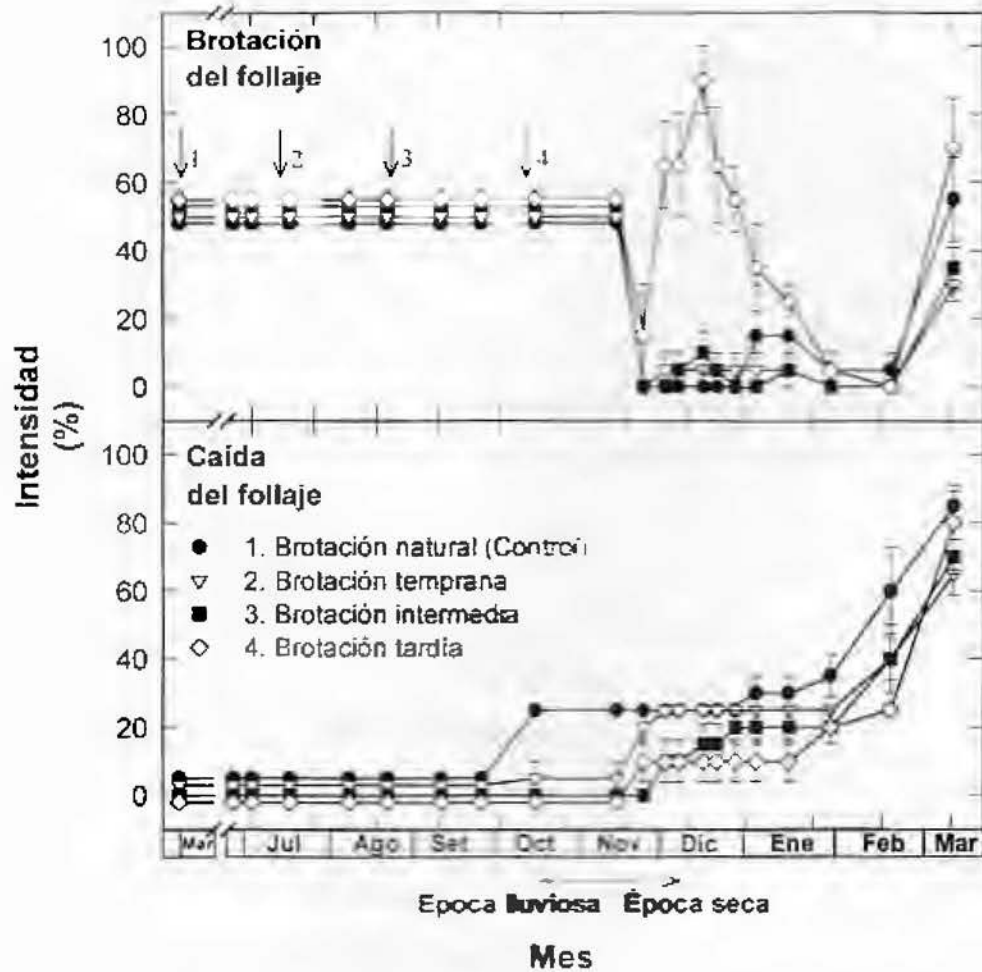
## ***Astronium***

En contraste con *Bombacopsis*, que exhibió brotación continua y sincronizada. *Astronium* presentó una brotación natural del follaje intermitente y heterogénea entre la población (Fig 5). Adicionalmente, la brotación fue también heterogénea en la copa de árboles individuales, por lo que la intensidad de este fenómeno se mantuvo en un 50% en la población estudiada, desde la brotación natural de la especie a inicios de marzo y hasta mediados de noviembre, al inicio de la estación seca.

La brotación disminuyó significativamente en todos los tratamientos desde el inicio de la estación seca y se mantuvo a intensidades bajas (<20%) durante un período de 3.5 meses (mediados de noviembre, diciembre, enero y febrero). Se observaron algunos eventos de brotación durante este periodo, de los cuales el más evidente fue el pico de brotación registrado en los individuos que experimentaron la brotación tardía, los cuales continuaron produciendo hojas en altos porcentajes durante un periodo de 2.5 meses (mediados de noviembre, diciembre y enero) (Fig 5).

La brotación disminuyó sustancialmente a finales de enero en todos los tratamientos, y se reinició a principios de marzo inmediatamente después de la caída del follaje, lo que permite clasificar a *Astronium* como una especie de comportamiento fenológico breve-deciduo (Fig 5). La caída del follaje se inició a mediados de octubre en los individuos que experimentaron brotación natural, aunque la caída de las hojas ocurrió en intensidades bajas (<25%). La caída del follaje fue precedida por cambios en la apariencia de las hojas, cuyos folíolos en proceso de senectud se tornaron rojizos y se cayeron. Estas bajas intensidades de caída de follaje observadas en los individuos control se mantuvieron durante octubre y noviembre (Fig 5).

Los tratamientos de defoliación inducida exhibieron bajos porcentajes de caída de follaje desde finales de noviembre, pero la intensidad de la defoliación se incrementó a partir de finales de enero, cuando la intensidad de este fenómeno aumentó y

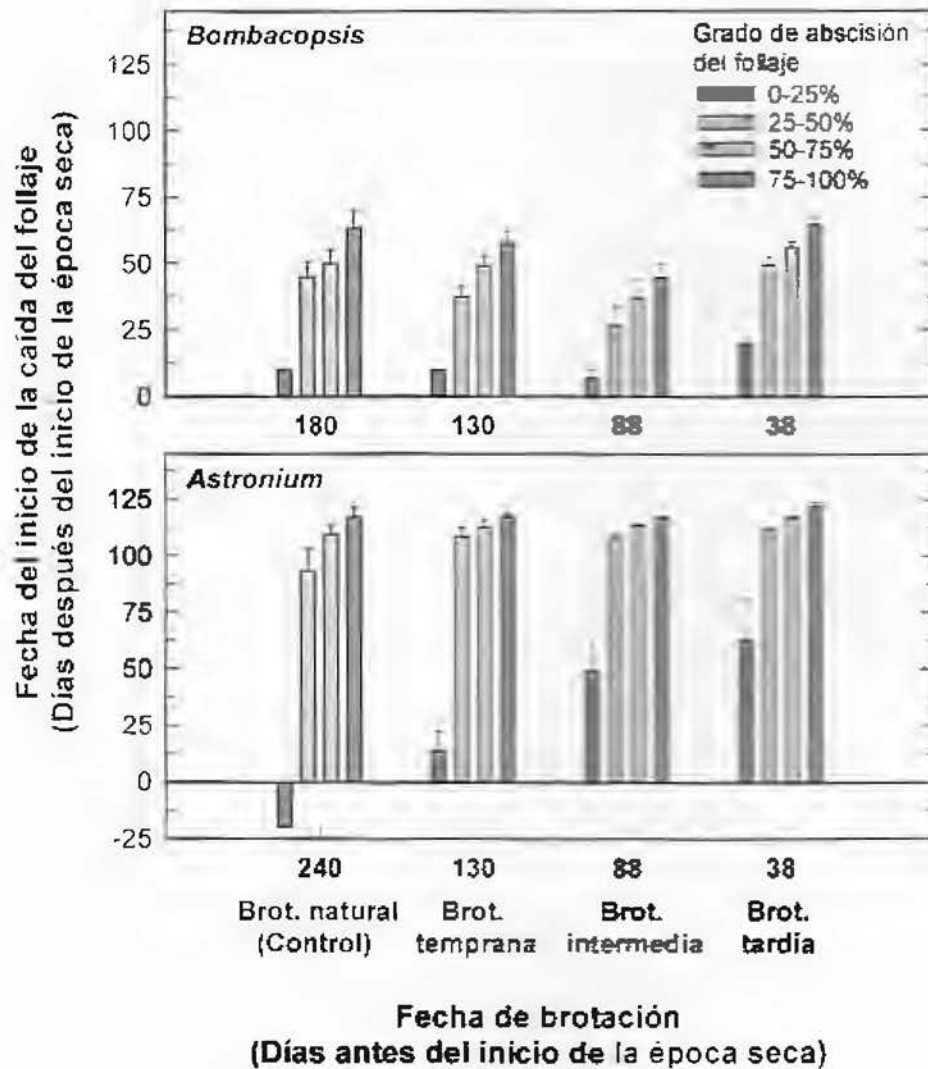


**Figura 5.** Brotación y caída del follaje de árboles de *Astronium* sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales, evaluadas según Fournier (1974). Cada valor representa el promedio ( $\pm$  EE) de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998 - Mar 1999. Cañas, Guanacaste.

alcanzó valores máximos cercanos a 80% en todos los tratamientos. La intensidad más alta de caída del follaje fue observada a principios de marzo cuando los árboles renovaron sus copas en un periodo de aproximadamente 2 semanas.

