



UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGÍA

Almacenamiento de recursos y relaciones hídricas  
de *Cochlospermum vitifolium* (Willdenow) Sprengel,  
(Cochlospermaceae).

Tesis sometida a la consideración de la Comisión  
de Trabajos Finales de Graduación para  
optar al grado de Licenciatura en Biología,  
con énfasis en Botánica.

LOTTIE FALLAS CEDENO

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica.  
2001.

DEDICATORIA

Con infinito amor al espíritu de perseverancia y fe de los  
en su vida: mamá, Pa, Ma Aba y especialmente Carmen.

Por apoyo me lo pediste Daniel, abuel de mi abuelo.

A Mami que siempre está en mi corazón.

***“El Señor es mi Pastor,  
nada me faltará”***

Salmo 23: 1-2.

**DEDICATORIA**

*Con infinito amor al ejemplo de perseverancia y fe en Dios de cuatro gigantes en mi vida: mami, Lu, tía Ale y agüelita Carmen.*

*Por supuesto a Rodolfo Daniel, abad de mi sonrisa.*

*A Mauri que siempre está en mi corazón.*

  
Dr. Diana Roche

  
Lic. Iván M. Cardo

  
Lic. Walter Neri

  
MSc. Hernán Cortés

  
Lofte Falcón Cedeno

" Esta tesis fue aceptada por la Comisión de Trabajos Finales de Graduación de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Licenciada en Biología con énfasis en Botánica ".



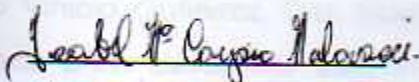
Dr. Marco V. Gutiérrez S.

Director de Tesis



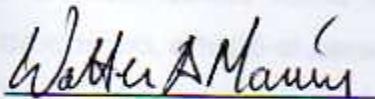
Dr. Oscar Rocha Núñez

Lector



Lic. Isabel M. Carpio M.

Lectora



Dr. Walter Marín

Lector



MSc. Hernán Camacho

Director de la Escuela de Biología



Lottie Fallas Cedeño

Sustentante

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco de corazón a todas aquellas personas que siempre me brindaron las palabras acertadas, la palmadita en la espalda, su confianza y su cariño, en especial a mi mamá, mi hermana, mi sobrino y Mauri, por todo; a tía Ale, agüelita Carmen (e.p.d.) y agüelito "Beto" (e.p.d), por su ejemplo; a las familias: Cedeño, Fallas Acosta y Villalobos Vega, por su cariño y apoyo de siempre.

A mi amigo del alma, Randol, por tanto, mucho antes de la primer raíz.

A amigos y compañeros que siempre estuvieron ahí, acompañándome y muchas veces facilitándome las cosas, especialmente a mis "Pepe grillo" Cristina Chinchilla, Adriana Pacheco, Julio Vega Guzmán y Don Dagoberto Soto.

A la confianza depositada en mi persona y el apoyo brindado por parte del Dr. Marco Vinicio Gutiérrez, Dra. Noel M. Holbrook, Dr. Oscar Rocha Núñez y Dra. Julie Whitbeck para desarrollar esta investigación, gracias al valioso financiamiento de la Fundación Mellon.

En el ACG, Sector Santa Rosa, por las facilidades brindadas para desarrollar el trabajo de campo, a todo el personal de investigación, gracias por tan lindos momentos.

Al personal del Laboratorio de Biotecnología, Sección de Histología, del CATIE, especialmente a MSc. Nelly Vásquez Morera, por su amistad, aporte logístico y asesoramiento en todo el procedimiento de las muestras anatómicas de raíces y a Srita. Karol Salazar Gamboa, por su indispensable apoyo.

Al personal del Laboratorio de Productos Forestales, del INII, Universidad de Costa Rica, especialmente a mi querida amiga Lic. Isabel María Carpio Malavassi por su aporte logístico en la anatomía de todas las especies contempladas en esta investigación y al Biól. Luis Cruz Meléndez, por su valioso aporte en la toma de fotografías; a todos gracias de corazón por su apoyo invaluable a nivel personal y profesional.

A todas las personas que de una u otra forma contribuyeron para llevar a puerto seguro este trabajo.

