

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**Fenología de la copa y del sistema de raíces finas y relaciones
hídricas de *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) un árbol de
brotación temprana en el bosque tropical seco**

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

Keilor Rojas Jiménez

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

Enero, 2001

Dedicatoria

*A mis padres, que me tienen
presente en sus oraciones día a día.*

Agradecimientos

Mi más sincero agradecimiento a todos aquellos que hicieron posible la realización de este trabajo:

A Dios quien siempre escucha mis oraciones y me ayuda para que las cosas marchen bien.

Al Dr. Marco V. Gutiérrez por darme la oportunidad de trabajar en el proyecto y asesorarme durante toda la realización de la tesis.

A la Dra. Noel Michele Holbrook por su apoyo, consejos y anuencia a resolver cualquier problema.

A Adriana, don Dago y Julio quienes se convirtieron más que en un grupo de trabajo en un grupo de amigos.

Al Dr. Oscar Rocha Núñez por participar como asesor en mi comité de tesis.

A Nelly Vásquez y a Ethel Sánchez por ayudarme con la parte de anatomía.

Al personal del Area de Conservación Guanacaste, por su colaboración durante el trabajo de campo.

A la Fundación Andrew W. Mellon por el apoyo económico al proyecto.

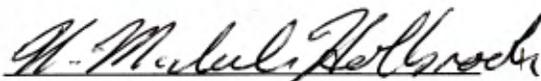
Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de **Magister Scientiae**.



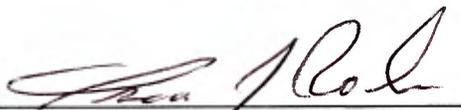
Dr. Carlos Ramírez Martínez
Representante de la Decana del Sistema de Estudios de Posgrado



Dr. Marco V. Gutiérrez Soto
Director de Tesis



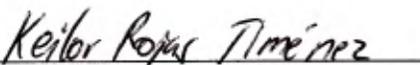
Dra. Noel Michele Holbrook
Asesora



Dr. Oscar Rocha Núñez
Asesor



Dra. María Virginia Solís Alvarado
Directora del Programa de Posgrado en Biología



Keilor Rojas Jiménez
Candidato

Resumen

Rojas Jiménez, Keilor.

Fenología de la copa y del sistema de raíces finas y relaciones hídricas de *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) en el bosque seco de Costa Rica. Tesis de Maestría en Biología. San José, Costa Rica. 66 p. 15 ils. 116 refs.

Desde Octubre de 1998 a junio del 2000, se evaluó la fenología de la copa y del sistema de raíces finas en una población de *Enterolobium cyclocarpum* en el Parque Nacional Santa Rosa, el comportamiento fisiológico mediante mediciones periódicas del potencial hídrico de las hojas (Ψ_H), cursos diurnos de conductividad estomática (g_s), el potencial hídrico de tallos y raíces gruesas, el contenido de agua de las raíces, tallos y ramas y la tasa del flujo de savia en los troncos. *E. cyclocarpum* presentó el ciclo fenológico de la copa durante la estación seca y la característica más sobresaliente fue su capacidad de producir hojas y flores a finales de esta estación, antes de la caída de las primeras lluvias. La temperatura fue el único factor ambiental que mostró correlación con este proceso. La densidad de raíces finas fue mayor en los primeros 15 cm de profundidad en el suelo, y su fenología presentó una marcada variación estacional. La mayor producción de estas ocurrió posteriormente a la caída de las primeras lluvias. Las hojas recién brotadas mostraron valores intermedios de Ψ_H comparados con los de las hojas maduras y las hojas senescentes. Los valores más bajos de g_s se presentaron en las hojas recién brotadas, esta particularidad coincidió con valores altos y constantes del potencial hídrico tanto en la mañana como en la tarde, lo que sugiere un control estomático efectivo de las hojas jóvenes y la presencia de barreras estructurales (ceras) en los estomas para evitar la pérdida de agua. Los valores del potencial hídrico de tallos y raíces gruesas se mantuvieron constantes a lo largo del año, excepto durante la brotación, cuando estos valores disminuyeron significativamente, sugiriendo la operación de ajustes en las relaciones hídricas de los árboles para sustentar la brotación temprana. El flujo total diario de savia en el árbol presentó una variación estacional, fueron característicos cambios simultáneos en la velocidad del flujo en raíces, tallo y ramas tras un cambio en la radiación, lo que sugiere un alto grado de acople entre los órganos y una alta sensibilidad y capacidad de respuesta de los estomas. El contenido de agua en raíces, tallos y ramas disminuyó considerablemente a mediados de la estación lluviosa. Posteriormente el contenido de agua aumentó durante los meses más lluviosos y se mantuvo constante durante la estación seca.

Palabras clave: *Enterolobium cyclocarpum*, Guanacaste, fenología de la copa, brotación temprana, fenología de raíces finas, relaciones hídricas, potencial hídrico, transpiración, conductividad estomática, flujo de savia.

Director de investigación: Dr. Marco V. Gutiérrez Soto. Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica.

Abstract

Above- and below-ground phenology and water relations of *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste), an early flushing tree of the tropical dry forest of Costa Rica.

Keilor Rojas Jiménez

I evaluated the above- and below-ground phenology and the water relations of a population of *Enterolobium cyclocarpum* trees growing in the dry forest of Santa Rosa National Park, Costa Rica, from October 1998 to June 2000. The physiological behavior of this species was characterized by periodic measurements of leaf, stem and coarse root water potential; coarse root, branch and stem water content, stomatal conductance, and sap flow rate during two consecutive phenological cycles. Tree phenology was characterized by periodic observations of leaf flushing and shedding, flowering and fruiting, and by the abundance of fine roots in the upper 30 cm of the soil profile. In addition, we recorded seasonal changes of the main aerial and edaphic environmental variables. *E. c.* exhibited intense above-ground phenological activity during the dry season, in contrast to the phenological behavior of the fine root system, which occurred only after the onset of the rainy season. The most outstanding feature of *E. c.* phenology was its capacity to flush by the end of the dry season, approximately 3 weeks before the occurrence of the first rains. Highest air temperature values were observed during the early flushing, and it was the only environmental variable that showed correlation with this phenological event. Early-flushed leaves exhibited low g_s values that were apparently caused by the presence of a waxy layer that extended over the stomatal pores, and disappeared after the occurrence of the first rains. These leaves also exhibited intermediate Ψ_w values when compared to senescent and fully expanded, mature leaves, which showed the lowest and highest g_s values, respectively. Stem and coarse-root Ψ_w remained relatively constant throughout the year, except during the early flushing event, when Ψ_w decreased significantly. This behavior suggests that adjustments in tree water relations occurred to sustain the early flush of a full cohort of leaves. Total daily sap flow showed substantial variations during the phenological cycle, and the highest sap flow rates were observed during the rainiest months (September and October). Simultaneous changes in branch, stem and coarse root sap flow in response to sudden changes in solar radiation indicated that different tree organs were tightly coupled and that *E.c.* stomata were highly responsive to environmental changes. The above results indicate that the early flushing event in *E.c.* is sustained by tree water reserves, and that the phenological events occurring above and below-ground are synchronized with the most favorable aerial and edaphic environmental conditions, respectively.

Lista de Cuadros

	Número de cuadro	Pag
Cuadro 1.	Caracterización físico-química del perfil del suelo (<i>Ustic-haplustalfs</i>) en el sitio La Casona, Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Junio, 1999.....	26

Lista de Figuras

Figura	Pag
Figura 1. Condiciones ambientales (precipitación, velocidad del viento, temperatura media del aire y contenido de agua del suelo) prevalecientes en el sitio La Casona durante el periodo de observación.....	24
Figura 2. Patrón fenológico (caída y brotación de hojas, floración y desarrollo de frutos) evaluado en 20 árboles de <i>Enterolobium cyclocarpum</i> en el bosque tropical seco de Santa Rosa durante un periodo de 20 meses.....	27
Figura 3. Abundancia mensual de raíces finas (vivas o muertas) de <i>Enterolobium cyclocarpum</i> muestreadas a dos profundidades (0-15 y 15-30 cm).	29
Figura 4. Total mensual de raíces finas de <i>Enterolobium cyclocarpum</i> muestreadas a 3 profundidades desuelo (0-7.5, 7.5-15 y 15-30 cm). ..	30
Figura 5. Abundancia mensual de raíces finas (vivas y muertas) de <i>Enterolobium cyclocarpum</i> muestreadas a dos profundidades (0-15 y 15-30 cm) y 3 distancias del árbol (1,2 y 3 m).....	31
Figura 6. Estomas en la superficie adaxial de las hojas de <i>Enterolobium cyclocarpum</i>	33
Figura 7. Estructura de la hoja de <i>Enterolobium cyclocarpum</i>	34
Figura 8. Estomas en la epidermis del fruto de <i>Enterolobium cyclocarpum</i>	35
Figura 9. Estructura del fruto y la semilla de <i>Enterolobium cyclocarpum</i>	36
Figura 10. Potencial hidrico (Y_H) de las hojas de árboles de <i>Enterolobium cyclocarpum</i> , medidos con la cámara de presión de Scholander en diferentes momentos fenológicos durante un período de 18 meses.	38
Figura 11. Promedio diurno de la conductividad estomática medido con un autoporómetro durante diferentes momentos fenológicos en un periodo de 18 meses.	39
Figura 12. Cursos diurnos representativos del flujo de savia (ml hr ⁻¹) de <i>Enterolobium cyclocarpum</i> obtenidos en diferentes periodos y estados fenológicos.....	41
Figura 13. Comportamiento de la velocidad del flujo de savia en raíces, tallo y ramas de <i>Enterolobium cyclocarpum</i> (dap 80 cm) con relación a la radiación incidente durante el día juliano 282.	42
Figura 14. Potencial hidrico del tallo y raíces gruesas de <i>Enterolobium cyclocarpum</i> determinado por el método de tinción de Shardakov.	44
Figura 15. Contenido de agua en raíces, tallos y ramas de árboles de <i>Enterolobium cyclocarpum</i> determintado con un TDR.	45

fuentes que soportan la brotación del follaje (Borchert, 1994a; Borchert, 1994b; Williams, 1997).

El papel de los estomas y la edad de la hoja en el comportamiento de la conductividad estomática, en el potencial hídrico y en el flujo de savia a través del tallo en momentos de sequía permanece inexplorado. Muy poco se sabe sobre las fluctuaciones estacionales de estas variables en el trópico seco (Reich & Borchert, 1988; Sobrado, 1986; Meinzer, 1983; Williams, 1997; Medina, 1985; Fredericksen, 1996; Andrade, 1998). Tampoco se conoce acerca de mecanismos de protección contra la fotoinhibición y pérdida de agua, así como otros ajustes que puedan estar operando en las relaciones hídricas de estas plantas de brotación temprana.

La fenología del sistema de raíces finas en el trópico seco puede ser tan marcada como la fenología de la copa (Holbrook *et al*, 1995), en donde el contenido de humedad del suelo se considera como el factor más limitante (Cuevas, 1995; Kavanagh & Kellman, 1992). Sin embargo, aún se desconoce cómo influyen otras variables del ambiente edáfico (temperatura, nutrientes, microorganismos) en este comportamiento y cómo están relacionadas la fenología de la copa con la del sistema de raíces finas.

El presente estudio caracteriza y relaciona la fenología de la copa y del sistema de raíces finas de *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste), especie típica de brotación temprana en el bosque seco de Santa Rosa (Mora, 1988; Mora, 1990; Daubenmire, 1972; Frankie, 1974; Janzen, 1967; Borchert, 1994b). describe la influencia de algunas variables del ambiente como posibles estimuladoras de la brotación temprana, examina algunas de las posibles fuentes de agua que sustentan la producción del follaje y describe el papel de los estomas y la edad de la hoja en el comportamiento del potencial hídrico de la planta, en la conductividad estomática y en el flujo de savia a través del tallo.

Objetivos

- Determinar la influencia de algunas variables ambientales (precipitación, contenido de humedad del suelo, fotoperiodo y temperatura) en la estimulación de la brotación temprana del follaje de *Enterolobium cyclocarpum*.
- Caracterizar la fenología de la copa de *Enterolobium cyclocarpum* y relacionarla con el comportamiento de la fenologías de su sistema de raíces finas.
- Determinar las posibles fuentes de agua que sustentan la brotación temprana del follaje y el papel de los estomas y la edad de la hoja en el comportamiento de la conductividad estomática, el potencial hídrico y el flujo de savia.

Materiales y Métodos

Sitio Experimental

El estudio se desarrolló en el Parque Nacional Santa Rosa, localizado en el Pacífico Norte de Costa Rica, en la provincia de Guanacaste, entre los cantones de Liberia y La Cruz, entre el Golfo de Papagayo y la Carretera Interamericana, ubicado a 10°30' N y 85°10' O y cuenta con un área de 49 515 ha.

El Parque se ubica dentro de la zona de vida Bosque Tropical Seco (bs-t) según sistema de clasificación de zonas de vida de L.R. Holdridge y el mapa ecológico de Costa Rica (Tosi, 1969). La precipitación media anual es de 1423.4 mm, los meses más lluviosos son setiembre y octubre. La temperatura media anual es de 25.7 °C. la humedad relativa media es de 81 % (Instituto Meteorológico Nacional).

El sitio se ubica en lo que se denomina la Meseta de Santa Rosa, con un relieve casi plano, una pendiente aproximada de 4 %, bien drenado, con un nivel freático superior a los 150 cm, un material parental de origen volcánico, un clima estacional con 4 meses secos y un régimen ústico. Los suelos tienen texturas franco arcillosas, friables, con una fertilidad de media a alta, clasificados como *Ultic Haplustalfs*.

Más específicamente el sitio seleccionado para estudiar la especie *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) se ubicó en los alrededores del Monumento Nacional La Casona, lugar que anterior a la declaración de esta zona como Parque Nacional fue dedicado al pastoreo del ganado y a partir de esa fecha se dejó en regeneración natural. En este sitio se encuentran presentes varios individuos con diámetros en un rango de 50 a 100 cm y ubicados muy cerca unos de otros, lo que facilitó el trabajo de campo.

Material Vegetal

La especie con que se trabajó fue *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq) la cual pertenece al orden Rosales, subclase Rosidae, familia Leguminosae (Fabaceae), subfamilia Mimosoidae, tribu Ingeae. En Costa Rica el nombre vernáculo es Guanacaste (Mora, 1988).

El árbol de Guanacaste es un árbol decíduo, puede llegar a tener tamaños gigantes de más de 50 m de alto y 2 m de diámetro (Holdridge, 1997). La corteza de color gris está cubierta con verrugas rojizas o lenticelas anaranjadas o cafesuscas, **arregladas en líneas verticales**, excreta sustancias resinosas azucaradas. La corteza interior es de color blanco y ligeramente dulce en los árboles jóvenes, en los árboles más viejos se torna gruesa con color más rojizo, arenosa y de sabor más amargo (Brenes, 1994).