Las especies estudiadas presentaron patrones diferentes de caída del follaje. El tiempo necesario para alcanzar diferentes grados de abscisión del follaje difirió significativamente ( $P < 0.0001$ ) entre las dos especies evaluadas (Fig 6). En *Bombacopsis*, al efectuar un agrupamiento de medias por el método de Bautista, Smith y Steiner (Bautista *et al.*, 1997) se encontró que el tratamiento de brotación intermedia fue el único que difirió estadísticamente en el tiempo requerido para alcanzar los diferentes grados de abscisión ( $P = 0.0088$ ). Los árboles sometidos a este tratamiento alcanzaron los diferentes grados de abscisión evaluados en un menor número de días (Fig 6)

En *Astronium* también se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos e interacción entre éstos y los diferentes grados de abscisión del follaje. Por lo tanto, las diferencias entre los tratamientos dependieron del grado de abscisión evaluado. En el caso del control, se observó la ocurrencia de abscisión en un 0 - 25% 20 días antes del inicio de la estación seca, mientras que se requirieron 20, 50 y 75 días posteriores al inicio de estación seca para alcanzar este mismo grado de abscisión en los tratamientos de brotación temprana, intermedia y tardía, respectivamente. Esta interacción no fue observada en el tiempo requerido para alcanzar los otros grados de abscisión evaluados (25 - 50%, 50 - 75%, 75 - 100%) en los tratamientos aplicados (Fig 6). Por lo tanto, no existieron diferencias significativas (*Bombacopsis*  $P = 0.0830$  y *Astronium*  $P = 0.3606$ ) en el tiempo necesario para alcanzar el grado de abscisión correspondiente a la defoliación completa (>75-100%). Todos los árboles de ambas especies se defoliaron completamente en el mismo número de días, independientemente de la edad de sus hojas.



**Figura 6.** Fecha del inicio de la caída del follaje vs. fecha de brotación, según grados de abscisión, en árboles de *Bombacopsis* y *Astronium* sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales. Cada valor representa el promedio ( $\pm$  EE) de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998 - Mar 1999. Cañas. Guanacaste.



## Relaciones hídricas

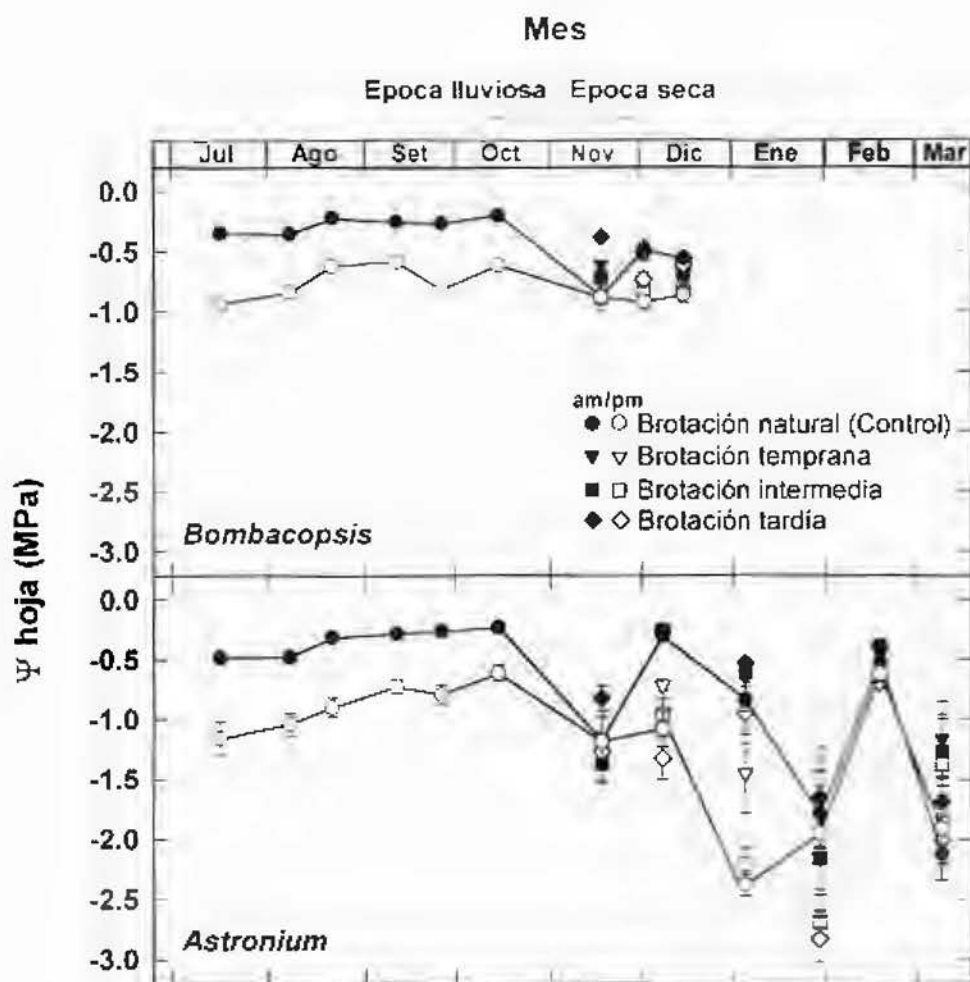
### Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_w$ )

Los individuos de *Bombacopsis* que brotaron naturalmente (tratamiento control) presentaron valores promedio ( $\pm$ EE) de  $\Psi_w$  de  $-0.28 \pm 0.01$  MPa al amanecer (am) y de  $-0.74 \pm 0.02$  MPa al mediodía (pm), durante el transcurso de la estación lluviosa (Fig 7). Estos valores disminuyeron a  $-0.71 \pm 0.03$  MPa (am) y a  $-0.88 \pm 0.03$  MPa (pm), durante la estación seca, y la diferencia entre los valores de  $\Psi_w$  observados al amanecer y al mediodía fueron sustancialmente menores (Fig 7). Esto se debió a que los valores de  $\Psi_w$  (am) disminuyeron significativamente al inicio de la estación seca, mientras que los  $\Psi_w$  (pm) se mantuvieron constantes ( $P=0.3531$ ).

En *Astronium*, los individuos que presentaron brotación natural exhibieron valores de  $\Psi_w$  promedio ( $\pm$ EE) de  $-0.34 \pm 0.02$  MPa (am) y de  $-0.88 \pm 0.04$  MPa (pm), durante la estación lluviosa. En contraste, los valores de  $\Psi_w$  observados durante la estación seca fueron altamente variables; estos disminuyeron hasta alcanzar valores promedio ( $\pm$ EE) de  $-0.96 \pm 0.11$  MPa (am) y de  $-1.74 \pm 0.15$  MPa (pm) (Fig 7).

Los valores de  $\Psi_w$  (am y pm) medidos en ambas especies durante el transcurso de la estación lluviosa presentaron un comportamiento poco variable, pero fueron ligeramente menores en *Astronium* que en *Bombacopsis*. Los valores de  $\Psi_w$  (am) disminuyeron marcadamente durante el desarrollo de la estación seca en ambas especies y las diferencias entre especies se acentuaron (Fig 7). En la estación seca, *Astronium* presentó valores muy variables de  $\Psi_w$  (am y pm), semejantes en algunos casos a los observados durante la estación lluviosa ( $-0.4$  MPa), aunque también se registraron valores de  $\Psi_w$  muy bajos ( $-3.0$  MPa). La evaluación del  $\Psi_w$  de las hojas de los árboles correspondientes a los tratamientos aplicados (brotaciones inducidas) se realizó al inicio de la estación seca, pero no se detectaron diferencias significativas entre estos tratamientos. Además, se observó que los valores  $\Psi_w$