## ÍNDICE GENERAL

	Página
Portada.....	i
Oración.....	ii
Dedicatoria.....	iii
Hoja de aprobación.....	vi
Agradecimientos.....	v
Índice General.....	vi
Índice de Cuadros.....	viii
Índice de Figuras.....	ix
Índice de Anexos.....	xii
Resumen.....	xiii
Introducción .....	1
Objetivos.....	5
Objetivo general.....	5
Objetivos específicos.....	5
Materiales y método.....	7
Sitio experimental.....	7
Ambiente aéreo.....	8
Características físicas y químicas del suelo.....	8
Perfil del suelo.....	8
Contenido de agua del suelo a lo largo del año.....	9
Propiedades de retención de humedad.....	9
Material vegetal.....	9
<i>Cochlospermum vitifolium</i> .....	9
Otras especies de tallo suculento.....	10
Mediciones morfológicas.....	11
Morfología general.....	11
Relaciones alométricas.....	11

---

Anatomía y morfometría.....	12
Mediciones morfológicas.....	13
Fenología.....	13
Cuadro 1. D. Potencial hídrico de las hojas.....	14
C. Conductividad estomática.....	14
Cuadro 2. C. Contenido de agua de la raíz.....	16
Análisis estadístico.....	17
Resultados.....	18
Condiciones microclimáticas.....	18
Cuadro Fenología.....	19
Relaciones alométricas.....	20
Relaciones hídricas.....	20
Potencial hídrico.....	20
Conductividad estomática.....	21
Relaciones hídricas en árboles de diferentes tamaños.....	21
Contenido de agua en las raíces.....	22
Observaciones anatómicas.....	23
Anatomía de la raíz de <i>C. vitifolium</i> .....	23
Anatomía comparada.....	23
Figuras.....	25
Discusión y conclusiones.....	59
Literatura citada.....	64
Anexos.....	69

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Diversidad vegetal en Pitahaya, sector Santa Rosa, Área de Conservación Guanacaste.....	7
Cuadro 2. Características más importantes del pedón "La Pitahaya". Sector Santa Rosa. Área de Conservación Guanacaste.....	26
Cuadro 3. Proporción de elementos celulares de la raíz y el tronco de <i>C. vitifolium</i> y el tronco de <i>B. quinatum</i> , <i>B. simaruba</i> y <i>S. purpurea</i> .....	54
Cuadro 4. Comparación anatómica de la raíz y el tronco de <i>C. vitifolium</i> , con el tronco de <i>B. simaruba</i> , <i>B. quinatum</i> y <i>S. purpurea</i> .....	55
Figura 1. Diagrama anatómico de la raíz de <i>C. vitifolium</i> , tomada en Santa Rosa, Guanacaste.....	
Figura 2. Diagrama anatómico de la raíz de <i>C. vitifolium</i> , tomada en Santa Rosa, Guanacaste.....	
Figura 3. Diagrama anatómico de la raíz de <i>C. vitifolium</i> , tomada en Santa Rosa, Guanacaste.....	
Figura 4. Diagrama anatómico de la raíz de <i>C. vitifolium</i> , tomada en Santa Rosa, Guanacaste.....	
Figura 5. Diagrama anatómico de la raíz de <i>C. vitifolium</i> , tomada en Santa Rosa, Guanacaste.....	
Figura 6. Diagrama anatómico de la raíz de <i>C. vitifolium</i> , tomada en Santa Rosa, Guanacaste.....	
Figura 7. Diagrama anatómico de la raíz de <i>C. vitifolium</i> , tomada en Santa Rosa, Guanacaste.....	
Figura 8. Diagrama anatómico de la raíz de <i>C. vitifolium</i> , tomada en Santa Rosa, Guanacaste.....	
Figura 9. Diagrama anatómico de la raíz de <i>C. vitifolium</i> , tomada en Santa Rosa, Guanacaste.....	
Figura 10. Diagrama anatómico de la raíz de <i>C. vitifolium</i> , tomada en Santa Rosa, Guanacaste.....	