Las hojas son bipinnadas, alternas con 4-15 pares de pinnas y de 15 a 30 pares de folíolos linear-oblongos, cada uno de 8-15 mm de largo. El eje central mide 4 –30 cm de largo, es glabro o con pelillos finos y tiene una glándula redonda cerca de la base. El ápice es de punta corta, el haz de color verde brillante, glabro y el envés es de color claro y glabro o con pelillos esparcidos (Molina, 1996).

Presenta **inflorescencias** axilares, compuestas de cabezuelas pedunculadas de 15-20 mm de diámetro. Las flores son actinomorfas y el cáliz y la corola son verdosas tubulares, los estambres numerosos y blancos (Mora, 1988).

El fruto es una vaina aplanada de contextura leñosa, color café oscuro al madurar, indehiscente, semejante a una oreja humana. de ahí su nombre popular indígena: gua = árbol, nacaste = oreja. Apariencia lustrosa con diámetro entre 8-10 cm. Los frutos maduros se observan entre marzo y mayo (Molina, 1996).

Las semillas están embebidas **en una pulpa esponjosa** de olor y sabor dulce. Son de color pardo brillante, forma ovoide y comprimida y miden 25 mm de largo y 10 mm de ancho. El embrión es recto, de cotiledones grandes y gruesos, carnosos y de forma ovoide. La radícula es corta y se orienta en dirección del hilo (Miembro, 1983).

Su habitat es en elevaciones bajas, con climas secos a húmedos, es nativo desde México hasta la parte norte de América del Sur (Holdridge, 1997).

Las flores son visitadas por abejas, las semillas **dispersadas** por roedores y mamíferos grandes, entre ellos se han mencionado los equinos y sus parientes ancestrales

(Janzen, 1981, Janzen, 1981). El roedor *Liomis salvini* cosecha las semillas de vainas recién caídas, de vainas podridas o de la boñiga de los caballos constituyéndose en un intenso depredador estas, por lo que la planta tiene pocas posibilidades de reproducirse en los hábitat del bosque ocupados por este roedor. En los potreros o en zonas abiertas hay mayor presencia de árboles de Guanacaste, ya que la densidad de estos roedores es baja (Molina, 1996).

La madera es moderadamente pesada con un peso específico básico de 0.46, albura blanca, duramen café claro u oscuro, grano entrecruzado, textura media. lustre regular, anillos de crecimiento que difieren solo en virtud de bandas de parénquima terminal. Los poros son fácilmente visibles a simple vista, solitarios o múltiples radiales, tendencia a disposición diagonal de los poros. Parénquima visible a simple vista, paratraqueal vasicéntrico aliforme, con alas en el sentido radial, terminal ocasionalmente presente. Radios visibles solo con aumento. La madera es resistente a la humedad y es usada para la elaboración de muebles, ruedas de carreta, vigas, durmientes de ferrocarril, artesanía y decoración de interiores (Rojas, 1996).

El Guanacaste es una especie de usos múltiples; su copa sirve de sombra para el ganado, la semilla y el fruto tierno son empleados para el consumo humano, el líquido viscoso que posee la vaina fresca es usado como aglutinante, la pulpa de la vaina madura contiene altos porcentajes de saponina y por esta razón puede emplearse como sustituto del jabón, las resinas exudadas por el tronco son usadas para combatir la bronquitis (Mora, 1988).

Variables evaluadas

Variables climáticas

Los datos de temperatura, velocidad del viento y precipitación fueron proporcionados por una estación meteorológica automática propiedad del Área de Conservación Guanacaste, esta estación se ubica a aproximadamente 1 km del sitio La Casona. Los datos de temperatura del suelo fueron recolectados directamente en el sitio con termopares de suelo entre los meses de setiembre de 1999 y abril del 2000, y almacenados en un datalogger (10 X Campbell Scientific Corp).

Fenología de la Copa

La fenología de la copa se evaluó aproximadamente cada 2 semanas utilizando la metodología de Fournier (1974), se hicieron estimaciones semicuantitativas del estado de 20 árboles en cuanto a:

- Caída de hojas
- Desarrollo de frutos
- Producción de hojas
- Floración

Utilizando una escala de 0 a 4, en donde 0 es la ausencia del fenómeno y 4 es una presencia de la característica en un rango de 76% a 100% del árbol. Para cada fecha se determinó la media \pm el error estándar (E.E.) y se hicieron correlaciones (Pearson) entre estas variables y las variables ambientales.

Fenología de las Raíces finas

Se siguió el trayecto de raíces gruesas de varios árboles de Guanacaste hasta encontrar las raíces finas, las cuales se describieron anatómica y morfológicamente, para tener bien claro los rasgos que las distinguen de las raíces finas de otras especies. Lo mismo hizo con raíces finas de otros arbustos y hierbas. Se efectuaron caracterizaciones de raíces vivas y raíces muertas por color, textura, consistencia, flexibilidad; Las raíces vivas se caracterizaron por ser turgentes, consistentes, duras y flexibles, cambiaron su textura y color conforme fueron madurando. Las raíces muertas fueron quebradizas, flácidas, de colores negruzcos y la corteza se desprendía fácilmente. Esta caracterización se corroboró con la prueba de tinción vital en tetrazol (Lassheikki, et al, 1991; DeWolfe, 1965; Joslin & Henderson, 1984; Clemerson, 1994), en donde el 100 % de las raíces clasificadas como vivas se tiñeron con el tetrazol y aproximadamente el 95% de las clasificadas como muertas no lo hicieron.

Mensualmente se muestreó la densidad de raíces finas (< 2mm de diámetro) del Guanacaste utilizando un barreno (AMS 77454 Slice Hammer) que obtiene un cilindro de suelo de aproximadamente 295 cm³. En los alrededores de 4 árboles se muestreó a dos profundidades (0-15 cm y 15-30 cm) y a 3 distancias (1,2 y 3 m) durante 6 meses.

Este sistema de muestreo se modificó posteriormente debido a que no se encontraron diferencias significativas entre las distancias y se encontraron diferencias significativas en la primera capa por lo que se siguió muestreando a aproximadamente 1.5 m del árbol, a tres profundidades (0-7.5, 7.5-15 y 15-30 cm) en los alrededores de 8 árboles. Las muestras de suelo se dejaron en agua, se deshicieron los terrones y se tamizaron, separando las raíces de los grumos de suelo. El proceso se repitió varias veces hasta asegurarse de haber recogido todas las raíces presentes en esa muestra de suelo.

Para el determinar la longitud de raíces finas se colocaron en un papel cuadriculado y se contó cuantas veces se intersecan las raíces con los ejes vertical y horizontal de la malla. La densidad de raíces (cm cm^{-3}) se calcula tomando en cuenta el número de conteos, un factor de corrección y el volumen del cilindro (Bohm, 1979). Los valores de densidad obtenidos se utilizaron para determinar si existieron variaciones entre profundidades, y entre la fenología de las raíces a lo largo del tiempo mediante análisis de varianza (ANDEVA) y la prueba de mediciones repetidas (Moser, 1990; Potvin, 1990).

Contenido de Agua en el Suelo

El contenido de agua en el suelo así como en las raíces, tallo y ramas fue determinado mediante un Reflectómetro de Dominio de Tiempo, comúnmente llamado TDR. Este es un método relativamente nuevo para obtener una medición en el sitio de forma rápida y no destructiva del contenido volumétrico de agua (θ), el cual es insensible a variaciones de densidad, temperatura, salinidad y composición mineral (Grantz et al. 1990; da Silva et al, 1998)

El TDR usa pulsos de ondas electromagnéticas en frecuencias que varían en un espectro de 1 MHz a 1 GHz, que son enviadas a lo largo de una línea de transmisión (cable coaxial) y que generalmente terminan en una varillas de acero inoxidable insertadas en el suelo (3 varillas). En cada caso la velocidad de propagación del pulso electromagnético es determinada por la longitud de la varilla y por el tiempo de retorno del pulso que está llegando a un osciloscopio de alta velocidad (± 0.05 cm). La velocidad de propagación está relacionada con la constante dieléctrica aparente (K_a)

del medio que rodea las varillas, la cual se correlaciona con el contenido volumétrico del agua (Topp, 1980; Dasberg & Dalton, 1985; Topp & Davis, 1985).

El contenido de agua en el suelo se midió aproximadamente cada 15 días a tres profundidades (15,30,60 cm) en los alrededores de 8 árboles del sitio escogidos aleatoriamente. Para determinar el contenido volumétrico de agua en el suelo (g cm^{-3}) se utilizó la ecuación de Topp (1980):

$$\theta = 0.053 K_a + 0.292 K_a - 0.00055 K_a^2 + 0.0000043 K_a^3.$$

El contenido de humedad del suelo se analizó mediante análisis de varianza (ANDEVA) utilizando la prueba de mediciones repetidas (Moser, 1990; Potvin, 1990). Interesaba conocer su variación estacional y variación entre profundidades, mediante pruebas de contrastes se comparó el contenido de humedad entre las capas de suelo.

Contenido de Agua en las raíces gruesas, tallo y ramas

El contenido de agua en raíces gruesas, tallo y ramas se determinó cada 15 días a 5 árboles durante las horas de la mañana, cada individuo tenía 3 pares de varillas de 15 cm de longitud insertados en las ramas y las raíces y un par en el tallo a una altura de 1,30 m. Para calcular el contenido volumétrico de agua en el órgano (g cm^{-3}) se utilizó la ecuación propuesta por Wullscheger et al (1996) donde:

$$\theta = -0.251 K_a + 4.66 \times 10^{-2} K_a - 4.93 \times 10^{-4} K_a^2.$$

El análisis del contenido de agua en raíces, tallos y ramas se hizo mediante mediciones repetidas en donde se interesaba conocer si existen diferencias significativas entre fechas y entre el comportamiento del contenido de agua de estos órganos.

Potencial Hídrico de las hojas (Ψ_H)

La cámara de presión de Scholander (± 0.5 bar) se utilizó para medir el potencial hídrico de las hojas maduras, partiendo de la premisa que existe un gradiente dentro de la hoja y que el valor medido es muy cercano a la media Ψ_H de todo el órgano (Taiz & Zeiger, 1998).

Mensualmente se muestreó 4 hojas de distintos puntos de la copa de 6 árboles. Cada muestra inmediatamente después de ser cortada se introdujo en una bolsa plástica y se

colocó en una hielera que la mantuviera en condiciones de oscuridad y baja temperatura, para evitar pérdidas de agua por transpiración. Dentro de la cámara, la hoja fue compresionada con gas hasta que se observó salir agua por el corte en el peciolo. La presión requerida para hacer salir el agua es igual a la tensión que retiene la columna de agua en la hoja.

Se determinó el potencial hídrico de las hojas al amanecer (6:00 a.m.) y en la tarde. Los valores de cada hora en su respectiva fecha sirvieron para determinar mediante análisis de mediciones repetidas si existen diferencias entre la mañana y la tarde, y entre los diferentes meses del año.

Conductividad Estomática

Cursos diurnos de la conductividad estomática (g_s) se determinaron con un autoporómetro (LI-1600, Li-Cor, Lincoln, NE), aparato que calcula esta variable a partir de los valores obtenidos de humedad relativa, temperatura del aire y de la hoja y el flujo de aire (LICOR Inc, 1989).

La pérdida de agua que experimenta la hoja al ponerse en la cubeta del autopómetro es determinada por la medida de la tasa de aire necesaria para mantener constante la humedad relativa en el interior de esta cubeta. Esta humedad relativa establecida es igual a la existente en el ambiente y el aire seco que entra a la cubeta lo hace a una tasa que es apenas suficiente para balancear el flujo de agua transpirada que sale de la hoja.

En el LI-600 la conductividad estomática se calcula como g_s (cm^3/s) = $1/r_s$, donde r_s es la resistencia estomática y se obtiene a partir de la siguiente ecuación:

$$r_s = \frac{A}{F} (p_i - p_c / p_c - p_a) + r_b$$

Donde F es el flujo volumétrico de aire seco ($\text{cm}^3 \text{ s}^{-1}$), A (cm^2) es el área de la hoja, p_c ($\text{mg cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$) es la densidad de vapor en la cubeta, p_a es la densidad de vapor entrando a la cubeta (se asume una humedad relativa constante de 2 %), y r_b es la resistencia de la capa límite (se asume un valor de 0.15 s/cm).

Se hicieron mediciones mensuales en 4 puntos en 5 árboles, midiendo a las 6:00, 7:30, 9:00, 10:30, 12:00 y 15:00 horas. Se hizo análisis de varianza para determinar diferencias entre los cursos diarios y entre los diferentes periodos de medición.

Flujo de savia

Se utilizó la técnica de disipación térmica (Granier, 1985) para medir el flujo de savia en los árboles de *Enterolobium cyclocarpum*. Esta técnica midió la temperatura de un calentador eléctrico implantado en el xilema conductor del árbol con respecto a una temperatura referencia determinada por otro sensor ubicado a algunos centímetros por debajo del calentador. Esta técnica se basa en el principio de disipación térmica, en donde un incremento en el flujo de savia provoca un enfriamiento de la fuente de calor. Cuando la velocidad del flujo de savia (V , $m\ s^{-1}$) es mínima, la diferencia de temperaturas (dT) entre los sensores es máxima (dTM), cuando aumenta el flujo, el dT entre los sensores disminuye (Dynamax, 1996 ; Granier, 1985).

Granier definió un índice de flujo adimensional (K) a partir de las diferencias en temperatura:

$$K = (dTM - dT) / dT$$

La velocidad del flujo de savia se calcula en su relación con K a partir de la expresión exponencial:

$$V = 0.000119 \cdot K^{1.231}$$

Para convertir de velocidad a tasa de flujo de savia:

$$F_s = A_s \cdot V \cdot 3600\ (s/h) \cdot 100\ (cm/m)$$

Donde F_s (ml/hr) es el flujo de savia (ml/hr) y A_s (cm^2) es el área de la sección de xilema conductor.

Pares de agujas de 20 mm de longitud por 2 mm de diámetro que contienen termopares de temperatura se instalaron en el xilema de los troncos de 4 árboles de Guanacaste a una altura de 1.3 m. La aguja superior de cada par contenía una resistencia que proporcionaba calor constante, mientras que la otra aguja, ubicada a aproximadamente 15 cm por debajo de la anterior se utilizaba como temperatura de referencia del xilema. Las diferencias de temperatura tomaron cada minuto y se promediaron cada 30. la información se almacenó en un datalogger (10 X Campbell Scientific Corp.). La parte

del tronco que contiene las agujas se aisló de variaciones en temperatura y humedad con estereofón y plasticina y se cubrió con un plástico de material reflector, para evitar cualquier alteración de los datos (Goldstein, 1998; Andrade, 1998). Se obtuvo datos entre setiembre de 1999 y abril del 2000. Adicionalmente durante el mes de octubre se evaluó el comportamiento de la velocidad del flujo de savia a través de raíces gruesas, tallo y ramas, para esto se colocaron 4 sondas en las raíces, 2 en el tallo y 4 en las ramas.