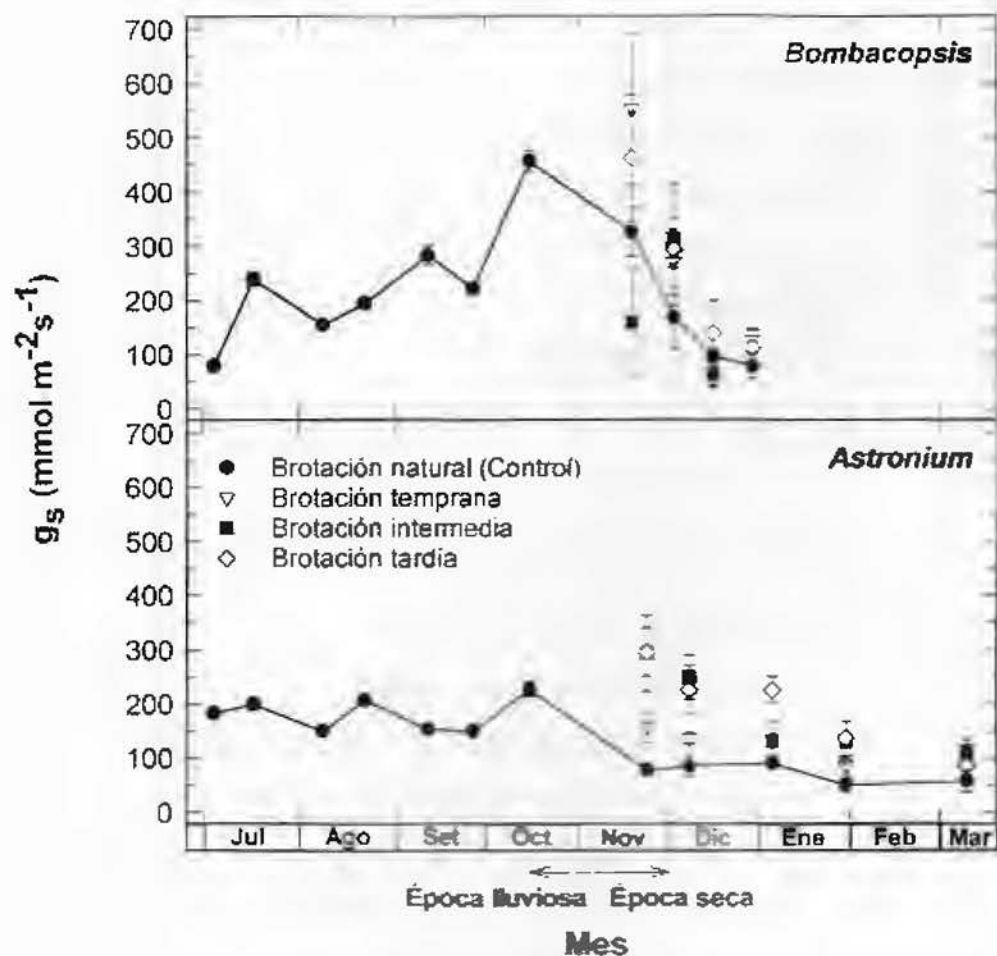
**Figura 7.** Potencial hidrico de hojas ( $\Psi_w$ ) jóvenes completamente expandidas de árboles de *Bombacopsis* y *Astronium* sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales, medido en la madrugada (am, símbolos cerrados) y a medio día (pm, símbolos abiertos). Cada valor representa el promedio ( $\pm$  EE) de 2 hojas tomadas de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998 - Mar 1999. Cañas, Guanacaste.

medidos durante la estación seca fluctuaron marcadamente en diferentes fechas de medición, especialmente en *Astronium*.

### Conductividad estomática ( $g_s$ )

En *Bombacopsis*, los valores de  $g_s$  medidos durante la estación lluviosa oscilaron alrededor de  $250 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y se observaron valores máximos de hasta  $450 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Los valores de  $g_s$  descendieron desde el inicio de la estación seca hasta alcanzar valores mínimos de  $75 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  poco antes del inicio de la caída del follaje (Fig 8). Estos valores de  $g_s$  de las hojas más jóvenes completamente expandidas fueron semejantes a los medidos al inicio de las observaciones a principios de julio, cuando los árboles presentaban copas con hojas de 1.5 meses de edad. No se observaron diferencias significativas en el comportamiento de la  $g_s$  evaluada en todos los tratamientos aplicados, cuya evaluación se inició con la entrada de la estación seca ( $P=0.0857$ ). La  $g_s$  en los árboles correspondientes al tratamiento control disminuyó progresivamente y de manera constante, mientras que la  $g_s$  de las hojas de los árboles de los demás tratamientos, aunque también disminuyó a partir del inicio de la estación seca, lo hizo de una manera más irregular.

En *Astronium*, los árboles en el tratamiento control presentaron valores de  $g_s$  relativamente constantes y fluctuaron entre  $150$  y  $250 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Fig 8). Los valores de  $g_s$  disminuyeron a  $50 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  durante la estación seca. La evaluación de la  $g_s$  de los tratamientos se inició a mediados de noviembre con el inicio de la estación seca. Se observaron diferencias significativas ( $P=0.0031$ ) entre ellos, además de diferencias entre las fechas de medición ( $P<0.0001$ ) e interacción entre las fechas de medición y los tratamientos ( $P=0.0101$ ) (Fig 8). Los valores más altos de  $g_s$  observados, se registraron al inicio de la estación seca en individuos correspondientes a los tratamientos de brotación tardía e intermedia ( $300 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). Estas diferencias disminuyeron conforme la estación seca se desarrolló, hasta que todos los tratamientos presentaron valores de  $g_s$  semejantes ( $75 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ).



**Figura 8.** Conductividad estomática ( $g_s$ ) de las hojas jóvenes completamente expandidas de árboles de *Bombacopsis* y *Astronium* sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales. Cada valor representa el promedio ( $\pm$  EE) de 4 hojas tomadas de 5 árboles de cada tratamiento. Jul 1998 - Mar 1999. Cañas, Guanacaste.

Por lo tanto, las diferencias entre los tratamientos dependieron de la fecha de medición (Fig 8)

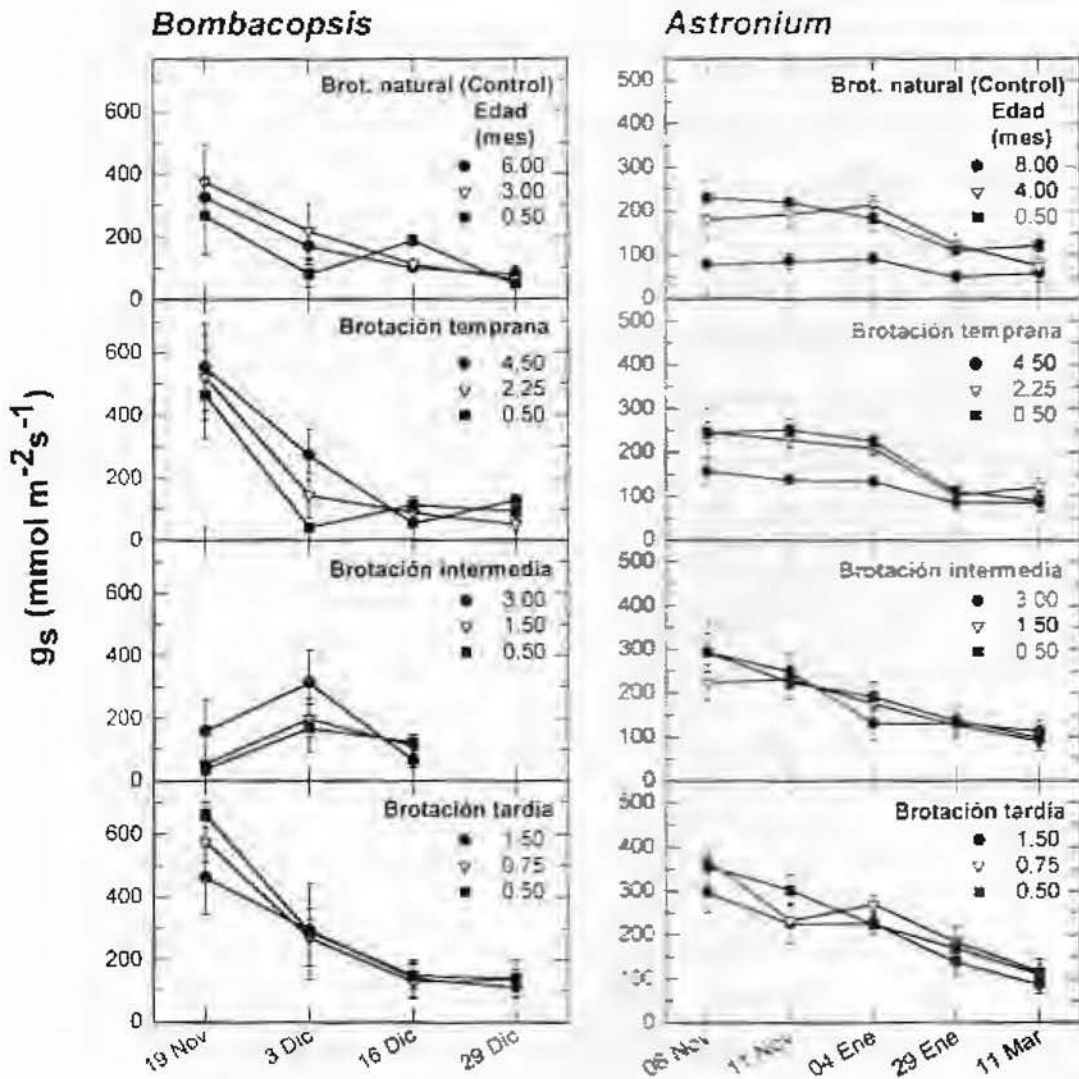
### **Conductividad estomática de hojas de diferentes edades**

Las mediciones de  $g_s$  realizadas en hojas viejas, intermedias y jóvenes de ambas especies revelaron diferencias en el comportamiento estomático de *Astronium* ( $P < 0.0001$ ) e interacción entre la edad y los tratamientos ( $P = 0.0008$ ), pero no de *Bombacopsis* ( $P = 0.5932$ ). Sin embargo, los valores de  $g_s$  más altos observados en este estudio fueron obtenidos en las hojas más jóvenes de *Bombacopsis* en los tratamientos de brotación inducida temprana y tardía (alrededor de  $700 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) (Fig 9).