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Características ambientales predominantes en el sector Santa Rosa, Área de Conservación Guanacaste, durante el período de estudio...	25
Figura 2. Contenido de agua del suelo a dos profundidades durante el período de estudio.....	27
Figura 3. Fenología de <i>C. vitifolium</i> , durante 1999- 2000 en el bosque seco, Santa Rosa Guanacaste.....	28
Figura 4. Relaciones alométricas entre el volumen de la raíz y la longitud del tallo, para 45 árboles de <i>C.vitifolium</i> , colectados en el bosque seco, Santa Rosa, Guanacaste.....	29
Figura 5. Relaciones alométricas entre el volumen de la raíz y la longitud de ésta, para 45 árboles de <i>C. vitifolium</i> , colectados en el bosque seco, Santa Rosa, Guanacaste.....	30
Figura 6. Potencial hídrico de hojas de árboles de <i>C. vitifolium</i> , medidos a lo largo de un año en diferentes épocas, en el bosque seco, Santa Rosa, Guanacaste.....	31
Figura 7. Conductividad estomática en árboles de <i>C. vitifolium</i> , medidas a lo largo de un año en diferentes épocas, en el bosque seco, Santa Rosa, Guanacaste.....	32
Figura 8. Potencial hídrico de árboles de <i>C. vitifolium</i> de diferentes tamaños, medidos en diferentes épocas a lo largo de un año en el bosque seco, Santa Rosa, Guanacaste.....	33
Figura 9. Conductividad estomática en árboles de <i>C.vitifolium</i> de diferentes tamaños, medidos en diferentes épocas a lo largo de un año en el bosque seco, Santa Rosa, Guanacaste.....	34
Figura 10. Contenido de agua de la raíz de <i>C. vitifolium</i> , medido	

utilizando dos técnicas diferentes: a. gravimetría y b. la técnica del TDR, en el bosque seco, Santa Rosa, Guanacaste.....	35
Figura 11. Micrografía de la anatomía de la raíz de <i>C. vitifolium</i> .....	36
Figura 11A. Peridermis, corte transversal (10X).....	36
Figura 11B. Peridermis, corte longitudinal radial (20X).....	36
Figura 11C. Rayos dilatados, corte transversal (4X).....	36
Figura 11D. Floema, cambium, corte transversal (20X).....	38
Figura 11E: Carbohidratos y fenoles, corte longitudinal radial (20X).....	38
Figura 11F: Floema, corte transversal (40X).....	38
Figura 11G. Xilema, corte transversal (4X).....	40
Figura 11H. Médula, corte transversal (4X).....	40
Figura 11 I. Rayos, corte radial (10X).....	40
Figura 11J. Conducto gomífero, corte transversal (10X).....	42
Figura 11K. Conductos gomíferos, corte transversal (4X).....	42
Figura 11L. Conducto gomífero, corte longitudinal tangencial(20X).....	42
Figura 12. Micrografía de la anatomía comparada de la raíz de <i>C.vitifolium</i> durante Cuatro estados ontogenéticos.....	44
Figura 12A. Raíces de árboles de 0-11.5 m de altura, corte transversal (4X).....	44
Figura 12B. Raíces de árboles de 1.51- 3 m de altura, corte transversal (4X).....	44
Figura 12C. Raíces de árboles de 3.01-5 m de altura, corte transversal (4X).....	44
Figura 12D. Raíces de árboles mayores a 5 m de altura, corte transversal (4X).....	44
Figura 13. Proporción estacional de sustancias ergásticas y de reserva en raíces de <i>C. vitifolium</i> .....	46
Figura 13A. Individuo menor a 3 m de altura, excavado el 23 de abril de 1999, corte transversal (4X).....	46
Figura 13B. Individuo menor a 3 m de altura, excavado el 29 de diciembre de 1999, corte transversal (4X).....	46
Figura 13C. Individuo mayor a 3 m de altura, excavado el 23 de abril de 1999, corte transversal (4X).....	46
Figura 13D. Individuo mayor a 3 m de altura, excavado el 29 de enero de 2000,	

---

corte transversal (4X).....	46
Figura 14. Anatomía comparada de la raíz y el tronco de <i>C. vitifolium</i> con troncos de las otras especies suculentas en estudio.....	48
Figura 14A. Raíz de <i>C. vitifolium</i> , corte transversal (4X).....	48
Figura 14B. Tronco de <i>C. vitifolium</i> , corte transversal (4X).....	50
Figura 14C. Tronco de <i>S. purpurea</i> , corte transversal (4X).....	50
Figura 14D. Tronco de <i>B. quinatum</i> , corte transversal (4X).....	52
Figura 14E. Tronco de <i>B. simaruba</i> , corte transversal (4X).....	52

## ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Cuadro 5. Altura de árboles utilizados para las mediciones fisiológicas.....	70
Anexo 2. Cuadro 6. Descripción morfológica del pedón La Pitahaya.....	71
Anexo 3. Cuadro 7. Análisis químicos y físicos del pedón La Pitahaya.....	72
Anexo 4. Glosario para la sección de anatomía.....	73

## RESUMEN

Fallas Cedeño, Lotties.