Los datos obtenidos permitieron ver el comportamiento de los cursos diarios de transpiración que se correlacionaron con algunas variables ambientales, así como estimar la transpiración total diaria de árboles de Guanacaste en los 8 meses de muestreo. También esta técnica permitió evaluar las diferencias en el flujo de savia a través de las raíces, tallo y ramas.

Potencial Hídrico de Tallos y Raíces Gruesas

El potencial hídrico de tallos y raíces gruesas se determinó con una técnica basada en el principio de equilibrio osmótico conocida como método de Shardaikov o de densidad. Las direcciones del intercambio de agua entre el tejido muestreado y la solución testigo (de Ψ_H conocido) son determinadas por los cambios en la densidad resultante de las soluciones puestas a prueba.

Las muestras de ambos tejidos se dejaron reposar de 2 a 4 horas en un tubo de ensayo que contenía soluciones de sacarosa de potencial hídrico conocido (-0.1 a -0.7 MPa) hasta que se equilibrara el Ψ_H del tejido y la solución. Se les agregó colorante (safranina al 1%), luego se extrajeron gotas de esta solución con una pipeta y se introdujeron en soluciones control paralelas que no habían sido teñidas. Si la gota desciende, la solución ha sido concentrada, y si asciende la solución ha sido diluida. Cuando el potencial hídrico del tejido es igual al de la solución, se supone que no ha habido intercambio de agua ni variaciones en la densidad por lo que la gota permanece estable (Knipling, 1967). Se utilizó esta técnica ya que es simple, barata y se adapta muy bien a las condiciones de trabajo de campo.

El muestreo se hizo a 5 árboles escogidos al azar durante periodos fenológicos importantes o en épocas de transición estacional. Para obtener las muestras de tejido de las raíces gruesas y el tallo se utilizó un barreno de 8 mm de diámetro. Una vez obtenida la muestra se aplicaba alquitrán al lugar de donde se obtuvo la muestra para evitar daños en el árbol por patógenos. Mediante análisis de varianza hecho a los valores de cada fecha se determinó si existe diferencia significativa entre fechas y entre los dos órganos muestreados.

Resultados

Condiciones ambientales y edáficas

Se observó un claro patrón estacional en las variables precipitación, velocidad del viento y contenido de humedad del suelo (Fig. 1). La estación seca (diciembre a abril) se caracterizó por tener meses con precipitaciones entre los 0 y 50 mm que estuvieron correlacionadas negativamente ($r = -0.78$, $p < 0.001$) con las velocidades máximas del viento alcanzando valores cercanos a los 2 m s^{-1} . La temperatura media del aire varió en un rango de aproximadamente $6 \text{ }^\circ\text{C}$ a lo largo del año, presentando una media anual alrededor de los $25 \text{ }^\circ\text{C}$. Las temperaturas medias máximas se presentaron a finales de la estación seca, alcanzando valores entre los 27 y $28 \text{ }^\circ\text{C}$, que coincidieron con los mayores valores de temperatura en los primeros 10 cm de suelo (datos no mostrados) y con el período de brotación del follaje.

El contenido de humedad del suelo varió significativamente ($p < 0.05$) en las diferentes profundidades. La primera capa (0-15 cm) difirió significativamente ($p < 0.05$) de las otras dos profundidades (15-30 y 30-60 cm) presentando los valores más bajos del perfil, cercanos a 0.1 g cm^{-3} . Esta primera capa excepto durante los meses más lluviosos (setiembre y octubre) estuvo por debajo del punto de marchitez permanente (PMP). Las otras dos capas permanecieron entre la capacidad de campo (CC) y el PMP durante la mayor parte del año, incluso durante los meses más secos. Hubo diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las diferentes fechas en que se muestreó, aunque las diferencias entre las profundidades se mantuvieron a lo largo del tiempo. Al momento de la brotación del follaje, el contenido de humedad se mantenía en sus valores más bajos 0.1 g cm^{-3} para la primera capa y alrededor de 0.3 g cm^{-3} para la segunda y tercera.

El suelo en el sitio de estudio se clasificó como un *Ustic haplustalfs* (Rojas, 1999). En el perfil se distinguió una capa superficial ubicada en los primeros 30 cm y una capa enterrada entre los 30 y 93 cm. A partir de esta profundidad se encontró el contacto lítico con el material parental constituido por tova volcánica. La primera capa presentó una textura franco

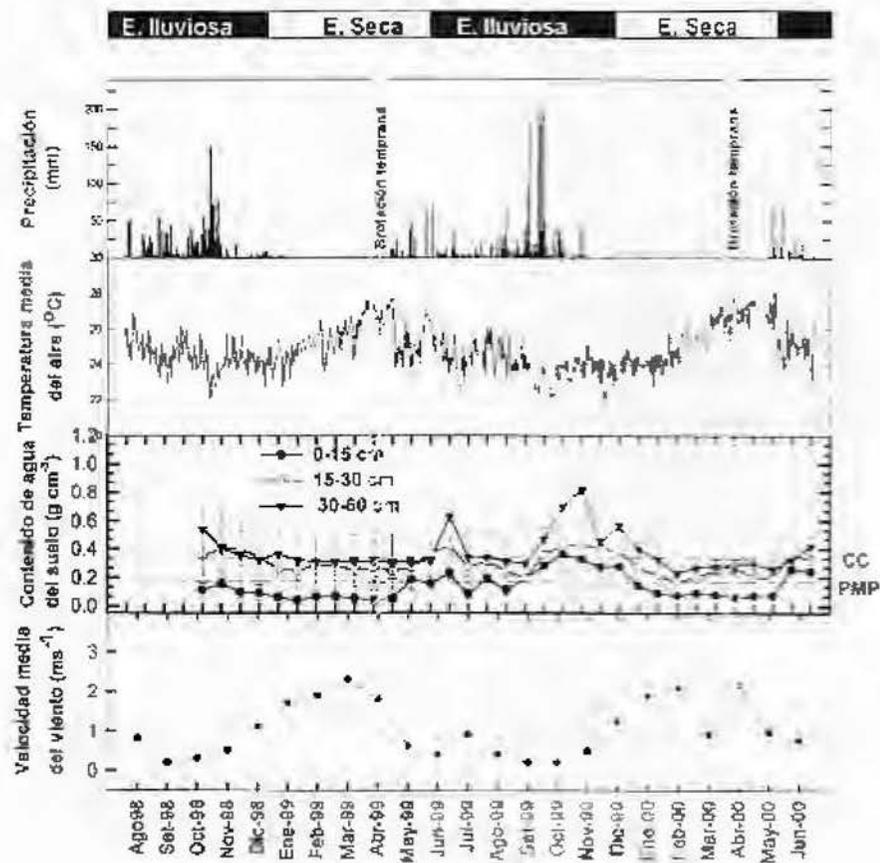


Figura 1. Condiciones ambientales (precipitación, velocidad del viento, temperatura media del aire y contenido de agua del suelo) prevalcientes en el sitio la casona durante el periodo de observación.

arcillosas, estructura friable, mayor cantidad de poros y raíces finas, pH alrededor de 6 y niveles óptimos de los principales elementos y acidez. Los primeros 7.5 cm superficiales presentaron valores considerablemente superiores de materia orgánica (~ 4%), mayor porosidad, raíces finas y niveles de los elementos. A partir de los 30 cm el suelo se caracterizó por ser más arcilloso, tener menor cantidad de raíces finas y niveles menores de los elementos, aunque siempre en niveles óptimos, excepto el fósforo el cual fue bajo en todo el perfil (Cuadro 1).

Fenología de la copa

Los eventos más importantes del ciclo fenológico de la copa (caída y brotación del follaje, floración y desarrollo de frutos) de *Enterolobium cyclocarpum* ocurrieron durante la estación seca en los dos años de observación (Fig. 2). La característica más sobresaliente de esta especie fue su capacidad de brotar su follaje, en un solo evento anual, antes de las primeras lluvias. La brotación de las hojas fue acompañada por la apertura de las flores ($r = 0.81$, $p < 0.001$) y una formación de los frutos (1 o 2 por flor), los cuales interrumpieron su desarrollo por el resto de la estación lluviosa (mayo a noviembre).

La caída de las hojas inició a finales de la estación lluviosa y coincidió con la reactivación del desarrollo de los frutos que estuvieron "latentes" por un periodo entre 8 y 10 meses. Estos frutos pasaron en pocos días de tener una forma elíptica de aproximadamente 1 cm de largo a una forma de lóbulo de oreja con diámetro cercano a los 10 cm.

La brotación de esta especie se presentó en un solo evento anual. Los picos de producción de follaje no ocurrieron en la misma fecha en los dos años; en el primer año el pico de brotación ocurrió alrededor del 16 de abril mientras que en el segundo año fue cercano al 24 de marzo, presentando una diferencia entre ambos de aproximadamente 22 días. Estos 22 días representaron una variación de 13 minutos en la longitud del día entre ambas fechas (<http://aa.usno.navy.mil>).

Cuadro 1. Caracterización físico-química del perfil del suelo (*Ustic haplustalfs*) en el sitio La Casona, Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Junio, 1999. Análisis de fertilidad hecho con base en niveles críticos establecidos por Bertsch, 1998. A: Alto, O: Óptimo, M: Medio, B: Bajo.

Horizonte	Textura	Estructura	Consistencia	Poros	Densidad g/cc	Raíces	pH	M.O %	Ca	Mg	K	Acidez	Sat. Acidez	P	Cu	Fe	Mn	Zn
A1 0-7 cm	Franco-arcillo-arenosa	Blocosa subangular fino, débil a moderada	Friable, ligeramente pegajosa y plástica	Muy finos comunes, finos abundantes		Medios, finos y muy finos comunes	6.3	4.0	O	O	A	O	O	B	O	A	M	A
A2 7-21 cm	Franco-arcillosa	Blocosa subangular fino, débil a moderada	Friable, ligeramente adherente y plástica	Medios comunes, finos pocos, muy finos comunes	1.03	Muy finas y finas pocas, medianas comunes	6.1	1.8	O	O	O	O	O	B	O	O	O	O
Bw 21-30 cm	Arcilloso	Blocosa subangular fino, débil a moderada	Friable, ligeramente adherente y muy plástica	Medios comunes, finos pocos, muy finos comunes	1.11	Muy finas y finas pocas, medianas comunes	5.8	1.33	O	O	O	O	O	B	O	O	O	B
2 Ab 30-48 cm	Arcilloso	Blocosa subangular fino, débil a moderada	Friable, ligeramente adherente y muy plástica	Muy finos, finos y medianos comunes	1.10	Muy finos y finos pocos	5.4	1.87	B	O	O	O	O	B	O	O	O	B
2 Bt 48-69 cm	Arcilloso	Blocosa subangular fino, débil a moderada	Friable, ligeramente adherente y muy plástica	Muy finos comunes, finos pocos	1.14	Medios, finos y muy finos comunes	5.7	1.33	O	O	B	O	O	B	O	O	O	B
BC 69-93 cm	Arcilloso	Blocosa subangular a angular, fino, débil	Firme, ligeramente adherente y muy plástica			Finos pocos	5.8	1.0	O	O	B	O	O	B	O	O	B	B

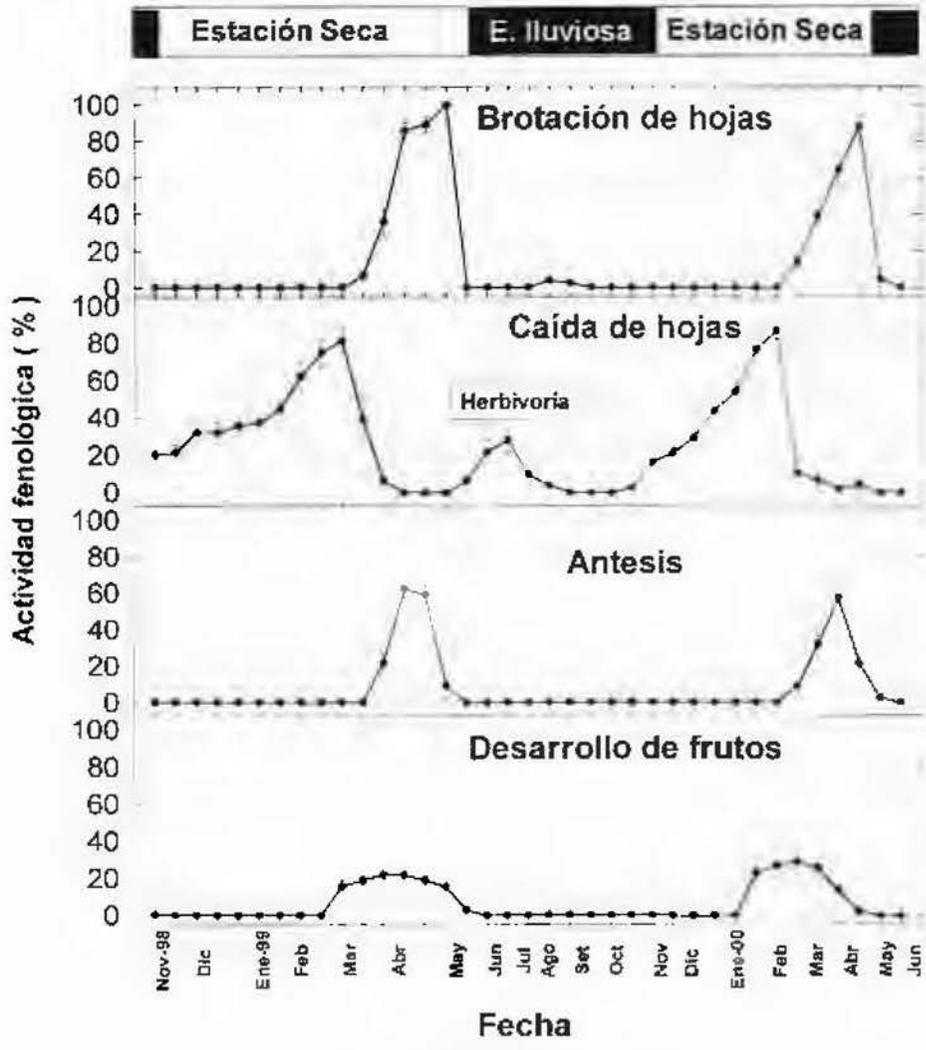


Figura 2. Patrón fenológico (caída y brotación de hojas, floración y desarrollo de frutos) evaluado en 20 árboles de *Enterolobium cyclocarpum* en el bosque tropical seco de Santa Rosa durante un periodo de 20 meses.

Fenología del sistema de raíces finas

La fenología de las raíces finas del Guanacaste presentó un patrón estacional (Fig. 3), que varió significativamente ($p < 0.05$) a lo largo del tiempo. La mayor producción de raíces finas ocurrió posteriormente a la caída de las primeras lluvias (mayo - junio). Estas raíces finas se mantuvieron vivas durante el resto de la estación lluviosa y presentaron una vida media de 4 meses. Con la llegada de la estación seca (diciembre) ocurrió un aumento en la mortalidad de estas raíces, que se prolongó durante este periodo.