En *Astronium*, estas diferencias fueron evidentes únicamente en los tratamientos correspondientes a la brotación natural y a la brotación inducida temprana. Las hojas más jóvenes exhibieron los valores mayores de  $g_s$  (alrededor de  $250 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) en ambos tratamientos. Las hojas más viejas obtenidas en el tratamiento control (brotación natural) exhibieron los valores de  $g_s$  más bajos ( $< 75 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), que se mantuvieron virtualmente constantes a lo largo del período de observación. De manera similar, las hojas más viejas evaluadas en los árboles de brotación inducida temprana exhibieron valores de  $g_s$  inferiores a los  $150 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . En el caso de las brotaciones inducidas intermedia y tardía, aunque no hubo diferencias significativas en  $g_s$  de hojas de diferentes edades, se observaron los valores más altos de  $g_s$  ( $300 - 400 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ).

### **Respuesta de $g_s$ al corte**

En *Bombacopsis*, la aplicación de la prueba del corte a hojas de diferentes edades no reveló ninguna diferencia en el comportamiento de hojas de estas categorías, lo que coincide con la ausencia de diferencias en  $g_s$  de hojas de diferentes edades a lo largo del tiempo (Fig 9). Los valores de  $g_s$  de las hojas jóvenes e intermedias



**Figura 9.** Conductividad estomática ( $g_s$ ) de hojas de distintas edades en árboles de *Bombacopsis* y *Astronium* sometidos a manipulaciones fenológicas inducidas por defoliaciones artificiales. Cada valor representa el promedio ( $\pm$  EE) de 1 hoja por edad de hoja tomadas de 4 árboles de cada tratamiento. Nov 1998 - Mar 1999. Cañas, Guanacaste.

aumentaron gradualmente después del corte, desde  $200 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  hasta alcanzar valores máximos de  $260 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Estos valores se mantuvieron altos por un largo período y en un plazo de 3.5 minutos de medición, la  $g_s$  de estas hojas aún no habían disminuido. Las hojas más viejas mantuvieron valores casi constantes de  $g_s$  durante el periodo de evaluación de 3.5 minutos ( $P=0.1129$ ) (Fig 10).

En *Astronium*, en contraste con lo observado en *Bombacopsis*, el comportamiento de  $g_s$  de hojas de diferentes edades difirió significativamente en respuesta al corte ( $P=0.0002$ ). Las hojas de mayor edad (8 meses) presentaron los valores de  $g_s$  inicial más bajos (alrededor de  $75 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), y por lo tanto, su respuesta al corte fue menos dramática. En contraste, las hojas de edades intermedia y joven exhibieron valores iniciales de  $g_s$  superiores a los  $150 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; como una consecuencia del corte,  $g_s$  aumentó momentáneamente y luego decreció irreversiblemente hasta alcanzar valores inferiores a los  $100 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en un plazo de 3.5 minutos.

### Contenido foliar de minerales

Con excepción de los elementos Mg, K y Cu ( $P=0.0096$ ,  $P=0.0060$ ,  $P<0.0001$ , respectivamente), no se observaron diferencias significativas en el contenido foliar de minerales de hojas jóvenes completamente expandidas, producidas en árboles con diferentes edades de hojas, en las dos especies evaluadas (Fig 11).

*Bombacopsis* presentó valores de contenido foliar de Mg promedio ( $\pm$ EE) más altos que *Astronium*,  $0.37 \pm 0.03\%$  y  $0.26 \pm 0.01\%$ , respectivamente. *Astronium* presentó los contenidos más altos de K y Cu; los valores de K promedio ( $\pm$ EE) fueron  $0.77 \pm 0.07\%$  en *Bombacopsis* y  $1.05 \pm 0.05\%$  en *Astronium*. Los valores de Cu fueron  $8.10 \pm 0.64 \text{ mg/kg}$  en *Bombacopsis* y  $14.86 \pm 0.70 \text{ mg/kg}$  en *Astronium*.

Estos valores son similares a los encontrados por otros autores en hojas de estas mismas especies (Dreschel & Zech, 1991), aunque los niveles de K, Mn y Zn

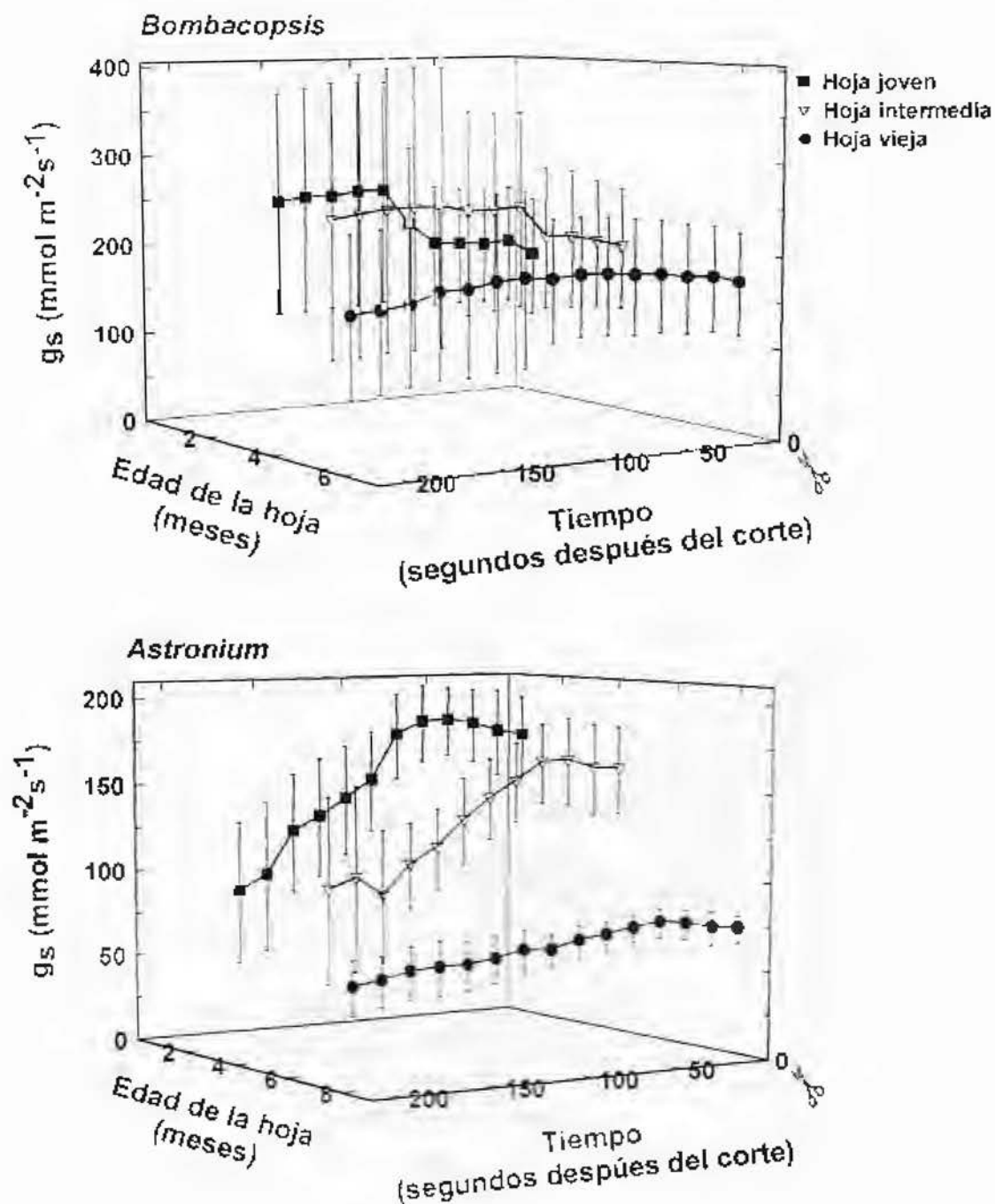
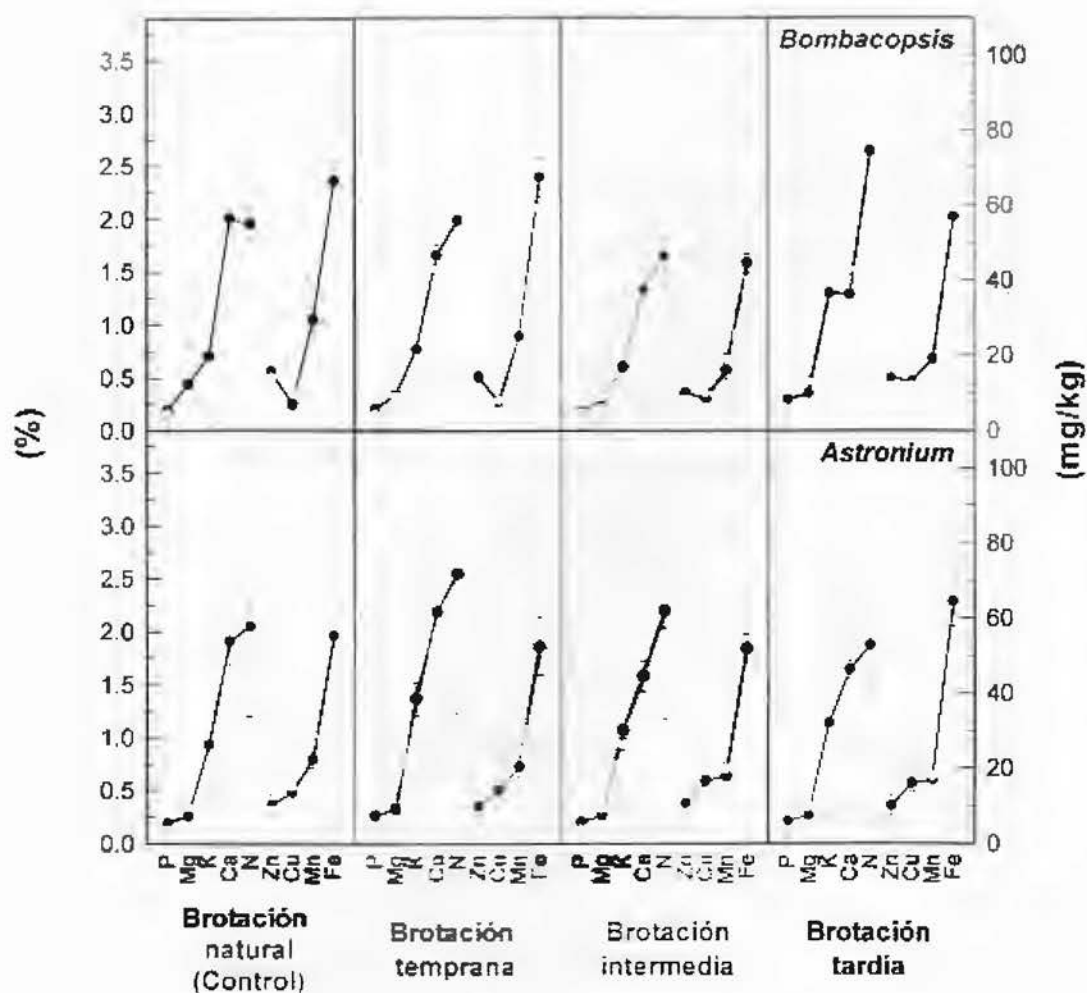