Almacenamiento de recursos y relaciones hídricas de *Cochlospermum vitifolium* (Willdenow) Sprengel. (Cochlospermaceae).

Tesis de Licenciatura en Biología, con énfasis en Botánica.- San José, C.R.:

L. Fallas-Cedeño, 2001.

77h.: 14il. — 57 refs.

Se estudió el papel del almacenamiento de agua y carbohidratos en el desarrollo fenológico anual y las relaciones hídricas de árboles de *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng., (Cochlospermaceae) de varios tamaños, mediante análisis anatómicos y fisiológicos de individuos de esta especie. La investigación se desarrolló en el Área de Conservación Guanacaste ("La Pitahaya", Sector Santa Rosa, 10° 52'N y 85° 34'O, 285 m elevación), en un sitio que representa un estado sucesional temprano del bosque tropical seco, de aproximadamente 10 años después del último incendio forestal. El sitio experimenta marcadas diferencias en su patrón climático anual (estaciones seca y lluviosa), y exhibe una vegetación típica dominada por arbustos pioneros y pastos (*C. vitifolium*, *Gliricidia sepium*, *Semialarium mexicanum*, *Curatella americana* y *Genipa americana*).

*C. vitifolium* exhibió un comportamiento típicamente decídúo. La fenología de esta especie se caracterizó por la ocurrencia rápida y secuencial de los cambios fenológicos, y por el alto grado de variabilidad en el comportamiento fenológico entre años y entre individuos dentro de un mismo año. Todos estos cambios fenológicos ocurrieron durante la estación seca, inclusive la brotación del follaje que ocurrió al final de esta estación y antes del inicio de las lluvias. La floración fue escasa y sincronizada, y ocurrió a mediados de la estación seca y solo después de la caída completa del follaje en todos los árboles evaluados. La fructificación también fue escasa y se extendió durante la segunda mitad de la estación seca.

El volumen de la raíz tuberosa de *C. vitifolium* se correlacionó significativamente con la longitud de la raíz ( $R^2 = 0.70$ ) y especialmente con la altura del árbol ( $R^2 = 0.87$ ), lo que indica que la capacidad de almacenamiento de recursos en *C. vitifolium* aumenta simultánea y continuamente durante el desarrollo tanto del tallo como de la raíz tuberosa. Esta alta correlación no fue

observada en individuos que crecían en sustratos rocosos, en los cuales más bien se observó un incremento en la longitud de las raíces laterales.

El potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_H$ ) no mostró variaciones significativas ( $F, P > 0.05$ ) a lo largo del periodo de evaluación, a pesar de la ocurrencia de cambios climáticos (disponibilidad de agua) y fisiológicos (edad de la hoja) importantes.  $\Psi_H$  mostró pocas fluctuaciones durante la estación lluviosa, pero se redujo en hojas senescentes muestreadas al inicio de la estación seca. En contraste con el comportamiento de  $\Psi_H$ , la conductividad estomática ( $g_s$ ) medida a lo largo del ciclo fenológico anual mostró diferencias sustanciales ( $F, P < 0.05$ ) a lo largo del año, y se observó una relación inversa entre la edad de la hoja y la  $g_s$  promedio. Los valores más altos de  $g_s$  fueron medidos repetidamente durante la estación lluviosa, mientras que los más bajos se observaron en hojas senescentes durante la transición de la estación lluviosa de 1999 a la estación seca 1999-2000. No se observaron diferencias significativas (t-test pareada,  $P > 0.05$ ) en el comportamiento anual de  $\Psi_H$  y  $g_s$  de árboles diferentes tamaños (1.65 – 2.94 m).