El patrón de la actividad fenológica de la copa (caída y brotación de hojas, floración y desarrollo de frutos) contrastó estacionalmente con la fenología de las raíces finas. En el periodo en que se presentaron los eventos fenológicos de la copa ocurría un aumento en la mortalidad de las raíces finas. Una vez iniciada la fase vegetativa del árbol, es cuando comenzó la producción de raíces finas.

La distribución de raíces finas de *Enterolobium cyclocarpum* varió significativamente ($p < 0.05$) entre las diferentes profundidades del perfil (Fig. 4), sin embargo no varió significativamente ($p > 0.05$) a diferentes distancias del árbol (Fig. 5). La densidad de raíces finas de la primera capa del suelo (0-7.5 cm) difirió significativamente ($p < 0.05$) de la densidad en las otras dos capas examinadas (7.5-15 y 15-30 cm), esta tendencia se mantuvo a lo largo del año. Además esta primera capa presentó niveles mayores de materia orgánica y nutrientes (Cuadro 1)

Estructura de las hojas y frutos

Hoja joven

Las hojas jóvenes de color verde claro alcanzaron su tamaño final alrededor de 15 días después de la brotación. Los foliolulos presentaron tricomas unicelulares los cuales estuvieron distribuidos por toda la lámina pero con una mayor acumulación en las áreas del peciolulo y en el ápice. Los estomas se presentaron solamente en la cara abaxial en una densidad aproximada de 6222 estomas cm^{-2} , la mayoría de estomas estaban cerrados y recubiertos en su parte externa por una capa de cera, los estomas abiertos también

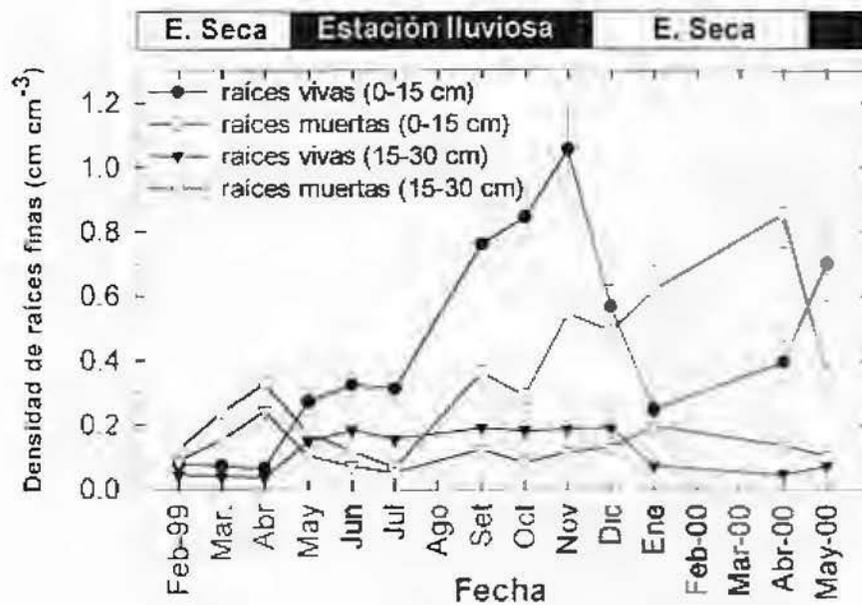


Figura 3. Abundancia mensual de raíces finas (vivas o muertas) de *Enterolobium cyclocarpum* muestreadas a dos profundidades (0-15 y 15-30 cm). Cada valor es la media \pm E.E. de 12 muestras.

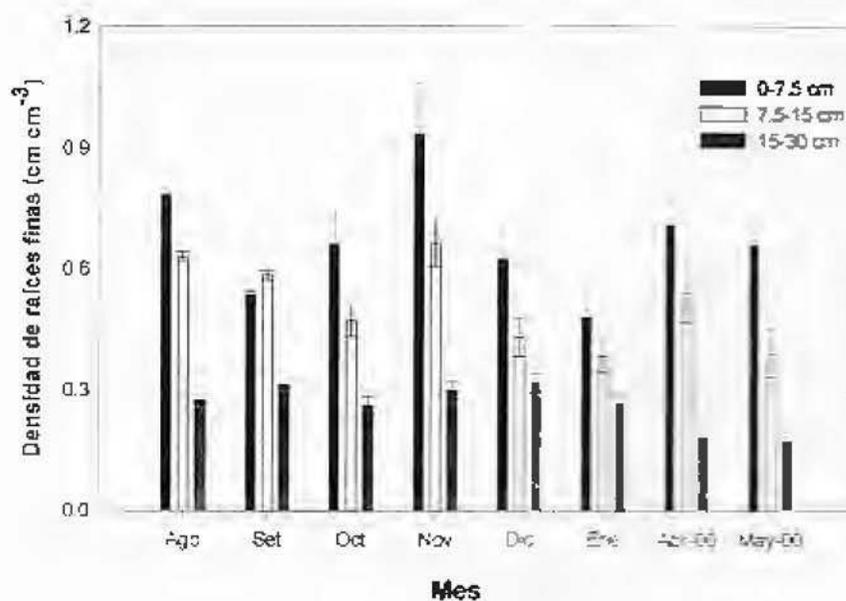


Figura 4. Total mensual de raíces finas de *Enterolobium cyclocarpum* muestreadas a 3 profundidades de suelo (0-7.5, 7.5-15 y 15-30 cm). Cada valor es la media \pm E.E. de 8 muestras.

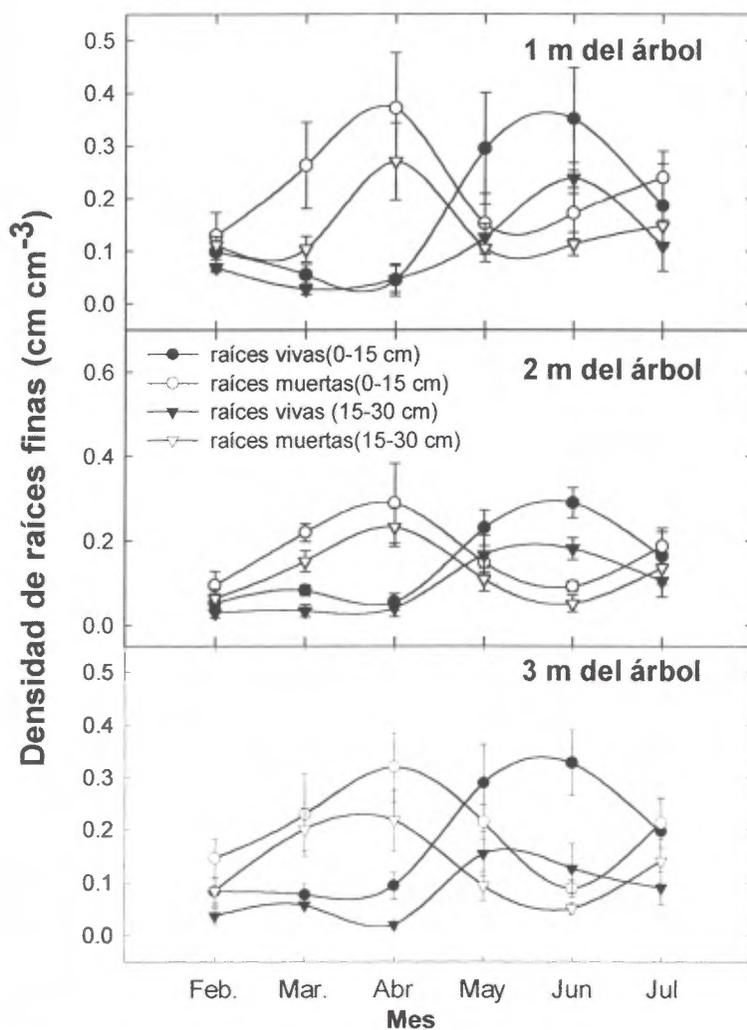


Figura 5. Abundancia mensual de raíces finas (vivas y muertas) de *Enterolobium cyclocarpum* muestreadas a dos profundidades (0-15 y 15-30 cm) y 3 distancias del árbol (1,2 y 3 m).

presentaron tapones de cera, tanto en la parte externa como en la cavidad subestomática (Fig. 6).

Los foliolulos de esta especie presentaron una epidermis uniseriada. Las células oclusivas tuvieron una cantidad abundante de almidones, los cuales pudieron estar contenidos en los cloroplastos, aunque estos no se pudieron distinguir bien. El mesófilo de empalizada se presentó como una sola capa, con numerosos cloroplastos (Fig. 7). En el mesófilo esponjoso también se observaron gran cantidad de cloroplastos. Las cavidades subestomáticas son muy pequeñas y en algunos casos irreconocibles. Los haces vasculares secundarios se presentan en pares y rodeados de esclereidas.

Hoja adulta

Las hojas adultas de color verde oscuro se presentaron durante la estación lluviosa. La cutícula está cubierta de ceras y es mucho más gruesa que la de la hoja joven. La mayoría de los estomas están abiertos y a diferencia de las hojas jóvenes no están recubiertos de ceras y las cavidades subestomáticas se muestran limpias. El mesófilo de empalizada es mucho más grande que el de la hoja joven y presenta más depósitos de fenoles. Los tejidos vasculares se presentan bien diferenciados.

Fruto en desarrollo y semilla

Los estomas del fruto son más grandes que los de las hojas (~ 20 μm) y presentaron una densidad más baja aproximada a 511 estomas por cm^{-2} , esto representa una relación de 1/12 respecto a las hojas (Fig. 8). La capa externa está fenolizada, la epidermis cuticular es uniseriada, la capa parenquimática no presenta cloroplastos pero tiene numerosos depósitos de fenoles y también tiene una capa de esclereidas (Fig. 9)

Las semillas presentaron una cubierta seminal esclerenquimatizada, los tejidos internos presentan una gran cantidad de almidones. No se apreciaron cloroplastos. Los cotiledones presentaron abundantes almidones y pocos cloroplastos. El embrión contenía lípidos, proteínas y pocos almidones.

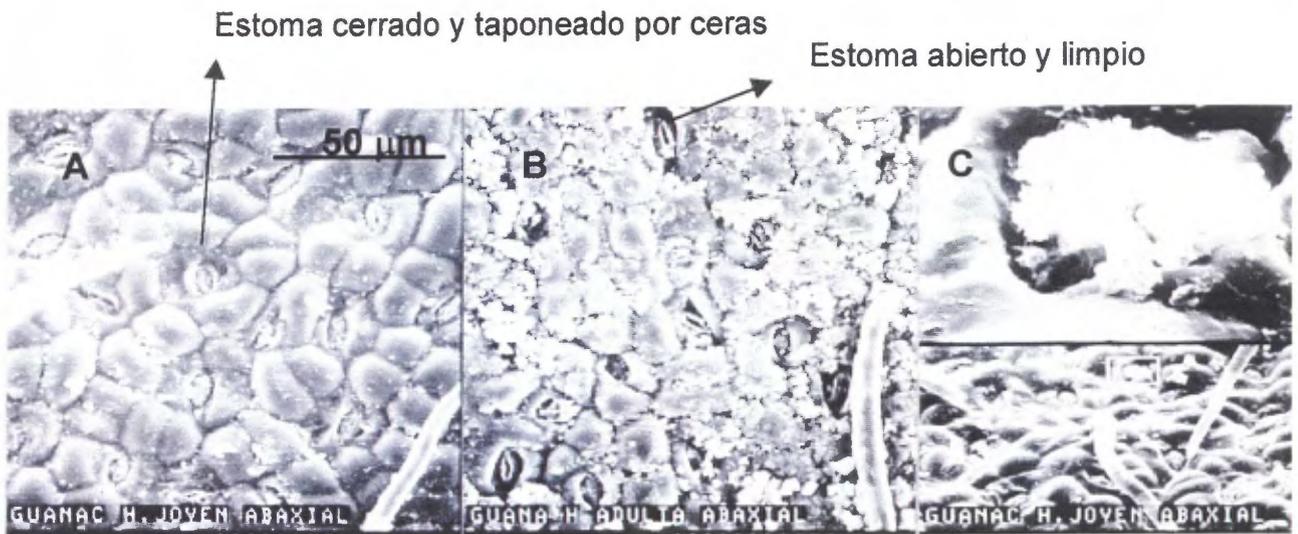


Figura 6. Estomas en superficie adaxial de hojas de *Enterolobium cyclocarpum*;
A: Hoja joven B: Hoja adulta, C: Acercamiento de estoma de hoja joven
taponeado por ceras.

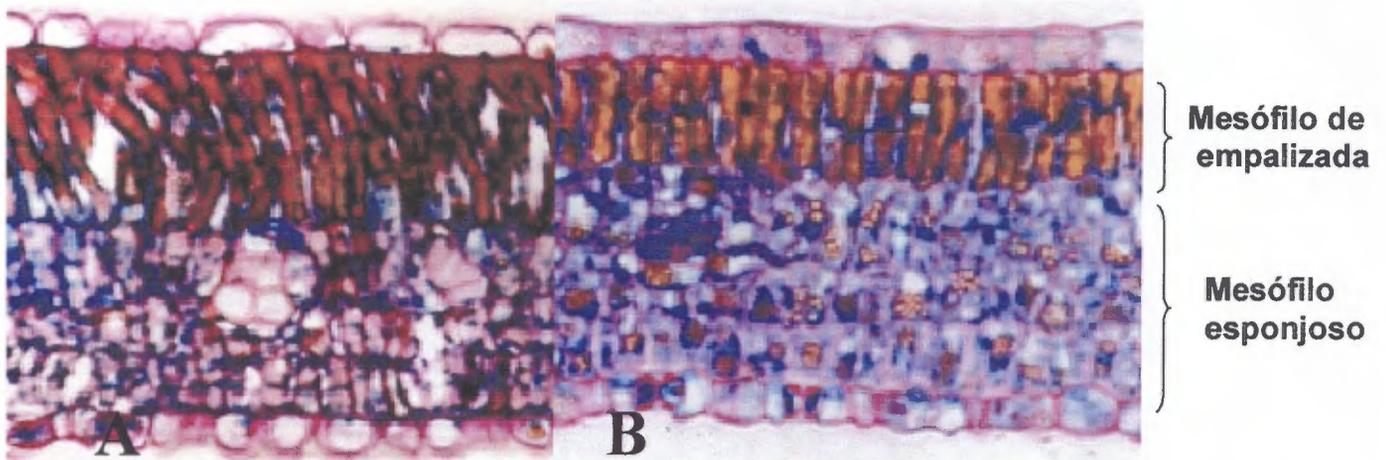


Figura 7. Estructura de la hoja de *Enterolobium cyclocarpum* (40X). A: Hoja Adulta
B: Hoja joven.