Figura 10. Cambios en  $g_s$  de hojas de distintas edades en respuesta al corte, de árboles de brotación natural (Control) de *Bombacopsis* y *Astronium*. Cada valor representa el promedio ( $\pm$  EE) de 4 hojas, por edad de hoja, tomadas de árboles diferentes. Nov 1998 - Mar 1999. Cañas, Guanacaste.





**Figura 11.** Contenido foliar de minerales de hojas jóvenes completamente expandidas, producidas como resultado de la brotación ocurrida en 4 épocas diferentes (símbolos cerrados) y de hojas caídas (símbolos abiertos) de árboles de *Bombacopsis* y *Astronium*. Cada valor representa el promedio ( $\pm$  EE) de 5 a 2 muestras compuestas de 4 hojas tomadas de 5 árboles por tratamiento. Jul 1998 - Mar 1999. Cañas, Guanacaste.

encontrados en ambas especies indican la existencia de ligeras deficiencias en el contenido de estos elementos. En general, estos resultados confirmaron la producción de hojas fisiológicamente similares a las de los árboles no manipulados, como resultado de las defoliaciones artificiales.

En *Astronium*, las hojas jóvenes completamente expandidas provenientes de los árboles sujetos a los diferentes tratamientos de defoliación inducida, no presentaron diferencias significativas en el contenido foliar de minerales. En *Bombacopsis*, sí se observaron diferencias significativas entre tratamientos en cuanto al contenido de los minerales N, P y K ( $P=0.0159$ ,  $P=0.0098$ ,  $P=0.0074$ , respectivamente) (Fig 11). Estas diferencias fueron causadas por los valores altos de estos minerales encontrados en las hojas producidas como resultado de la defoliación inducida tardíamente. Además, se debe considerar la influencia de las hojas producidas en el tratamiento de brotación intermedia, que presentaron contenidos foliares bajos de varios de los nutrientes esenciales, tales como P, Mg, K, N, Zn y Fe (Fig 11), lo cual acentuó las diferencias entre los tratamientos.

Los elementos P, K, N y Zn fueron reabsorbidos en ambas especies, mientras que la concentración de Ca y Fe más bien aumentó; ambos minerales se perdieron en las hojas abscionadas. Estas pérdidas fueron mayores en *Astronium* que en *Bombacopsis*. *Astronium* presentó los valores más altos de reabsorción de P, N y Zn, mientras que el K fue reabsorbido en porcentajes semejantes en las especies. El Cu también se concentró y se perdió en las hojas abscionadas de *Astronium*.

## DISCUSION

### Microclima y contenido de agua en el suelo

La estacionalidad del clima es una de las características más importantes que determinan el desarrollo de bosques tropicales secos, por lo que el momento del inicio de la estación seca fue fundamental para evaluar las hipótesis propuestas. En Cañas, Guanacaste la transición de la estación lluviosa a la estación seca se presentó en los primeros días de noviembre luego de una tormenta tropical, lo cual provocó cambios drásticos en las características atmosféricas (Fig 2). La precipitación disminuyó marcadamente y se presentaron pequeños eventos de lluvia solo de manera esporádica, con la excepción de un evento de precipitación importante ocurrido a mediados de febrero (140 mm semana<sup>-1</sup>), que aparentemente indujo el intercambio del follaje en los individuos de *Astronium* (Fig 5)

Estas marcadas reducciones en la precipitación resultaron en un incremento significativo de los niveles de RAF, que se manifestaron a través de sus efectos en otras variables del ambiente aéreo: la humedad relativa decreció y la  $u$  aumentó significativamente (Fig 2), lo cual dio como resultado un incremento en la diferencia en presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV), que pudo haber estado asociado con el incremento en la desecación del follaje y la abscisión de las hojas. Diversos estudios ecofisiológicos confirman el papel crucial desempeñado por el DPV en el control de las relaciones hídricas y la longevidad de las hojas (Lieberman, 1982; Medina *et al.*, 1985; Wright & Comejo, 1990). Adicionalmente, el incremento en la  $u$  puede haber proporcionado los estímulos mecánicos requeridos para culminar la caída del follaje (Lieberman, 1982).

En contraste con el comportamiento de las variables del ambiente aéreo discutidas anteriormente, la temperatura del aire no mostró diferencias significativas entre las estaciones (Fig 2), por lo que su papel en el desarrollo del estrés hídrico ocurrido durante la estación seca fue probablemente menor.

En adición a los cambios sustanciales en el ambiente aéreo asociados al inicio de la estación seca, el contenido de agua en el suelo disminuyó marcadamente (Fig 2) garantizando el desarrollo de un estrés hídrico típico de la zona de vida donde se desarrolló la investigación.

### Crecimiento y fenología

Los tratamientos de defoliación causaron una reducción en el crecimiento expansivo de los árboles manipulados, cuando estos fueron comparados con sus contrapartes control (Fig 3). Estas reducciones en el crecimiento probablemente fueron el resultado de ajustes en el patrón de distribución de recursos en los individuos experimentales, que sometidos a defoliaciones artificiales, fueron forzados a reasignar sus recursos a actividades vegetativas como la producción de una segunda brotación de hojas. En los individuos manipulados, el costo fisiológico de una segunda brotación probablemente drenó el presupuesto de recursos tanto orgánicos como minerales de estos árboles, como lo indica el hecho de que la composición mineral de las hojas producidas como resultados de las brotaciones inducidas no difirió marcadamente de la observada en los individuos control (Fig 10).

El crecimiento expansivo de los troncos de *Bombacopsis* ocurrió de manera marcadamente estacional y se concentró en la estación lluviosa, cuando el área foliar de los individuos evaluados fue máxima (Fig 3 y 4). En diciembre, la tasa de crecimiento expansivo de los troncos ya era mínima, evento que coincidió con el inicio de la estación seca y con la pérdida del 50% del follaje de los individuos evaluados (Fig 4).

En contraste, las tasas de crecimiento expansivo de los troncos de los individuos de *Astronium* se mantuvo a lo largo de las estaciones, y en los individuos control especialmente, fue mayor durante la estación seca (Fig 3). Esto indica que el hábito fenológico breve-deciduo se caracteriza no solo por la casi permanente presencia de

En contraste con el patrón descrito anteriormente, la renovación natural del follaje observada a principios de marzo, resultó en una brotación homogénea de los árboles (Fig 5), lo que indica la participación de señales ambientales aún no identificadas en el control de la fenología de esta especie (fotoperiodismo, respuesta a cambios súbitos a la humedad ambiental: Daubenmire, 1972; Frankie *et al.* 1974; Kozlowski, 1991; Bullock & Solís-Magallanes, 1990)

Las dos especies evaluadas exhibieron periodos de defoliación completa de duración variable, y la fecha de ocurrencia de este fenómeno fenológico difirió entre ellas también (Figs 4, 5 y 6). *Bombacopsis* perdió su follaje progresivamente conforme la estación seca se estableció y definitivamente a principios de enero (Fig 4), lo que confirma el comportamiento fenológico típicamente deciduo de esta especie, mientras que en *Astronium* la caída del follaje se intensificó durante un corto período de 2 semanas a mediados de la estación seca (Fig 5), lo que indica que las causas de la caída del follaje en especies deciduas y breve-deciduas son probablemente diferentes.