La evaluación del contenido de agua de las raíces tuberosas de *C. vitifolium* utilizando 2 técnicas independientes reveló una variación sustancial en el contenido de agua de estos órganos a lo largo del año. Mediciones gravimétricas mostraron que éste se mantuvo alto y estable durante la estación lluviosa (0.7-0.8 g cm<sup>-3</sup>), pero decreció a valores menores a 0.5 g cm<sup>-3</sup> al final de la estación seca. Las observaciones gravimétricas fueron corroboradas por mediciones de la constante dieléctrica obtenidas mediante la aplicación de la técnica del TDR. La constante dieléctrica alcanzó los valores más altos en noviembre de 1999 durante la época más lluviosa del año y decreció durante el transcurso de la estación seca, ascendiendo de nuevo conforme se inició la estación lluviosa de 2000. Estos cambios fenológicos en el contenido de agua de las raíces tuberosas fueron acompañados por cambios en el contenido de almidón almacenado.

La anatomía del tallo y de la raíz de *C. vitifolium* es típica de una especie almacenadora y suculenta. La raíz tuberosa exhibe tejidos parenquimáticos muy desarrollados, con células grandes y vacuolas dilatadas, y con abundantes espacios intercelulares y reservas de carbohidratos en forma de gránulos de almidón, contenidos principalmente en el parénquima radial. El contenido de almidón en las raíces fue mínimo al final del periodo de deciduidad (estación seca) y máximo al finalizar la estación lluviosa. Además, el estudio anatómico de estos órganos reveló la presencia de cristales, fenoles y numerosos conductos gomíferos ricos en mucilagos, distribuidos tanto hacia la periferia (flicerna y corteza), como en el xilema de la raíz. La cantidad de espacios intercelulares se redujo conforme aumentó la altura del árbol, y se observó además una disminución en la

disminución en la cantidad de sustancias de reserva, gomas y cristales. Abundante parénquima de almacenamiento fue también encontrado en asociación con el floema.

El estudio anatómico comparado de la raíz tuberosa y del tronco de *C. vitifolium* con el tallo de otras especies suculentas (*Bombacopsis quinatum*, *Bursera simaruba* y *Spondias purpurea*) reveló la presencia de tejidos almacenadores en todas las especies, caracterizados por una alta proporción de fibras y parénquima en relación con la cantidad de elementos traqueales, así como la existencia de sustancias mucilaginosas y gomas localizadas principalmente en el parénquima radial del xilema.

Los resultados de este estudio indican que *C. vitifolium* es una especie suculenta con alta capacidad para almacenar agua y carbohidratos tanto en el tronco como en la raíz tuberosa, que probablemente amortiguan el efecto de los marcados cambios estacionales típicos del bosque seco. Esta alta capacidad de almacenamiento también puede estar relacionada en la expresión de diversas características de esta especie, tales como su capacidad para rebrotar antes del inicio de la estación lluviosa, reproducirse durante la estación seca, y regenerar la copa después de los daños ocasionados por los incendios forestales.

## INTRODUCCIÓN

Los bosques secos representan una gran proporción de los bosques tropicales, y existen comúnmente bajo regímenes climáticos que experimentan un rango de precipitación entre 600 a 1800 mm. Los bosques Neotropicales secos se caracterizan por la ocurrencia de una estación seca de 2 – 7 meses de duración, en la cual ocurre menos del 10% de la precipitación anual (Opler, *et al.*, 1980; Borchert, 1994). El agua es considerada el factor ambiental más importante que afecta el crecimiento y la distribución de las plantas en estos ecosistemas, aunque la temperatura, el fotoperíodo y las características físicas y químicas del suelo también pueden afectar sustancialmente la estructura y el funcionamiento de los bosques secos (Wright y Comejo, 1990; Borchert, 1994; Reich y Borchert, 1994; Vargas, 1994; Mooney, *et al.*, 1995).

En Costa Rica, el bosque tropical seco se sitúa en el sector noroeste del país y se caracteriza por una estacionalidad muy marcada en la distribución de la precipitación (Hartshorn, 1991). El sector Santa Rosa, Área de Conservación Guanacaste registra un promedio anual de 1528 mm, distribuidos durante los meses de mayo a noviembre. La temperatura promedio anual es de 28°C, siendo abril y mayo los meses más calurosos (ACG-MINAE, 1998).

El bosque seco de Santa Rosa es bajo y formado únicamente por dos estratos de árboles. Esta zona de vida tiene su centro en la parte baja del río Tempisque y está rodeada por una franja variable de bosques de transición entre frescos y húmedos (Hartshorn, 1991). La estacionalidad en la precipitación parece ser el factor determinante de la fisonomía y el funcionamiento de este bosque deciduo, ya que el 77% de las especies pierden sus hojas durante la estación seca (Opler, *et al.*, 1980; Borchert, 1994; Reich y Borchert, 1994; Vargas, 1994).