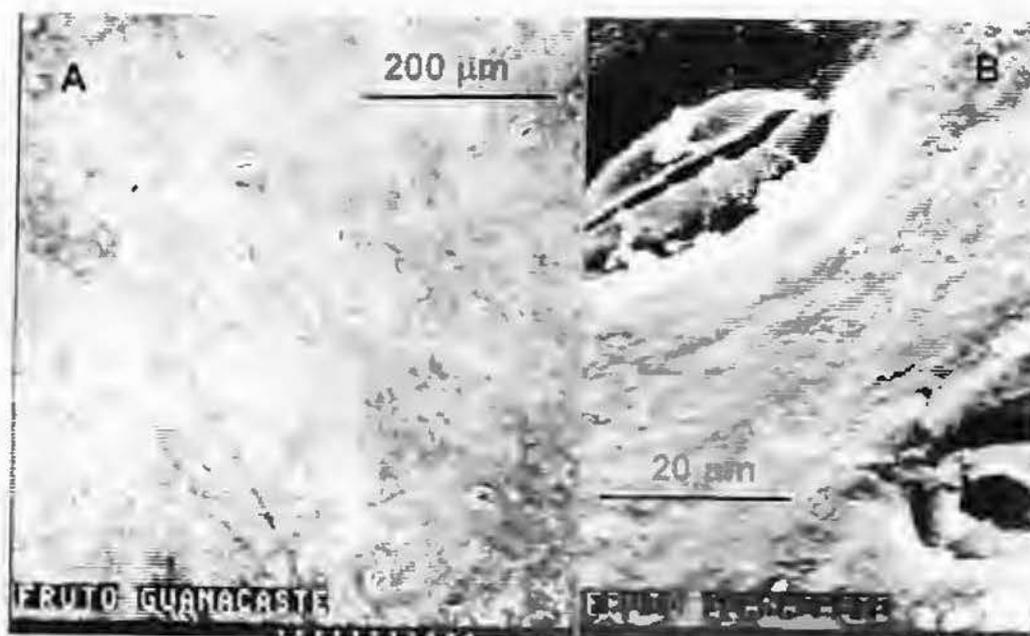


Figura 8. Estomas en la epidermis del fruto de *Enterolobium cyclocarpum*, A: Panorámica de la superficie, B: Detalle de los estomas.



Figura 9. Estructura del fruto y la semilla de *Enterorobium cyclocarpum*, A: Corte transversal del fruto (10X), B: Corte de la semilla (20X).

Relaciones hídricas

El comportamiento del potencial hídrico (ψ_H) de las hojas de Guanacaste fue variable a lo largo del tiempo (Fig. 10). Se presentaron diferencias significativas entre las fechas en que se hizo el muestreo ($p < 0.05$) así como también hubo diferencias significativas entre las mañanas y las tardes ($p < 0.05$). Estas diferencias entre los tratamientos (am-pm) se mantuvieron a lo largo del periodo de muestreo a pesar de los cambios en las condiciones ambientales y en la edad de la hoja.

Durante la estación seca los valores de ψ_H fueron considerablemente más bajos que los del resto del año, cercanos a -1.5 MPa al amanecer y -2.2 MPa en la tarde. Las hojas jóvenes presentaron potenciales alrededor de los -0.75 MPa con pequeñas diferencias entre los valores de la mañana y la tarde. Los valores de esta variable durante la estación lluviosa se caracterizaron por ser altos (~ -0.5 MPa), mientras que los de la tarde fueron variables; si la radiación incidente fue baja el potencial durante la tarde se mantuvo alto, si la radiación fue alta, los potenciales de la tarde disminuyeron considerablemente alcanzando valores cercanos a los -1.8 MPa.

La conductividad estomática (g_s) varió significativamente a lo largo de los cursos diurnos ($p < 0.05$) y entre las diferentes fechas ($p < 0.05$) según edad de la hoja y condiciones ambientales imperantes (Fig. 11). Las hojas jóvenes del árbol, en un periodo comprendido desde la brotación del follaje hasta antes de las primeras lluvias, fueron las que presentaron los valores más bajos de g_s , cercanos a los $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Valores superiores a los $300 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ los presentaron las hojas maduras (entre 2 y 9 meses de edad), mientras que las hojas senescentes de inicios de la estación seca presentaron valores medios entre $150 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $250 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, característica que se repitió en los dos periodos de observación.

El volumen del flujo total diario de savia en el árbol de Guanacaste varió significativamente ($p < 0.05$) a lo largo del periodo de estudio (Fig. 12). Los valores más altos se alcanzaron durante la estación lluviosa, en donde un árbol (dap ~ 80 cm) presentó valores de 280 litros

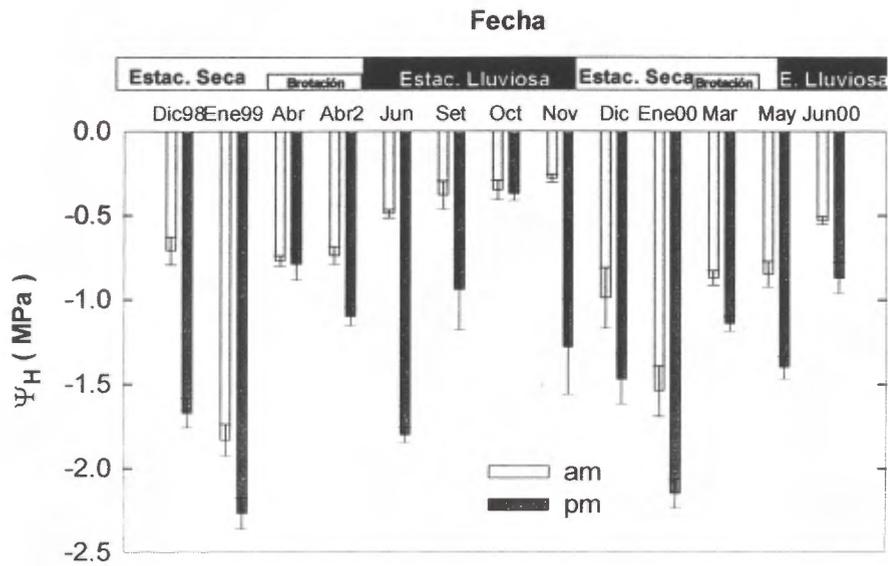


Figura 10. Potencial hídrico (Ψ_H) de las hojas de árboles de *Enterolobium cyclocarpum*, medidos con la cámara de presión de Scholander en diferentes momentos fenológicos durante un período de 18 meses. Cada valor es la media \pm E.E. del muestreo hecho a 4 hojas por árbol de 6 árboles.

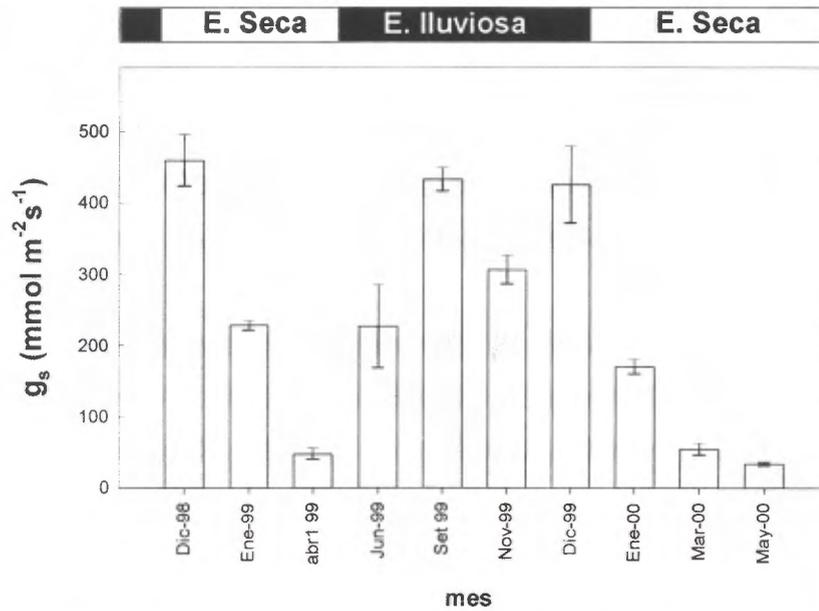


Figura 11. Promedio diario de la conductividad estomática medido con un autoporómetro durante diferentes momentos fenológicos en un periodo de 18 meses. Cada valor es la media + E.E. de mediciones hechas a 4 hojas de 5 árboles durante un curso diario (6:00, 7:30, 9:00, 10:30, 12:00, 15:00).

de agua transpirada. Al iniciarse la estación seca, con la disminución en las precipitaciones y el agua del suelo, los valores de esta variable disminuyeron considerablemente hasta alcanzar valores mínimos de alrededor de 22 L día^{-1} a mediados de esta estación, a pesar que el árbol está sin follaje en ese momento. A finales de la estación seca se registró un leve aumento en los valores de esta variable (67 L día^{-1}) que coincidieron con la brotación.

El curso diario de la velocidad y volumen del flujo de savia varió a lo largo del día según las condiciones ambientales imperantes, el comportamiento de estas variables estuvo correlacionado ($r = 0.81$, $p < 0.001$) con la radiación incidente en el día (Fig. 13). Se observó una respuesta rápida y simultánea de la velocidad de la transpiración en raíces, tallos y ramas con respecto a cambios en la radiación incidente.

El árbol empezó a transpirar poco después de los primeros rayos de luz cerca de las 6 de la mañana, a partir de esa hora aumentó considerablemente los valores de esta variable alcanzando su pico máximo cerca del medio día, empezó a disminuir alrededor de las 15 horas aunque el flujo se mantuvo aún durante las horas de la noche.

Hubo diferencias significativas entre el potencial hídrico de los tallos y las raíces gruesas ($p < 0.05$) así como en las diferentes fechas de muestreo ($p < 0.05$). En el primer periodo de brotación el ψ_w de ambos órganos alcanzó valores cercanos a -0.55 MPa , mientras que 15 días antes este valor alcanzaba aproximadamente -0.3 MPa , sin embargo esta situación no se repitió para el segundo periodo de observación de la brotación temprana (Fig. 14).

El contenido de humedad en raíces, tallos y ramas no varió significativamente ($p > 0.05$), aunque sí hubo diferencias significativas entre las fechas en que se hizo el muestreo ($p < 0.05$), esta tendencia en el comportamiento del contenido de humedad en los diferentes órganos se mantuvo a lo largo del tiempo (Fig 15). Durante la estación seca e inclusive durante el periodo de brotación el contenido de humedad de los órganos permanecía estable alrededor de los 0.6 g cm^{-3} al llegar la estación seca de medio periodo "veranillo de San Juan" la cual se caracterizó por presentar altas radiaciones, ocurrió un descenso

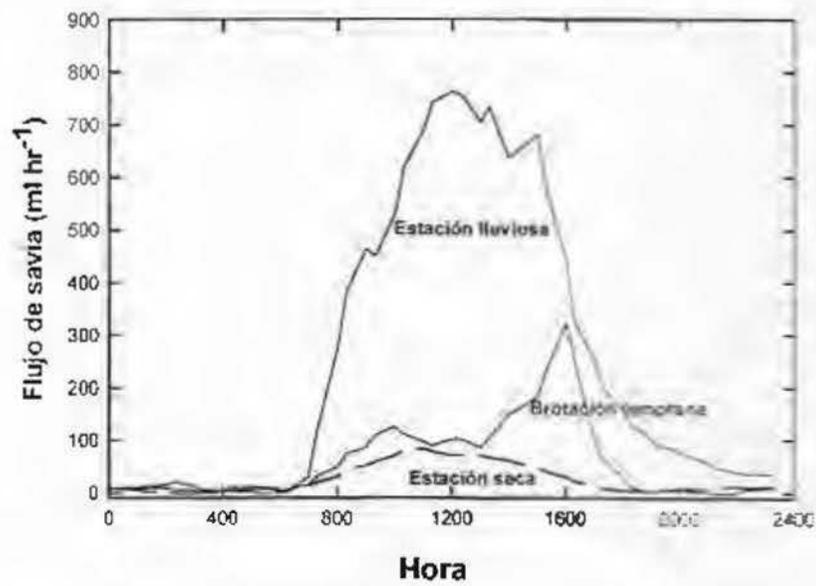


Figura 12. Cursos diurnos representativos del flujo de savia (ml hr⁻¹) de *Enterolobium cyclocarpum* obtenidos en diferentes periodos y estados fenológicos.

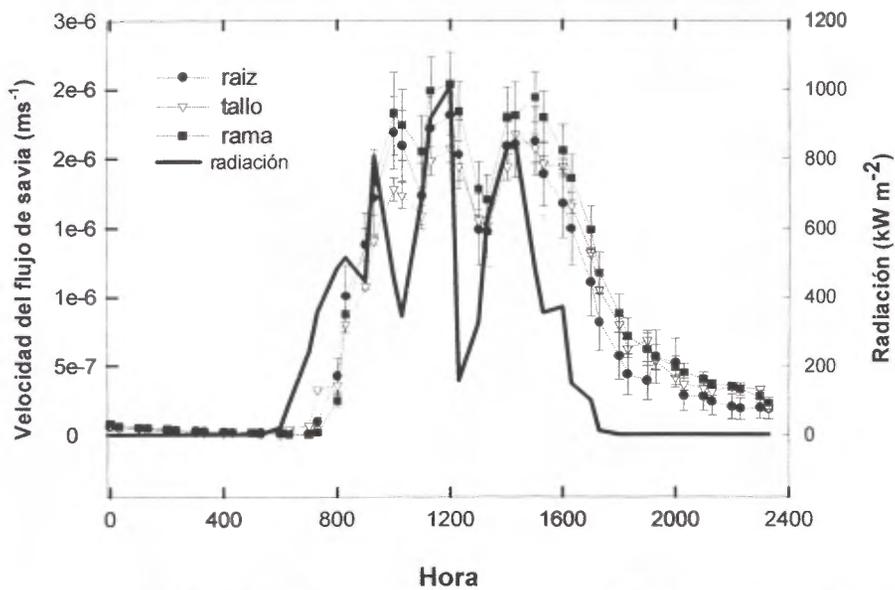


Figura 13. Comportamiento de la velocidad del flujo de savia en raíces tallo y ramas de *Enterolobium cyclocarpum* (dap 80 cm) con relación a la radiación incidente durante el día juliano 282. Cada valor es la media \pm E.E. de 4 repeticiones en raíces, 2 en el tallo y 3 en las ramas utilizando la técnica de disipación térmica de Granier.

considerable en los valores de esta variable alcanzando los 0.35 g cm^{-3} . Una vez concluido este breve periodo, el contenido de humedad volvió a aumentar para mantenerse en niveles similares a los de antes del veranillo.

Discusión

Fenología de la copa

Enterolobium cyclocarpum al igual que varias especies de plantas en otros bosques secos alrededor del mundo presentó su ciclo fenológico de la copa (caída y brotación del follaje, floración y desarrollo de frutos) durante la estación seca (Mora, 1990; Daubenmire, 1972; Frankie, 1974; Janzen, 1967; Opler, 1980; Fournier, 1986; Van Schaik, 1993; Lieberman, 1982; Bullock, 1990; Murali, 1993; Borchert, 1994; Williams, 1997), lo cual plantea varias interrogantes a cerca de la ocurrencia de este fenómeno en esta época, considerada estresante para las plantas por sus condiciones de alta temperatura, alta radiación, altas velocidades del viento, bajo contenido de humedad en el suelo y baja humedad relativa (Nilsen, 1981).