El rápido cambio de follaje observado en *Astronium* a mediados de febrero e inicios de marzo (Fig 5) ocurrió poco después de un importante evento de precipitación de 140 mm (Fig 2), suficiente para provocar la rehidratación y brotación de las yemas vegetativas de muchas especies de árboles tropicales (Reich & Borchert, 1984). Diversos estudios (Frankie *et al.*, 1974; Lieberman, 1982; Reich & Borchert, 1982; Reich & Borchert, 1984; Borchert, 1994b) indican que lluvias superiores a 50 - 60 mm son suficientes para inducir cambios fisiológicos en los árboles del bosque seco, y respaldan los modelos fenológicos que explican el comportamiento de estas especies como una función primordialmente de su estado hídrico (Daubenmire, 1972; Borchert, 1980; Lieberman, 1982; Reich & Borchert, 1984; Bullock & Solís-Magallanes, 1990; Borchert, 1994a; Borchert, 1994b), lo cual resta importancia a fenómenos fisiológicos como el reposo observado en climas templados (Murphy & Lugo, 1995; Borchert, 1980; Reich & Borchert, 1982; Borchert, 1994a; Borchert,

1994b). La rehidratación de estos árboles fue confirmada por un abrupto incremento en el  $\Psi_w$  de las hojas (Fig 7) y la subsecuente brotación del follaje (Fig 5).

La importancia de la precipitación para la rehidratación y la brotación de las yemas de *Astonium* es resaltada por la reducida capacidad de almacenamiento de agua en los troncos de esta especie, que exhiben muy bajos contenidos de agua a saturación (19%; Borchert, 1994a). En vista de que estos fenómenos fenológicos dependen de la ocurrencia de eventos climáticos altamente variables e impredecibles como la ocurrencia de lluvia en la estación seca, el comportamiento fenológico irregular reportado (Reich & Borchert, 1984; Gómez, 1986; Bullock & Solis-Magallanes, 1990; Jiménez, 1993; Martín *et al.*, 1994; Borchert, 1994a) para esta especie en diferentes regiones tropicales puede ser causado por su estrecha dependencia de los patrones locales de precipitación.

Adicionalmente, el comportamiento fenológico observado en este estudio pudo haber sido afectado por la edad de los árboles (5 años), que se encontraban en estados de desarrollo juveniles en el caso de *Astronium* y de transición a la madurez en *Bombacopsis*. Algunos estudios indican que el comportamiento fenológico de individuos juveniles y adultos puede diferir en algunas especies (Borchert, 1980; Fredericksen *et al.*, 1996), aunque en este caso específico el efecto de la juvenilidad sobre el comportamiento fenológico de los árboles fue probablemente menor en vista de que individuos adultos que crecen en las cercanías de la parcela experimental, exhibieron el mismo comportamiento que los individuos evaluados en este estudio.

El evento fenológico más importante desde el punto de vista de este estudio fue la caída del follaje, porque la fecha de su ocurrencia en individuos que exhibían hojas de edades muy diferentes al inicio de la estación seca permitió dilucidar el papel de la edad de la hoja en el control fenológico de los árboles tropicales. Los resultados obtenidos en este estudio, en el que hojas de edades muy disimiles (1.5 - 6 meses en *Bombacopsis* y 1.5 - 8 meses en *Astronium*) experimentaron abscisión de manera casi sincronizada en ambas especies en la estación seca (Figs 4 y 5), demuestran



que el efecto de la edad de la hoja en la determinación de la fecha de la caída del follaje en especies con hábitos fenológicos contrastantes no es importante, y que la caída del follaje está bajo el control de factores endógenos o ambientales distintos de la edad de la hoja (Daubenmire, 1972; Wright & Cornejo, 1990; Bullock & Solis-Magallanes, 1990), principalmente el desarrollo y la severidad del estrés hídrico asociado con el inicio de la estación seca.

### Relaciones hídricas

#### **Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_w$ )**

El  $\Psi_w$  de las hojas de ambas especies (Fig 7) respondió estrechamente a los cambios en el contenido de agua en el suelo y a la precipitación (Fig 2). Sin embargo, los efectos de estas variables ambientales sobre las relaciones hídricas de ambas especies, fue muy diferente. Las hojas mesofíticas de *Bombacopsis* fueron incapaces de tolerar el estrés hídrico asociado a la estación seca (Reich & Borchert, 1984; Borchert, 1994a; Borchert, 1994b), y pequeñas reducciones en el  $\Psi_w$  en la madrugada (am) (Fig 7) fueron suficientes para desencadenar la caída del follaje. Esto coincide con los resultados obtenidos en bosques secos suramericanos, donde se ha demostrado la mayor vulnerabilidad al embolismo y susceptibilidad al estrés hídrico en las especies deciduas que en las breve-deciduas y siempreverdes (Sobrado, 1986; Sobrado, 1993).

En contraste, las hojas más coriáceas de *Astronium* permanecieron fisiológicamente activas a lo largo de la estación seca (Figs 3, 5, 6 y 7), y a pesar de las marcadas fluctuaciones experimentadas por  $\Psi_w$  de estas hojas (Fig 7), no se observó caída del follaje inducida por el estrés hídrico, lo que clasifica a la especie como resistente a la sequía (Reich & Borchert, 1984; Medina *et al.*, 1985; Olivares & Medina, 1992). De hecho, la caída del follaje en *Astronium* fue precedida por un evento importante de



precipitación (Fig 2) **que aparentemente desencadenó el proceso completo de intercambio del follaje típicamente observado en especies breve-decíduas (Fig 5) (Frankie et al., 1974; Borchert, 1994a).** Los procesos fisiológicos afectados por estos eventos de deshidratación y rehidratación abrupta y su relación con el desarrollo fenológico de los árboles, deben **ser explorados adicionalmente.**

### **Conductividad estomática ( $g_s$ )**

El patrón de descenso en  $g_s$  observado al inicio de la estación seca, fue diferente para ambas especies, y fue afectado **significativamente** por el momento en que se aplicó el tratamiento de defoliación, **especialmente** en el caso de *Astronium* (Fig 8). En *Bombacopsis*, este efecto fue **también perceptible, aunque no estadísticamente significativo.**

En *Astronium*, hojas jóvenes **completamente expandidas** y de edad similar, pero producidas en individuos que **experimentaron defoliación artificial** en diferentes momentos a lo largo de la estación lluviosa, exhibieron valores de  $g_s$  **significativamente diferentes** (Fig 8). En general, las hojas jóvenes producidas en árboles no manipulados (**control**), **mostraron valores de  $g_s$  más bajos**, mientras que los valores más altos de  $g_s$  **fueron observados** en hojas jóvenes producidas por los individuos que experimentaron defoliación artificial tardía. Estos resultados sugieren la operación de inhibiciones correlativas del crecimiento, a través de las cuales la presencia de hojas más viejas a lo largo de las ramas condiciona el comportamiento fisiológico de las hojas más jóvenes sucesivamente producidas en las puntas (Borchert, 1978)

Desde este punto de vista, la mayor  $g_s$  **observada** en los individuos que experimentaron brotación tardía (Fig 8), en los que las hojas más viejas tenían apenas 1.5 meses de edad, es causada por la **ausencia de efectos inhibitorios** originados en las hojas más viejas. En el caso de los individuos control estas hojas

más viejas tenían 8 meses de edad, por lo que su efecto sobre el funcionamiento de las hojas más jóvenes recientemente producidas fue mayor (Borchert, 1978). Adicionalmente, la mayor  $g_s$  observada en las hojas de los individuos que experimentaron brotación tardía (Fig 8) podría estar relacionada con cambios en el patrón de distribución de los recursos, en vista de que estos individuos exhibieron la menor área foliar total en sus copas, lo que pudo haber resultado en una mayor asignación de recursos por unidad de área foliar en comparación con individuos que exhibían copas más densas y con un mayor rango de edades de hojas. Sin embargo, estas diferencias en  $g_s$  tendieron a desaparecer conforme la estación seca se desarrolló (Fig 8), y a partir de finales de enero se volvieron imperceptibles, como resultado del efecto del estrés hídrico sobre el comportamiento estomático y el funcionamiento de la maquinaria fotosintética.

Los valores de  $g_s$  observados en la especie breve-decidua fueron más bajos que los medidos en la especie decidua (Fig 8), lo que confirmó que la longevidad de las hojas está altamente correlacionado con un número importante de sus características estructurales y funcionales (Reich *et al.*, 1991; Olivares & Medina, 1992; Martin *et al.*, 1994). Además, estas diferencias podrían ser explicadas con base en diferencias anatómicas y fisiológicas entre las especies deciduas y breve-deciduas. Algunos estudios establecen que las especies deciduas muestran una mayor conductividad hidráulica en el xilema y una mayor capacidad de transporte de agua que las especies breve-deciduas (Sobrado, 1991; Sobrado, 1993), lo que se refleja en la capacidad de las hojas de las primeras para sostener tasas de intercambio gaseoso superiores a las observadas en especies breve-deciduas y siempreverdes. Sin embargo, estas características fisiológicas también determinan la mayor susceptibilidad a la cavitación de las especies deciduas y por lo tanto la caída del follaje que caracteriza este hábito fenológico al inicio de la estación seca (Reich & Borchert, 1984; Sobrado, 1993; Sobrado, 1994).