La caída de hojas a finales de la estación lluviosa e inicios de la estación seca, puede ocurrir debido a la disminución del contenido de humedad del suelo y al aumento del estrés hídrico en las plantas (Borchert, 1980; Reich & Borchert, 1982; Nilsen, 1981; Lieberman, 1984), también debido a la edad de la hoja (Reich & Borchert, 1988; Borchert, 1980), además de que puede representar una estrategia para disminuir la pérdida de agua por transpiración (Mora, 1990; Gómez & Fournier, 1996). La caída de hojas propicia la reabsorción y retranslocación de nutrientes (Medina, 1985; Chapin, 1990), reduce las barreras para la polinización y facilita la dispersión de frutos (Daubenmire, 1972; Janzen, 1967).

La brotación del follaje a finales de la estación seca, puede servir a la planta como una estrategia de escape a herbivoría (Van Schaik, 1993; Aide, 1988; Aide, 1992; Murali, 1993; Lieberman, 1984). Durante la estación seca las poblaciones de herbívoros son bajas, pero aumentan considerablemente con la llegada de las primeras lluvias (Janzen, 1967; Janzen

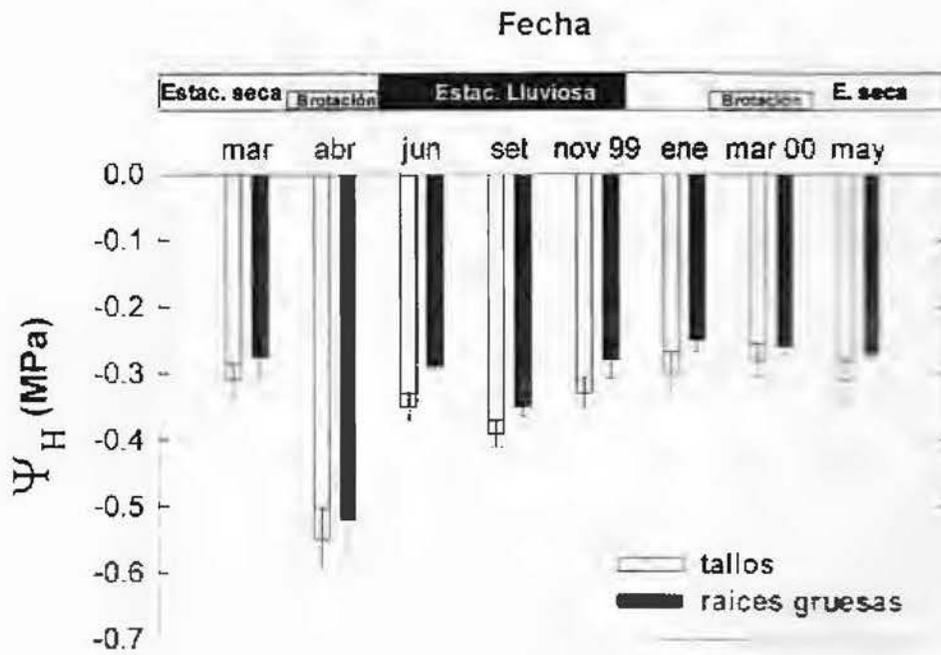


Figura 14. Potencial hidrico del tallo y raices gruesas de *Enterolobium cyclocarpum* determinado por el método de tinción de Shardakov. Cada valor es la media \pm E.E. de 4 árboles.

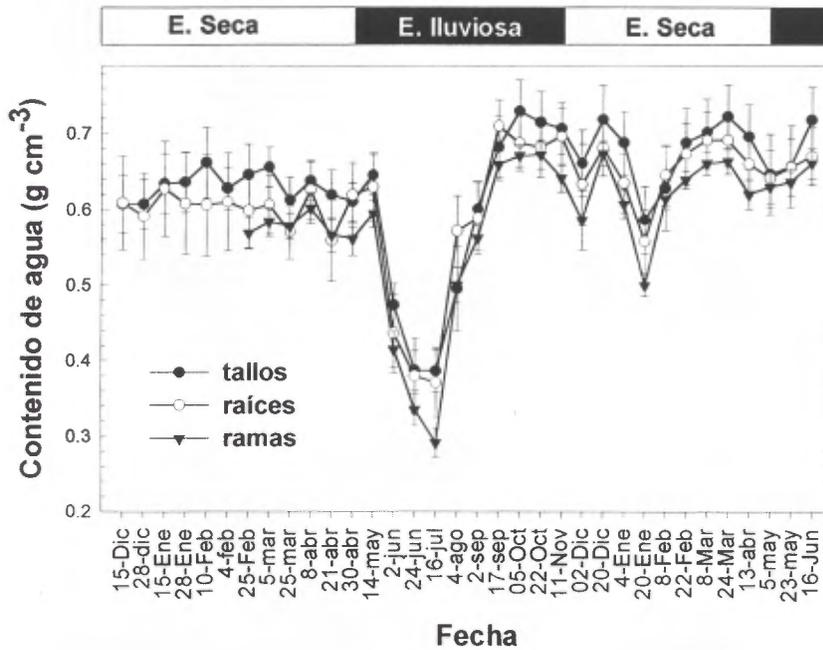


Figura 15. Contenido de agua en raíces, tallos y ramas de árboles de *Enterolobium cyclocarpum* determinado con un TDR. Cada valor la media \pm E.E. de 3 mediciones de cada órgano obtenidas de 5 árboles.

1973), además las hojas jóvenes son más susceptibles al ataque de herbívoros por contar con menor cantidad de defensas químicas y estructurales que las hojas maduras (Dirzo & Domínguez, 1995; Colley, 1983; Rockwood, 1973). Desde este punto de vista, brotar el follaje a finales de la estación seca permite escapar temporalmente a la herbivoría de las hojas jóvenes y tener las hojas maduras una vez iniciada la estación lluviosa.

Florecer en esta época permite mayores posibilidades de polinización ya que los vientos son más fuertes, las hojas caídas ya no constituyen una barrera física para el polen y existe una mayor visibilidad para los polinizadores (Van Schaik, 1993; Janzen, 1967). La producción de frutos durante esta época precede al momento óptimo para la germinación y propicia mayores facilidades para la dispersión de semillas (Van Schaik, 1993; Janzen, 1967; Daubenmire, 1972; Frankie, 1974).

De este modo, la característica del Guanacaste y probablemente otras especies que presentan fenologías de copa similares, permite expresar su fase reproductiva en un momento en que las condiciones ambientales son propicias para este propósito. Este comportamiento representa una serie de adaptaciones al medio para favorecer la reproducción. Durante la estación lluviosa ocurre la fase vegetativa, en donde el árbol se dedica principalmente a fotosintetizar.

La característica más sobresaliente de esta planta fue su capacidad de expandir el follaje antes de la caída de las primeras lluvias. El significado ecológico de esta particularidad no está claro. Sin embargo, desde el punto de vista fisiológico lo más importante es conocer las causas proximales que originan a este comportamiento e identificar los estímulos ambientales o endógenos responsables de activar este proceso.

Este ha sido un tema que ha causado controversia entre varios autores. Se ha resaltado y restado importancia a diferentes factores bióticos y abióticos, exógenos o endógenos y sus interrelaciones. Como posibles activadores de la brotación temprana mencionando al fotoperiodo (Njoku, 1963; Njoku, 1964; Daubenmire, 1972; Nilsen,

1981; Bullock, 1990), la humedad del suelo (Reich & Borchert, 1982; Reich & Borchert, 1984; Reich & Borchert, 1988), temperatura (Mora, 1990; Njoku, 1963; Gómez & Fournier, 1996) y ritmos endógenos (Borchert, 1980; Reich & Borchert, 1984; Medina, 1985; Fournier & Fournier, 1986; Williams, 1997) entre otros.

Partiendo de la premisa de que la brotación temprana es un proceso complejo estimulado por varios factores y que existe una flexibilidad en los patrones fenológicos reflejo de variaciones en factores externos e internos, se tratará de analizar las afirmaciones anteriores comparándolas con el comportamiento de *Enterolobium cyclocarpum* (especie típica de brotación temprana).

Varios autores han señalado que la brotación temprana del follaje es producto de precipitaciones eventuales a finales de la estación seca y que el aumento en la humedad del suelo producto de estas es el responsable de activar este fenómeno (Reich & Borchert, 1982; Reich & Borchert, 1984; Borchert, 1994a; Bullock, 1990; Frankie, 1974; Williams, 1997). Sin embargo en el sitio La Casona el contenido de humedad del suelo permaneció en su punto más bajo para los dos periodos de observación del fenómeno y no se registró ninguna precipitación anterior al evento de brotación temprana. En este caso se descarta un cambio en el agua del suelo como el estimulador del fenómeno. Similares conclusiones se han obtenido en otros estudios (Daubenmire, 1972; Wright, 1990).

Es conocido el efecto del fotoperiodo sobre la fenología en especies de zonas templadas, para el trópico también se ha señalado que esta variable es importante en la determinación de patrones fenológicos (Floración y caída de hojas, principalmente) asumiendo que las especies tropicales son altamente sensibles y responden a cambios pequeños en la duración del día (Njoku, 1963; Njoku, 1964; Daubenmire, 1972; Bullock, 1990; Nielsen, 1981; Wright, 1990). En el sitio de estudio, los picos de brotación del follaje no ocurrieron en la misma fecha para los dos años de observación del fenómeno, presentando una diferencia de aproximadamente 22 días, lo cual representa una variación en las longitudes del día de 13 minutos. Si consideramos que el día más largo y el más corto del año a esta latitud (~10°30' N) difieren aproximadamente en una hora, la diferencia entre los picos presentada es considerable, lo que hace restar importancia

al aporte del fotoperiodo en la estimulación de la brotación temprana. Así mismo otros autores tampoco han encontrado evidencia del fotoperiodo como estimulador de la brotación (Reich & Borchert, 1982; Reich & Borchert, 1982; Williams, 1997).

De las variables climáticas evaluadas, la única que coincidió con la brotación temprana del follaje fue la ocurrencia de los valores más altos de la temperatura del aire detectados a lo largo de los dos eventos de brotación temprana observados en este estudio ($r = 0.75$, $p < 0.001$). Los eventos de brotación del follaje ocurrieron justo cuando la temperatura media del aire alcanzaba sus valores máximos entre 27 y 28 °C. Esto indica que aparentemente la brotación se ve favorecida por las temperaturas más altas (Gómez & Fournier, 1996; Mora, 1990; Njoku, 1963). Este pequeño aumento de aproximadamente 2 °C con respecto a la media anual a finales de la estación seca figura como posible estimulador de la brotación temprana. Pequeños aumentos en la temperatura pudieron ocasionar cambios en el desarrollo de la planta (Huxley, 1974; Russelle, 1984; Douglas, 1998), y pudieron acelerar algunas actividades metabólicas y biosintéticas (Gómez & Fournier, 1996; Kuiper, 1993), favoreciendo el transporte de solutos en el floema (Johnson & Thornley, 1985) y teniendo un efecto estimulante sobre la apertura de las yemas y la expansión del follaje (Kuiper, 1993; Reddy, 1993). Aunque las observaciones anteriores sugieren una relación entre la temperatura máxima y la brotación temprana, se requieren experimentos moleculares y bioquímicos que demuestren una relación causal entre ambos fenómenos.

En la fenología de la copa se observó la existencia de sincronía entre procesos; La brotación del follaje fue acompañada por el desarrollo y la apertura de las flores, y la caída de las hojas ocurrió simultáneamente al desarrollo de los frutos. Estas "coincidencias" podrían representar valiosos mecanismos de adaptación y administración de los recursos (Bullock, 1990; Njoku, 1963; Chapin, 1990).

La pérdida de hojas en el árbol de Guanacaste en conjunto con el desarrollo de frutos puede establecer una relación fisiológica entre ambos: La coincidencia temporal del pico de caída de hojas con el de desarrollo de los frutos probablemente permitió a la planta reabsorber algunos nutrientes de las hojas senescentes (principalmente N, P y K) y translocarlos hacia los frutos (Medina, 1985; Van Schaik, 1993; Chapin, 1990).

Killingbeck, 1996; Sobrado, 1994). La brotación de las hojas y la antesis ocurrieron simultáneamente, lo que sugiere que el mismo estímulo ambiental o fisiológico pudo ser responsable de activar ambos procesos (Borchert, 1992; Holbrook *et al.*, 1995). La hidratación y la diferenciación de las yemas y el desarrollo de las hojas y las flores durante la estación seca pudo ser sustentado por las reservas de agua contenidas en diferentes órganos de esta especie (Borchert, 1994a; Borchert, 1994b; Reich & Borchert, 1982; Njoku, 1963; Williams, 1997).

La ocurrencia de un fenómeno semejante a la latencia observado en frutos jóvenes y posteriormente a su establecimiento temprano, por un periodo de aproximadamente 10 meses, plantea una serie de interrogantes acerca de las causas de este comportamiento y de los factores responsables de la reactivación del desarrollo de estos órganos. El aprovechamiento de los nutrientes reabsorbidos a partir de las hojas senescentes (Medina, 1985; Chapin, 1990) y el aporte de la fotosíntesis de los frutos al llenado de ellos mismos (Bazzaz, 1979) podrían ser algunos de los factores fisiológicos involucrados en este comportamiento.

Janzen (1983) considera que los frutos del Guanacaste son órganos fotosintéticos porque muestran numerosos estomas y se desarrollan durante la época del año en la cual la radiación solar es más alta. Sin embargo, nuestras observaciones histológicas de los frutos en desarrollo indican que estos cuentan más bien con muy pocos cloroplastos, abundante contenido de almidón, y una capa gruesa de fibras que impide el paso de la luz, por lo que el aporte de la fotosíntesis de estos frutos a su propio desarrollo es probablemente muy pequeño. El desarrollo de los frutos del árbol de Guanacaste pudo ser sustentado por el aporte de los carbohidratos almacenados en órganos diferentes a las hojas y producto de la fotosíntesis ocurrida durante la fase vegetativa y los nutrientes reabsorbidos de las hojas senescentes.

Fenología del sistema de raíces finas

La fenología de las raíces finas de *Enterolobium cyclocarpum* en el bosque seco de Santa Rosa presentó un comportamiento estacional tan marcado como el comportamiento de la fenología de la copa (Holbrook *et al.*, 1995). Este comportamiento estuvo estrechamente relacionado con el patrón de la precipitación. La producción de

raíces finas se ocurrió posterior a la caída de las primeras lluvias y la mortalidad aumentó en con la entrada de la estación seca (Cuevas, 1995; Kavanagh & Kellman, 1992; McClaugherty, 1982). Aparentemente el principal estimulador de la producción de raíces finas fue el aumento en el contenido humedad del suelo (Kavanagh & Kellman, 1992; Arunachalam, 1996; Black, 1998), aunque también algunos procesos que se presentaron en la copa, como el inicio de la actividad fotosintética de las hojas desprovistas de tapones estomáticos, pudieron influenciar la fenología del sistema de raíces finas (Hendrick, 1996; Holbrook *et al*, 1995; Black, 1998)

Un aspecto sobresaliente de la fenología de las raíces finas fue que su producción no precedió a la brotación de las hojas. La brotación del follaje que precedió a la producción de raíces probablemente permitió el uso de reservas (agua, carbohidratos y nutrientes minerales) en la construcción de órganos fotosintéticos que elaboraron carbohidratos capaces de sustentar la producción de estas raíces finas (Williams, 1997; Kavanagh & Kellman, 1992; Bullock, 1990; Medina, 1985).

Considerando las condiciones del bosque tropical seco, el tener fenologías de copa y sistema radical contrastantes permitió al árbol aprovechar los momentos más óptimos del ambiente aéreo y edáfico para expresar su fenología. La estación seca fue un momento propicio para la ocurrencia de los eventos fenológicos de la copa mientras que fue limitante para las raíces, las cuales se vieron favorecidas en la estación lluviosa con mayor contenido de agua en el suelo.

Los primeros 7.5 centímetros del suelo fueron los que presentaron los valores más altos de la densidad de raíces finas en el perfil, mayores contenidos de materia orgánica y minerales. Similares resultados se han obtenido en otros estudios en donde la mayor densidad de raíces finas se encontró en los primeros 10 cm y conforme aumentó la profundidad del suelo, disminuyó la densidad de raíces finas (Berish, C & Ewel, 1988; Haggar & Ewel, 1995; Haggar & Ewel 1997; Cavalier & Estevez, 1996).

Las características de esta capa superficial sugieren una actividad intensa de mineralización, producción de materia orgánica y actividad microbológica, principalmente durante la estación lluviosa (Haggar & Ewel, 1994; Cuevas, 1995;

McClaugherty, 1982; Hendrick, 1996). Estas particularidades le confieren a este estrato superficial un papel relevante dentro del ciclo de nutrientes en el ecosistema (Wright, 1990; Holbrook, 1995). Por lo tanto, en un bosque decíduo como el de Santa Rosa, en el que año tras año se incorpora una cantidad considerable de materia orgánica, es de esperar que un alto porcentaje de sus raíces finas se encuentre en esta capa y que los sistemas radicales tiendan a ser superficiales.

Relaciones hídricas

El potencial hídrico de las hojas de *Enterolobium cyclocarpum* presentó un comportamiento estacional similar al observado en otras especies del bosque seco (Sobrado, 1986; Meinzer, 1983; Williams, 1997; Medina, 1985). Las hojas senescentes a mediados de la estación seca presentaron los valores más bajos de esta variable (entre -1.5 y -2.2 MPa), comparables con los valores de ψ_H observados en otros estudios (Borchert, 1994a; Whitehead, 1981; Williams, 1997; Sobrado, 1986; Holbrook *et al.*, 1995). Este comportamiento se pudo atribuir a condiciones de estrés hídrico y deshidratación (Borchert, 1982; Nilsen, 1981; Lieberman, 1984; Daubenmire, 1972; Medina, 1985; Reich & Borchert, 1988) o a la pérdida de control estomático de las hojas senescentes (Reich & Borchert, 1988) o a la interacción de ambos.

Las hojas maduras alcanzaron los valores más altos de esta variable los alcanzaron durante la estación lluviosa. Esto indica que durante este periodo el árbol tiene altas posibilidades de rehidratarse porque hay mayor disponibilidad de agua en el ambiente, independientemente de las condiciones de VPD existentes en la atmósfera (Meinzer, 1983; Williams, 1997; Sobrado, 1986; Wright, 1990).

Las hojas brotadas a finales de la estación seca, a pesar de estar bajo condiciones de sequía, presentaron valores de potencial hídrico mayores que los de las hojas senescentes y un poco menores que los de las hojas maduras en la estación lluviosa, lo que sugiere la operación de algún mecanismo de control de sus relaciones hídricas. Este control podría estar constituido por la presencia de barreras físicas para evitar la pérdida de agua (Medina, 1985; Murali, 1993; Taylor, 1998), altos valores de resistencia

estomática (Reich & Borchert, 1988) y diferencias anatómicas en comparación con las hojas adultas.

Los valores de la tarde fueron variables y estuvieron en función del control estomático de la hoja según su edad y de la radiación incidente durante el día. Valores bajos del potencial hídrico de las hojas se presentaron en días con **altas radiaciones y viceversa**.

La edad de la hoja jugó un papel determinante en el comportamiento de la conductividad estomática de las hojas de Guanacaste así como también hay evidencia que lo hace para otras especies del trópico (Reich & Borchert, 1988; Fredericksen, 1996; Meinzer, 1983; Williams, 1997; Borchert, 1980).

Las hojas jóvenes, de finales de la estación seca presentaron **los valores más bajos** de g_s en los dos años de observación. Esta particularidad **sugiere un control estomático efectivo** (Reich & Borchert, 1988). Estas hojas, a pesar de tener sus estomas desarrollados, los **mantuvieron en su mayoría cerrados**, lo que **permitió mantener la conductividad estomática baja y prácticamente invariable a lo largo del día**. Además, una gran cantidad de los estomas de estas hojas nuevas **estuvieron recubiertos por una capa de ceras**, la cual pudo constituir una barrera física que **evitó la pérdida de agua por transpiración durante este periodo de sequía**. Estos tapones de ceras aparentemente **desaparecieron con las primeras lluvias**. Adicionalmente las hojas de Guanacaste pliegan sus folíolos durante los **momentos de alta radiación** reduciendo de esta manera el área de exposición a la atmósfera y **por consiguiente, la transpiración**.

Aunque la presencia de una cubierta cerosa sobre **la epidermis** y los poros estomáticos de las hojas jóvenes sugiere que la reducida g_s de estas hojas es una consecuencia de barreras físicas a la pérdida transpiracional **del agua**, se requieren experimentos específicamente diseñados para demostrar **una relación causal** entre la presencia de estos tapones estomáticos y la reducida g_s . Estos experimentos podrían incluir la remoción de las ceras cuticulares mediante el uso de **solventes orgánicos** (Meinzer *et al.*, 1988) o de materiales adhesivos capaces de desprender estos tapones (Taylor, 1998).

Estas particularidades que permiten mantener la conductividad estomática baja y constante durante un curso diurno a finales de la estación seca podrían explicar el comportamiento del potencial hídrico de las hojas jóvenes de Guanacaste, e indican la existencia de una relación de retroalimentación entre el potencial hídrico y la conductividad estomática. Sin embargo, aún quedan interrogantes sobre los mecanismos de protección contra la fotohibición que puedan estar actuando durante la brotación temprana.

Con la caída de las primeras lluvias aumentó la g_s , indicando que pudo haber un lavado de una barrera estructural que limitaba esta variable. Las hojas maduras presentaron los valores más altos de la conductividad estomática durante el resto de la estación lluviosa. En el transcurso de este periodo la variación de los cursos diurnos estuvo relacionada con la radiación incidente. Presentó valores similares a los descritos para otras especies (Whitehead, 1981; Oberbauer, 1985; Oberbauer, 1986; Fredericksen, 1996). La única excepción de cambios en el comportamiento del curso diurno de g_s respecto a cambios en la radiación fue la que presentaron las hojas nuevas.

Las hojas senescentes presentaron valores intermedios de conductividad estomática. Esto indica que las hojas viejas ejercieron cierto control sobre la apertura y cierre de los estomas. Este comportamiento es diferente al descrito para otras especies en donde las hojas viejas han perdido el control sobre la funcionalidad de sus estomas (Reich & Borchert, 1988).

El comportamiento del flujo total diario de savia en el árbol de Guanacaste presentó una amplia variación a lo largo del año (de 20 a 400 L día⁻¹). Estos valores son semejantes a los observados en otros estudios. Esta variación pudo ser el resultado de cambios en las reservas de agua en el suelo, la edad de las hojas, la funcionalidad de los estomas, el tamaño del árbol, su arquitectura hidráulica y las condiciones ambientales imperantes (Andrade, 1998; Granier, 1987; Granier, 1996; Wullschleider, 1998).

Valores altos de esta variable durante la estación lluviosa pudieron ser el reflejo de una abundante disponibilidad de agua en el suelo, así como de una alta capacidad de

transpiración de las hojas maduras, lo que concuerda con los altos valores de la conductividad estomática observados durante este periodo. Al entrar la estación seca, disminuyen las reservas de agua en el suelo y los valores del flujo de savia. Estos dos factores, junto con la pérdida de la funcionalidad de los estomas en las hojas senescentes y bajos potenciales hídricos (am-pm) de las hojas pudieron ser los causantes de la caída del follaje durante esta época.

Los valores más bajos del volumen del flujo de savia se presentaron a mediados de la estación seca ($\sim 20 \text{ L día}^{-1}$), lo que indica que los árboles continuaron transpirando a pesar de la carencia de follaje. Durante la brotación temprana se registró un leve aumento en los valores de esta variable ($\sim 67 \text{ L día}^{-1}$), lo cual indica que el árbol, a pesar de todos sus mecanismos de control para reducir la transpiración, pierde pequeñas cantidades de agua a través de las lenticelas y la cutícula de las ramitas jóvenes y las yemas, la cual posiblemente proviene de sus reservas internas (Borchert, 1994a; Borchert, 1994b; Bullock, 1990). El comportamiento del flujo de savia en este momento fue concordante con el comportamiento de la conductividad estomática y el potencial hídrico de las hojas jóvenes.

Una característica sobresaliente es que el flujo de savia continuó aún durante las horas de la noche, posiblemente debido a la recuperación de las reservas de agua agotadas como consecuencia de la transpiración ocurrida durante las primeras horas de la mañana. Esta rehidratación fue concordante con el aumento del potencial hídrico de las hojas al amanecer.

La similitud entre el patrón del comportamiento de la velocidad del flujo a través de raíces, tallos y ramas y el patrón diario de la radiación sugiere un alto grado de acople entre estos órganos. Cambios simultáneos en la velocidad del flujo en los 3 órganos evaluados en respuesta a cambios bruscos en la radiación solar fueron característicos. Esto indica una alta sensibilidad de los estoma y una rápida capacidad de respuesta de la planta (Fredericksen, 1996; Oberbauer, 1985; Farquhar & Sharkey, 1982; Meinzer, 1993). El acople entre la parte basal y apical de los árboles de esta especie indica que el agua es transportada en un sistema continuo, y que no hay segmentación entre los

órganos. Esto contrasta con lo observado en otras especies en las que si se observaron diferencias sustanciales entre el flujo de savia en la base y la copa de los árboles, principalmente al inicio y al final del día (Andrade, 1998; Goldstein, 1998).

La disminución del potencial hídrico en los tallos y raíces gruesas durante el primer período de brotación sugiere un reajuste en las relaciones hídricas de los árboles para sustentar la brotación, expansión y transpiración del follaje a finales de la estación seca. Este evento pudo ser sustentado por reservas internas almacenadas en el tallo y las raíces (Holbrook, 1995; Borchert, 1994a; Borchert, 1994b; Von Fircks & Sennerby, 1998), y además pudo estar acompañado por una reducción en el diámetro del árbol, como se ha descrito para esta y otras especies (Daubenmire, 1972; Bullock, 1990; Oliveira, 1996). Durante el segundo período de brotación el ψ_p no disminuyó de la misma manera que el año anterior, por lo que la diferencia en el comportamiento de esta variable en los dos periodos plantea interrogantes sobre la ocurrencia de otros mecanismos que puede utilizar el árbol para sustentar la brotación del follaje.

El contenido de agua en las raíces, el tallo y las ramas de *Enterolobium cyclocarpum* no varió significativamente y se mantuvo relativamente constante a lo largo de todo el periodo de observación. Los tejidos parenquimáticos asociados al sistema de conducción del agua pudieron constituir la principal fuente de almacenamiento (Holbrook, 1995; Waring, 1978; Braun, 1984). Al momento de la brotación los valores de esta variable se mantuvieron en sus puntos más altos. Esto evidenció la capacidad que tiene esta especie de tallo suculento para rehidratar el tallo y habilitar la brotación de las hojas y la antesis durante la estación seca. Una vez que el árbol alcanzó la madurez de su follaje, pudo aprovechar una situación como el veranillo de San Juan para tener altas tasas de fotosíntesis y por consiguiente de transpiración, lo que ocasionó un considerable descenso del contenido de humedad de estos órganos. Sin embargo esta situación no provocó mayor problema en su estatus hídrico. Una vez pasado este periodo, el árbol volvió a recargarse, alcanzando niveles similares de contenido de humedad a los presentados previos al veranillo.

Conclusiones

Enterolobium cyclocarpum presentó su ciclo fenológico de la copa (Caída y Brotación de hojas, Floración y Desarrollo de frutos) durante la estación seca. Esta característica podría conferir ventajas algunas adaptativas, particularmente con respecto a los eventos reproductivos de esta especie bajo las condiciones prevalecientes en el bosque tropical seco.

La característica más sobresaliente de la fenología de la copa de esta especie fue su capacidad de brotar su follaje a finales de la estación seca. Este fenómeno pudo ser estimulado por varios factores exógenos y endógenos, aunque la temperatura del aire fue la variable ambiental que mostró mayor correlación con la activación de este proceso.

La fenología del sistema de raíces finas de *Enterolobium* presentó un comportamiento estacional tan marcado como el de la fenología de la copa, y estuvo estrechamente relacionado con el patrón de la precipitación. La producción de raíces finas ocurrió posteriormente a la caída de las primeras lluvias, y su mortalidad se incrementó durante la estación seca. El principal estimulador de la producción de raíces finas pudo ser el aumento en el contenido humedad del suelo.

La fenología de la copa y del sistema de raíces finas en *Enterolobium cyclocarpum* presentaron un patrón estacional contrastante. Este comportamiento aparentemente le permitió a los árboles de esta especie aprovechar las mejores condiciones del ambiente aéreo y edáfico, respectivamente, para expresar su actividad fenológica.

Las hojas jóvenes de *Enterolobium cyclocarpum* presentaron barreras físicas constituidas por capas cerosas que les permitieron mantener relaciones hídricas favorables durante su expansión inicial a finales de la estación seca. Esto sugiere la operación de mecanismos morfológicos y fisiológicos que permiten ejercer control estomático eficiente para reducir la pérdida de agua.

El almacenamiento de agua en diversos órganos (raíces, troncos, ramas) pudo ser la fuente primaria que sustentó la brotación del follaje a finales de la estación seca, aunque no se descarta la utilización de otros mecanismos para llevar a cabo este proceso.