Adicionalmente, la especie decidua y la breve-decidua difirieron en el comportamiento de los estomas de las hojas de diferentes edades (Fig 9). En el caso

de *Bombacopsis*, la ausencia de diferencias **significativas** en  $g_s$  de hojas de diferentes edades, fue el resultado de que en **realidad**, el rango de edad de hojas evaluado fue más reducido que en *Astronium* y que las hojas de las especies deciduas exhibieron naturalmente **valores de  $g_s$  superiores** a los de las especies breve-deciduas (Fig 8). Adicionalmente, **se ha indicado** que estas reducciones en  $g_s$  correspondientes al envejecimiento de **las hojas no siempre** son observadas en los árboles de los trópicos (Kitajima *et al.*, 1997).

En *Astronium*, las hojas más viejas (4.5 - 8 meses de edad) exhibieron valores de  $g_s$  **significativamente menores** que los observados en hojas más jóvenes (0.5 - 4 meses de edad), lo que indica que uno de los **signos de envejecimiento** de las hojas de larga vida de las especies breve-deciduas y siempreverdes es la reducción de  $g_s$  y probablemente de otras **actividades fisiológicas** asociadas (capacidad fotosintética, eficiencia en el uso del agua y **nitrógeno**, proporción masa:área foliar, costos de construcción y mantenimiento; Wayne *et al.*, 1975; Reich & Borchert, 1988; Sobrado, 1992; Martin *et al.*, 1994; Sobrado, 1994; Kitajima *et al.*, 1997). Estos resultados contradicen los hallazgos de Martin *et al.* (1994), quienes observaron que la  $g_s$  de las hojas de especies deciduas disminuye **más rápidamente** con la edad de la hoja en especies deciduas, que en **especies de hojas de vida larga** (breve-deciduas y siempreverdes).

### **Comportamiento estomático en hojas de diferentes edades**

Los resultados de este estudio sugieren que las especies deciduas y breve-deciduas **también difieren** en la capacidad de sus estomas para responder a cambios súbitos en el ambiente externo. En este **sentido**, la prueba de Ivanov (Kozlowski & Pallardy, 1997) resultó ser un **método valioso para explorar** la capacidad de respuesta de los estomas a diversos cambios ambientales. En *Astronium*, la  $g_s$  reaccionó **rápidamente** a los cambios en el estado hídrico de las hojas inducidos por el corte de las mismas (Fig 10), lo que sugiere que un requisito para la permanencia de las hojas por largos

periodos en el campo, es la capacidad de los estomas para abrirse y cerrarse rápidamente ante cambios bruscos en el ambiente (Olivares & Medina, 1992). Esta capacidad fue evidente en hojas de diferentes edades, pero fue mucho más intensa en hojas jóvenes e intermedias, que en hojas viejas (Fig 10)

En contraste, los estomas de *Bombacopsis* exhibieron una capacidad muy limitada para responder a reducciones en el suministro hídrico causadas, en este caso, por el corte de las hojas (Fig 10). La  $g_s$  de hojas de diferentes edades (jóvenes, intermedias y viejas) mostró pocas modificaciones en respuesta al corte. Las hojas jóvenes e intermedias no mostraron reducciones en  $g_s$  a lo largo del período de evaluación, sino que más bien la  $g_s$  se incremento ligeramente conforme se desarrolló la prueba. Las hojas más viejas mostraron una reducida respuesta al corte, y el incremento en  $g_s$ , observado después de la separación de las hojas, fue menor que el observado en las hojas intermedias y jóvenes.

Estos resultados indican que la capacidad de los estomas de las especies breve-decíduas y siempreverdes para responder a cambios súbitos en el ambiente, es mayor y más rápida en estas especies que en las especies decíduas (Reich & Borchert, 1984), fenómeno que parece estar relacionado con la capacidad de las hojas de las especies breve-decíduas y siempreverdes para permanecer en el campo por largos periodos de tiempo.

Además, estos resultados concuerdan con los encontrados por Martín *et al.* (1994), quienes sugieren que aunque las hojas viejas presentan valores de  $g_s$  más bajos que los de las hojas jóvenes, no deben ser consideradas como hojas parásitas, en vista de que permanecen funcionales y conservan alguna capacidad para regular el comportamiento estomático, en especial en *Astronium*.

## Contenido de foliar de minerales

El contenido foliar de minerales en ambas especies resultó muy semejante (Fig 11) y se encontraron diferencias significativas únicamente en la concentración de los minerales Mg, K y Cu. Este resultado podría ser una consecuencia de los distintos requerimientos nutricionales de las especies, dado que los árboles crecían en un sitio común donde las condiciones de fertilidad del suelo eran las mismas. Por lo tanto, *Bombacopsis* requirió de mayores cantidades de Mg, y *Astronium* de K y Cu.

Diversas investigaciones (Medina *et al.*, 1985; Waring, 1991; Sobrado, 1994; Aerts, 1996) concluyen que las especies ~~breve-decíduas~~ y siempreverdes presentan un menor contenido foliar de minerales que las especies deciduas, características que no fueron observadas en este estudio. Las especies deciduas dominan hábitats fértiles debido a que durante su vida ocurre una renovación constante de follaje, poseen crecimiento rápido, y la eliminación de las hojas senescentes significa pérdida de minerales. Las especies ~~breve-decíduas~~ y siempreverdes son favorecidas en sitios de baja fertilidad porque éstas son más eficientes en el uso de nutrientes. Aunque sus hojas representen un mayor costo de construcción y mantenimiento, estos costos son compensados por el uso prolongado de los nutrientes (Medina, 1977; Goldberg, 1982; Reich *et al.*, 1991; Reich *et al.*, 1992). Las discrepancias en relación con estos resultados pueden deberse a que la expresión de las concentraciones de minerales foliares con base en el área foliar puede igualar o invertir las relaciones típicamente observadas entre especies con hojas de vida larga y especies deciduas (Waring, 1991).

Únicamente se presentaron diferencias significativas entre los tratamientos en *Bombacopsis*, en las concentraciones de los minerales N, P y K (Fig 11). Las hojas provenientes de la brotación tardía presentaron los valores más altos de estos minerales, mientras que el control presentó los valores menores y se observó un patrón de aumento en el contenido de estos minerales conforme se realizaron las defoliaciones inducidas. Con excepción del tratamiento de defoliación intermedia que



mostró los valores más bajos debido al efecto conjunto de la defoliación artificial y del estrés hídrico del Veranillo de San Juan. nuevamente se evidenció la susceptibilidad de esta especie a cambios desfavorables en las condiciones ambientales.

Las especies estudiadas difirieron en su capacidad de movilizar y eliminar minerales de las hojas senescentes hacia sitios de almacenamiento o hacia tejidos jóvenes (Fig 11). *Astronium* presentó los valores más altos de reabsorción de P, N y Zn, y mayor acumulación de Ca, Mn y Fe. Este mecanismo de conservación de minerales tiene importantes implicaciones ecológicas en vista de que confiere ventajas en sitios con baja fertilidad, e influye en los procesos de competencia y productividad (Killingbeck, 1996; Aerts, 1996).

Los niveles de reabsorción de K también fueron altos y semejantes en ambas especies (Fig 11). Se debe considerar que el K es un elemento muy susceptible a la lixiviación (Medina, 1977) por lo que este resultado puede estar influido por dicha característica.

El proceso de reabsorción de minerales está condicionado por la movilidad de los elementos en la planta y es controlado por las hojas jóvenes que actúan como sumideros. Los minerales como el N, P y K se presentan en altos valores en estas hojas, dado que su movilidad es alta (Bertsch, 1998), y se reabsorben marcadamente conforme la hoja envejece (Medina *et al.*, 1985). El Mn, con una movilidad de mediana a escasa (Bertsch, 1998), y otros minerales pesados no móviles como Ca y Mg (Medina, 1977; Medina *et al.*, 1985) se acumulan en las hojas con la edad y se pierden en el follaje abscisionado.

Los resultados que comparan patrones de reabsorción entre especies siempreverdes y deciduas sugieren que las especies siempreverdes translocan más nutrientes de las hojas senescentes hacia las hojas jóvenes que las especies deciduas. Otros estudios indican lo contrario (Medina *et al.*, 1985; Aerts, 1996) o

sugieren la ausencia de diferencias (Chabot & Hicks, 1982; Kozlowski, 1991; Killingbeck, 1996). El significado fisiológico de estas tendencias y su relación con el crecimiento aún no están claros (Medina, 1977). Se recomienda el desarrollo de estudios intensivos que incluyan análisis químicos a largo plazo, debido a que se ha demostrado alta variabilidad anual en la concentración, absorción y reabsorción de los minerales en las hojas (Killingbeck, 1996). Por estas razones, los resultados obtenidos en esta investigación se deben considerar cautelosamente.