Bibliografía

- Aide, M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336: 574-575.
- Aide, M. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24(4):532-537.
- Andrade, J; Meinzer, F; Goldstein, G; Holbrook, M; Cavelier, J; Jackson, P; Silvera, K. 1998. Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of lowland tropical forest. *Oecologia*. 115:463-471.
- Arunachalam, A; Pandey, H; Tripathi, R; Maithani, K. 1996. Biomass and production of fine and coarse roots during regrowth of a disturbed subtropical humid forest in north-east India. *Vegetatio*. 123:73-80.
- Axelrod, D. 1966. Origin of deciduous and evergreen habits in temperate forests. *Evolution* 20(1):1-15.
- Bazzaz, F; Carlson, R; Harper, J. 1979. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature* 279: 554-555.
- Berish, C & Ewel, J 1988. Root development in simple and complex tropical successional ecosystems. *Plant and Soil*. 106: 73-84.
- Bertsch, F. 1998. La fertilidad de los suelos y su manejo. 2ª Ed. ACCS. San José, Costa Rica.
- Black, K; Harbron, C; Franklin, M; Atkinson, D; Hooker, J. 1998. Differences in root longevity of some tree species. *Tree Physiology*. 18:259-264.
- Bohm, W. 1979. Methods of studying root systems. Springer-Verlag. Berlin.
- Borchert, R 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana*. *Ecology* 61(5):1065-1074.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15(20):81-89.
- Borchert, R. 1994a. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* 8: 115-125.
- Borchert, R. 1994b. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75(5): 1437-1449.

- Braun, H. 1984. The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. *IAWA Bulletin* n.s. 5(4):275-292.
- Brenes, G. 1994. Características silviculturales de algunas especies nativas del bosque tropical seco. A.C.G.
- Bullock, S; Solís-Magallanes, A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotrópica* 22(1):22-35.
- Cavalier, J; Estevez, J. 1996. Fine-root biomass in three successional stage of an andean cloud forest in Colombia. *Biotropica*. 24(4b):728-736.
- Clemersson, A. 1994. Triphenyltetrazolium chloride as an indicator of fine-root vitality and environmental stress in coniferous forest stands: Applications and limitations. *Plant and Soil* 159:297-300.
- Cuevas, E. 1995. Biology of belowground system of tropical dry forest. In *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press. pp 362-383.
- Chapin, S; Bloom, A; Field, C; Waring. R. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *Bio Science* 37(1): 49-59
- Chapin, S; Schulze, E; Mooney. H. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21:423-447.
- Da Siva, F; Wallach. R; Polak, A; Chen. Y. 1998. Measuring water content of soil substitutes with time-domain reflectometry (TDR). *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 123(4):734-737
- Dasberg, S , Dalton, F. 1985. Time domain reflectometry field measurements of soil water content and electrical conductivity. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49:293-297.
- Dasberg, S; Dalton, F. 1985. Time domain reflectometry field measurements of soil water content and electrical conductivity. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49:293-297.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forests in northwestern Costa Rica. *J. Ecol.* 60:147-170.
- Dirzo, R; Domínguez, C. 1994. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. In *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge press. pp 304-325.
- Farquhar, G; Sharkey, T. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 33:317-345.
- Federicksen, T; Steiner, K; Skelly, J; Joyce, B; Kolb, T; Kouterick, K; Ferdinand, J. 1996. Diel and seasonal patterns of leaf gas exchange and xylem water

- potentials of different-sized *Prunus serotina* Ehrh. trees. *Forest Science* 42(3): 359-365.
- Field, T; Zwieniecki, M; Donoghue, M; Holbrook, M. Stomatal plugs of *Drimys winteri* (Winteraceae) protect leaves from mist but not drought. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 95: 14256-14259.
- Fournier, L. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24(4):422-423.
- Fournier, L. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. *Turrialba* 26(1):54-59.
- Fournier, L; Charpentier, C. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Turrialba* 25:45-48.
- Fournier, L; Fournier, M. 1986. Fenología y ecofisiología de *Gliricidia sepium* "Madero Negro" en Ciudad Colón, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 34(2):283-288.
- Frankie, G; Beker, H; Opler, P. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919.
- Goldstein, G; Andrade, J; Meinzer, F; Holbrook, M; Cavalier, J; Jackson, P; Celis, A. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment*. 21:397-406.
- Gómez, P; Fournier, L. 1996. Fenología y ecofisiología de dos poblaciones de *Tabebuia rosea* ("Roble de Sabana") en Costa Rica (Bignoniaceae). *Rev. Biol. Trop.* 44(1):61-70.
- Granier, A. 1985. Une nouvelle methode pour la mesure du flux de seve brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.* 42:193-200.
- Granier, A. 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*. 3:309-320.
- Granier, A; Huc, R; Barigah, S. 1996. Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. *Agricultural and Forests Meteorology*. 78: 19-29.
- Grantz, D; Perry, M; Meinzer, F. 1990. Using time-domain reflectometry to measure soil water in Hawaiian sugarcane. *Agron. J.* 82:144-146.

- Haggar, J; Ewel, J. 1994. Experiments on the ecological basis of sustainability: early findings on nitrogen, phosphorus, and root systems. *Interciencia*. 19(6):347-351.
- Haggar, J; Ewel, J. 1995. Establishment, resource acquisition, and early productivity as determined by biomass allocation patterns of three tropical tree species. *Forest Science* 41(4):689-708.
- Haggar, J; Ewel, J. 1997. Primary productivity and resource partitioning in model tropical ecosystems. *Ecology*. 78(4): 1211-1221
- Hendrick, R; Pregitzer, K. 1996. Temporal and depth-related patterns of fine root dynamics in northern hardwoods forests. *Journal of Ecology*. 84:167-176.
- Holbrook, M. 1995. Stem Water Storage. In *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*. Academic Press. pp 151-173.
- Holbrook, M; Whitbeck, J; Mooney, H. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. In *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press. pp 243-276.
- Holdridge, L; Poveda, L; Jiménez, Q. 1997. *Arboles de Costa Rica*. Centro Científico Tropical. San José, Costa Rica.
- Hsiao, T. 1973. Plant responses to water stress. *Ann Rev. Plant. Physiol*. 24: 519-570.
- Huxley, P; Van Eck, W. 1974 Seasonal changes in growth and development of some woody perennials near Kampala, Uganda. *Journal of Ecology* 62:579-592.
- Janzen, D. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-637.
- Janzen, D. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day and insularity. *Ecology* 54(3): 687-702.
- Janzen, D. 1981. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costarican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62(3): 593-601.
- Janzen, D. 1981. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62(3): 593-601.
- Janzen, D. 1981. Guanacaste tree seed-sallowing by Costa Rican range horses. *Ecology* 62(3):587-592.
- Janzen, D. 1983. Physiological ecology of fruits and their seeds. *Encyclopedia of plant physiology*. New series. Volume 12 C. pp 626-653.

- Johnson, I; Thorley, H. 1985. Temperature dependence of plant and crop processes. *Annals of Botany*. 55: 1-24.
- Jordan, W; Brown, D; Thomas, J. 1975. Leaf age as a Determinant in stomatal control of water loss from cotton during water stress. *Plant Physiol*. 56: 595-599.
- Joslin, J; Henderson, G. 1984. The determination of percentages of living tissue in woody fine root samples using Triphenyltetrazolium Chloride. *Forest Sci*. 30(4):965-970.
- Kanemasu, E; Thurtell, G; Tanner, C. 1969. Design, calibration and field use of a stomatal diffusion porometer. *Plant Physiol*. 44: 881-885.
- Kavanagh, T & Kellman, M. 1992. Seasonal pattern of fine root proliferation in a tropical dry forest. *Biotropica*. 24(2): 157-165.
- Killingbeck, K. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77(6): 1716-1727.
- Klotz, J; DeWolfe, A. 1965. Tetrazolium an indicator of extent of infection in *Phytophthora* root rot of citrus. *Plant Disease Reporter*. 49(59):423-424.
- Knipling, E. 1967. Measurement of leaf water potential by the dye method. *Ecology* 48(6):1038-1041.
- Kramer, P; Knipling, E; Miller, L. 1966. Terminology of cell-water relations. *Science*. 153: 889-890.
- Kuijper, P. 1993. Diverse influences of small temperature increases on crop performance. In *International Crop Science I*. Chapter 39. Madison, USA.
- Lassheikki, M. Puttonen, P, Rasanen, P. 1991. Planting performance of *Pinus sylvestris* seedlings as evaluated by root growth capacity and Triphenyl tetrazolium chloride reduction methods. *Stand. J. For. Res.* 6:91-104.
- LICOR Inc. 1989. LI-1600 Steady State Porometer Instruction Manual. Nebraska, USA.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70:791-806.
- Lieberman, D; Lieberman, M. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* 16(3):1993-201.
- McClaugherty, C; Aber, J; Melillo, J. 1982. The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems. *Ecology*. 63(5): 1481-1490.

- Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. In *Seasonally Tropical Dry Forest*. Cambridge University Press. pp 221-242.
- Medina, E; Olivares, E; Marin, D. 1985. Eco-physiological adaptations in the use of water and nutrients by woody plants of arid and semi-arid tropical regions. *Medio ambiente*. 7(2): 91-102.
- Medina, E; Olivares, E; Marin, D. 1985. Eco-physiological adaptations in the use of water and nutrients by woody plants of arid and semiarid tropical regions. *Medio Ambiente*. 7(2): 91-102.
- Meinzer, F. 1993. Stomatal control of transpiration. *Ecology and Evolution*. 8(8):289-294.
- Meinzer, F; Seymour, V; Goldstein, G. 1983. Water balance in developing leaves of four tropical savanna woody species. *Oecologia* 60:237-243.
- Meinzer, F; Sharifi, M; Nilsen, E; Rundel, P. 1988. Effects of manipulation of water and nitrogen regime on the water relations of the desert shrub *Larrea tridentate*. *Oecologia*. 77: 480-486.
- Miembro, A. 1983. Caracterización morfológica y anatómica de semillas forestales. Universidad Autónoma Chapingo. México. Dep. Bosques.
- Molina, M. 1996. Descripción y viverización de 14 especies forestales nativas del bosque seco tropical. Grecia. Costa Rica. pp 55-59.
- Mora, B. 1988. Estudio de la fenología de *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq) Griseb en la vertiente del pacífico de Costa Rica. Tesis de maestría. U.C.R. 62 p.
- Mora, B. 1990. Estudio de la fenología de *Enterolobium cyclocarpum* en la vertiente de Pacífico Central de Costa Rica. *Tecnología en Marcha*. 10(4):28-36.
- Moser, E; Saxton, A; Pezeshki, S. 1990. Repeated measures analysis of variance application to the research. *Can. J. For. Res.* 20: 524-535.
- Murali, K; Sukumar, R. 1993. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia* 94: 114-119.
- Murphy, P & Lugo, A. 1995. Dry forests of Central America and Caribbean. In *Seasonally in Tropical Dry Forest*. Cambridge University Press. pp 9-34.
- Nielsen, E; Muller, W 1981 Phenology of the drought-deciduous shrub *Lotus scoparius*: climatic controls and adaptative significance. *Ecological Monographs* 51(3): 323-341.

- Njoku, E. 1963. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees en Nigeria. I. Observations on mature trees. *J. Ecol.* 51:617-624.
- Njoku, E. 1964. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees en Nigeria. II. Observations on seedlings. *J. Ecol.* 52:19-26.
- Oberbauer, S. 1985. Plant water relations of selected species en wet and dry tropical lowland forest in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33(2): 137-142.
- Oberbauer, S; Strain, B. 1986. Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology and morphology of *Pentaclethra macrocarpa* (Mimosaceae). *Amer. J. Bot.* 73(3): 409-416.
- Oliveira, P; Silva, J. 1996. Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:67-79.
- Opler, P; Frankie, G; Baker, H. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species en tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-188
- Potvin, C; Lechowicz, R; Tardif, S. 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* 71(4): 1389-1400.
- Rawitscher, F. 1948. The water economy of the vegetation of the "Campos Cerrados" en southern Brazil. *J. Ecol.* 36(2):16-
- Reddy, K; Hodges, F; McKinion, J. 1993. Temperature Effects on Pima Cotton Leaf Growth. *Agron J.* 85:681-686.
- Reich, P; Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree *Tabebuia neochrisantha* (Bignoniaceae). *Ecology*, 63(2):294-299.
- Reich, P; Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61-74.
- Reich, P; Borchert, R. 1988. Changes with leaf age in stomatal function and water status of several tropical tree species. *Biotropica* 20(1):60-69.
- Roberts, S; Strain, B; Knoerr, R. 1980. Seasonal patterns of leaf water relations in four co-occurring forest tree species: parameters from pressure-volume curves. *Oecologia*. 46: 330-337.
- Rockwood, L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costarican tree species. *Ecology* 54(6): 1363-1369.

- Rojas, V 1996. Guía práctica para laboratorio de anatomía e identificación de maderas por medio de una descripción macroscópica específica. I.T.C.R. Departamento de ingeniería forestal. Serie de Apoyo académico No. 21. pp 24.
- Russelle, M; Wolhelm, W; Olson, R; Power, J. 1984. Growth analysis based on degree days. *Crop Science*. 24: 28-32
- Sobrado, M. 1986. Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia*. 68:413-416.
- Sobrado, M. 1994. Leaf age effects on photosynthetic rate, transpiration rate and nitrogen content in a tropical dry forest. *Physiologia Plantarum*. 90: 210-215.
- Stewart, D; Dwyer, L; Carrigan, L. 1998. Phenological Temperature Response of Maize. *Agron. J.* 90: 73-79.
- Taiz, L; Zeiger, E. 1998. *Plant Physiology*. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc., Publishers. MA. USA. 729 p.
- Topp, G; Davis, J. 1985. Measurement of soil water content using time-domain reflectometry (TDR): a field evaluation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49:19-24.
- Topp, G; Davis, J. 1985. Measurement of soil water content using time-domain reflectometry (TDR): a field evaluation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49:19-24.
- Topp, G; Davis, J; Annan, P. 1980. Electromagnetic determination of soil water content: measurements in coaxial transmission lines. *Water Resources Research*. 16(3):574-582.
- Tosi, J. 1969. República de Costa Rica. Mapa ecológico según clasificación de zonas del mundo de L.R. Holdridge. C.C.T. San José, Costa Rica. Esc. 1:750 000.
- Van Schaik, C; Terborgh, J; Wright, J. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24:353-377.
- Von Fircks, Y & Sennerby, L. 1998. Seasonal fluctuations of starch in root and stem tissues of coppiced *Salix viminalis* plants grown under two nitrogen regimes. *Tree Physiology*. 18: 243-249.
- Waring, R & Running, W. 1978. Sapwood water storage: its contribution to transpiration and effect upon water conductance through the stems of old-growth Douglas-fir. *Plant, Cell and Environment*. 1: 131-140.

- Whitehead, D; Okali, U; Fasehun, F. 1981. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *Journal of Applied Ecology*. 18:571-587.
- Williams, R; Myers, B; Muller, W; Duff, G; Eamus, D. 1997. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. *Ecology* 78(8): 2542-2558.
- Wright, J; Cornejo, F. 1990. Seasonal Drought and leaf fall en a tropical forest. *Ecology* 71(3):1165-1175.
- Wulschleger, S; Hanson, P; Todd, D. 1996. Measuring stem water content in four deciduous hardwoods with a time-domain reflectometer. *Tree Physiology* 16: 809-815.