## CONCLUSIONES

1. La caída del follaje en árboles que exhibían hojas de edades diferentes al inicio de la estación seca ocurrió de manera sincronizada en la especie decidua (*Bombacopsis*) y en la breve-decidua (*Astronium*) durante la estación seca. Esto demuestra que el efecto de la edad de la hoja en la determinación de la fecha de la caída del follaje en especies con hábitos fenológicos contrastantes no es importante.
2. La caída del follaje en *Bombacopsis* fue una consecuencia del estrés hídrico impuesto al inicio de la estación seca. En el caso de *Astronium*, la caída del follaje pareció estar asociada más bien con eventos de deshidratación y rehidratación originados por lluvias esporádicas ocurridas durante el transcurso de la estación seca.
3. Los tratamientos de defoliación inducida causaron reducción en el crecimiento expansivo de los troncos de los árboles manipulados. Estas reducciones fueron presuntamente el resultado de ajustes en el patrón de distribución de los recursos, los cuales fueron reasignados a la producción esperada de una segunda brotación de hojas en sacrificio del crecimiento de los troncos.
4. En *Bombacopsis*, y otras especies de tallo suculento, los factores ambientales tales como el fotoperíodo y la diferencia en presión de vapor entre la hoja y el aire (DPV), podrían estar involucrados en el control de la caída del follaje.
5. La especie decidua (*Bombacopsis*) mostró mayor susceptibilidad a la sequía. Esta susceptibilidad se caracterizó por marcadas reducciones en el  $g_s$  y el  $\Psi_w$  de las hojas, independientemente de la edad de las mismas. Adicionalmente, la capacidad de los estomas de esta especie para responder a cambios súbitos en el ambiente pareció ser inferior que en su contra parte breve-decidua (*Astronium*).

6. Las hojas de *Astronium* mostraron una notable tolerancia a la sequía y alta capacidad para mantener el funcionamiento de las hojas durante la mayor parte de la estación seca. Esta tolerancia se evidenció por la alta sensibilidad estomática a cambios abruptos en el ambiente,  $g_s$  bajas, afectadas por la edad de la hoja, y su capacidad de recuperar el  $\Psi_w$  de sus hojas ante eventos aislados de precipitación ocurridos en la estación seca.
7. Ambas especies presentaron concentraciones foliares semejantes de todos los minerales analizados. Se detectaron diferencias significativas únicamente en el contenido foliar de Mg, K y Cu. La reabsorción de minerales fue mayor en la especie breve-decídua (*Astronium*), pero solo en el caso de P, N, Zn y Cu, mientras que Ca y Fe más bien se acumularon en las hojas de esta especie.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84:597-608.
- Alverson, W. S. 1994. *Pachira quinata* (Jacq.) W. S. Alverson. *Novon* 4:7.
- Baker, J. 1990. Measurement of soil water content. *Remote Sensing Reviews* 5(1):263-279.
- Bautista, M. G., D. W. Smith & R. L. Steiner. 1997. A cluster based approach to means separation. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics* 2(2):179-197.
- Bertsch, F. 1998. La fertilidad de los suelos y su manejo. *Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo, San José, Costa Rica.* p. 36-41
- Borchert, R. 1978. Feedback control and age-related changes of growth in seasonal and nonseasonal climates. Pages 497-516 *In Tropical Trees as Living Systems.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook. *Ecology* 61(5):1065-1074.
- Borchert, R. 1994a. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75(5):1437-1449.
- Borchert, R. 1994b. Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. *Trees* 8:198-204.
- Bullock, S. and J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22(1):22-35.
- Campbell Scientific, Inc. 1992. 21X Micrologger operator's manual. Utah, USA.
- CATIE, 1991. Pochote: *Bombacopsis quinatum* Jacq. Dugand, especie de árbol de uso múltiple en América Central. Serie técnica No. 172. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 68 p.
- Chabot, B. F. and D. J. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans *Annual Review Ecology System* 13:229-259.
- Chacón, V. 1996. Guía práctica para laboratorio de anatomía e identificación de maderas, por medio de una descripción macroscópica específica. Serie de apoyo académico No. 21. ITCR, Cartago, Costa Rica. p. 4-5.

- Chapin, F. S. III. 1991. Integrated responses of plants to stress: a centralized system of physiological responses. *Bioscience* 41(1):29-36.
- Coen, E. 1973. El folklore costarricense relativo al clima. *Revista de la Universidad de Costa Rica* 35:135-146.
- Costa Rica. Instituto Geográfico Nacional. 1978. Mapa preliminar de suelos. Hoja Nicoya CR2CM-4. San José, Costa Rica. Esc. 1:200 000.
- Costa Rica. Instituto Geográfico Nacional. 1982. Mapa geomorfológico del Pacífico Norte de Costa Rica. Hoja Bagaces No.5. San José, Costa Rica. Esc. 1:100,000.
- Costa Rica. Instituto Geográfico Nacional. 1988. Hoja cartográfica Cañas No. 314711. 3 ed. San José, Costa Rica. Esc. 1:50 000.
- Costa Rica. Centro Científico Tropical. 1988. Zonas de vida de Costa Rica. Hoja Nicoya CR2CM-4. San José, Costa Rica. Esc. 1:200 000.
- Costa Rica. Instituto Meteorológico Nacional. 1999. Estación Toboga. Cañas, Guanacaste.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in North-Western Costa Rica. *Journal of Ecology* 60:147-170.
- Drechsel, P. and W. Zech. 1991. Foliar nutrient levels of broad-leaved tropical trees: A tabular review. *Plant and Soil* 131:29-46.
- Fournier, L. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24(4):422-423.
- Frankie, G. W., H. G. Baker and P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919.
- Fredericksen, T. S., K. C. Steiner, J. M. Skelly, B. J. Joyce, T. E. Kolbi, K. B. Kouterick and J. A. Ferdinand. 1996. Diel and seasonal patterns of leaf gas exchange and xylem water potentials off different-sized *Prunus serotina* Ehrh. trees. *Forest Science* 42(3):359-365.
- Gentry, A. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pages 146-194 *In* Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, New York, USA.

- Goldberg, D. 1982. The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from the Sierra Madre, Mexico, and a general model. *Ecology* 63(4):942-951.
- Gómez, L. 1986. Vegetación de Costa Rica: vegetación y clima de Costa Rica. Vol 1. EUNED. San José, Costa Rica. p. 162-278.
- Herrera, W. 1985. Clima de Costa Rica: vegetación y clima de Costa Rica. Vol 2. EUNED, San Jose, Costa Rica. 118 p.
- Holbrook, M. N., J. Whitbeck and H. Mooney. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pages 243-76 *In* Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, New York, USA.
- Janzen, D.H. 1986. Guanacaste National Park: Tropical ecological and cultural restoration. EUNED. San José, Costa Rica. 40 p.
- Jiménez, Q. 1993. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. INCAFO. San José, Costa Rica. p. 25-26.
- Jiménez, Q. 1996. Manual dendrológico de Costa Rica. Proyecto REFORMA/CIIBI. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 165 p.
- Jordan, W., K. W. Brown and J. C. Thomas. 1975. Leaf age as a determinant in stomatal control of water loss from cotton during water stress. *Plant Physiology* 56:595-599.
- Killingbeck, K. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77(6):1716-1727.
- Kitajima, K., S. S. Mulkey and S. J. Wright. 1997. Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevities for five tropical canopy tree species. *American Journal of Botany* 84(5):702-708.
- Kozlowski, T. T. 1991. Effects of environmental stresses on deciduous trees. Pages 391-411 *In* Response of plants to multiple stresses. Academic Press, Inc., California, USA.
- Kozlowski, T. T. and S. Pallardy. 1997. Physiology of woody plants. 2 ed. Academic Press, Inc., California. USA. p. 284.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70:791-806.
- Li-cor. 1989. LI-1600 Steady state porometer instruction manual. Nebraska, USA.

- Sobrado, M. 1992. The relationship between nitrogen and photosynthesis in relation to leaf age in a tropical xerophytic tree. *Photosynthetica* 26(3):445-448.
- Sobrado, M. 1993. Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecologia* 96:19-23.
- Sobrado, M. 1994. Leaf age effects on photosynthetic rate, transpiration rate and nitrogen content in a tropical dry forest. *Physiologia Plantarum* 90:210-215.
- Waring, R. 1991. Responses of evergreen trees to multiple stresses. Pages 371-389 *In* Response of plants to multiple stresses. Academic Press, Inc., California, USA.
- Wayne R. J., K. W. Brown and J. C. Thomas. 1975. Leaf age as a determinant in stomatal control of water loss from cotton during water stress. *Plant Physiology* 56:595-599.
- Wright, S. and Cornejo, F. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* 71(3):1165-1175.
- Zar, J. 1984. *Biostatistical analysis*. 2 ed. Prentice-Hall. New Jersey, USA. 718 p.
- Zimmermann, U., F. C. Meinzer, R. Benkert, J. J. Zhu, H. Schneider, G. Goldstein, E. Kuchenbrod and A. Haase. 1994. Xylem water transport: is the available evidence consistent with the cohesion theory? *Plant, Cell and Environment* 17:1169-1181