En este bosque muchos árboles florecen o forman tallos y hojas nuevas luego de la caída del follaje durante la estación seca (Opler, *et al.*, 1980; Borchert, 1994). Las diferencias en la manifestación de estos fenómenos en las especies deciduas están a

menudo asociadas con las características específicas del micrositio que ocupan, especialmente las propiedades del suelo, diferencias en la disponibilidad de agua y en el tamaño del tronco y de la raíz (Doubenmire, 1972; Borchert, 1994). Estos conceptos están basados en la idea de que el estado hídrico de las plantas juega un papel determinante en la traducción de los cambios climáticos y fisiológicos y su expresión como fenómenos de abscisión y expansión de las hojas y otros órganos (Holbrook et al., 1995).

La fecha de ocurrencia y la secuencia de los eventos fenológicos, los cambios estacionales en el estado hídrico de los árboles, y la capacidad para almacenar agua en algunas de estas especies, pueden estar funcionalmente relacionados (Doubenmire, 1972; Nielsen et al., 1990; Borchert, 1994; Reich y Borchert, 1994). Desde esta perspectiva, las interacciones entre la disponibilidad de agua y las características fisiológicas y estructurales de los árboles, tales como la profundidad de enraizamiento, el almacenamiento de agua en el tallo y otros órganos, la arquitectura hidráulica y la sensibilidad al estrés hídrico, dan lugar a la expresión de una gran variedad de patrones fenológicos, que deben ser considerados en conjunto para explicar adecuadamente el comportamiento de estos bosques (Rawitscher, 1948; Nielsen et al., 1990; Holbrook y Sinclair, 1992; Borchert, 1994; Holbrook, et al., 1995; Goldstein et al., 1998).

Las plantas con crecimiento secundario tienen el potencial de almacenar agua y otras sustancias de reserva como carbohidratos y minerales en todos sus órganos: hojas (*Peperomia trichocarpa*), tallos (*Bursera simaruba*), raíces (*Cochlospermum insignis*), flores (*C. vitifolium*) y frutos (*Manguifera indica*). Una alta capacidad de almacenamiento está comúnmente asociada con el desarrollo de órganos suculentos que son el resultado del desarrollo de abundante parénquima asociado al xilema secundario y en especial al floema secundario de las raíces y los tallos (Bell, et al., 1996; Van Ficks y Sennerby-Forsse, 1998; Flores, 1999). En términos ecológicos, los estudios más recientes indican que en los árboles tropicales el almacenamiento de agua es principalmente una función del tamaño de la planta (Borchert, 1994; Holbrook,

1995; Goldstein et al., 1998), mientras que otras características estructurales tales como la densidad de la madera (Borchert, 1994) parecen ser de menor importancia.

En términos fisiológicos el almacenamiento de agua es conocido como capacitancia, definida como la relación entre el potencial hídrico ( $\Psi$ ) y el contenido de agua ( $dv/d\Psi$ ). Por lo tanto, el flujo de agua en las plantas está determinado no solo por la transpiración sino también por la cantidad de agua que se mueve dentro y fuera del almacenamiento. La siguiente ecuación describe esta situación:

$$\text{Flujo}_v = dv/dt = dv/d\Psi * d\Psi/dt$$

donde  $\text{Flujo}_v$  indica el flujo debido a liberación o ganancia neta de agua en el sistema,  $dv/dt$  es la derivada del volumen de agua del sistema con respecto al tiempo,  $d\Psi/dt$  es la derivada del  $\Psi$  con respecto al tiempo (Ewres y Cruiziat, 1996).

Zimmermann (1983) ha propuesto varios mecanismos para explicar la localización y la extracción del agua y otros recursos almacenados en los órganos de reserva. Estos mecanismos incluyen:

1. la elasticidad de los tejidos, basado en el movimiento osmótico del agua, la imbibición y elasticidad de la pared celular, gracias a los cuales el tronco de los árboles se expande y contrae conforme la presión del xilema fluctúa,
2. la capilaridad, que provee considerable capacidad de almacenamiento en fallos rígidos,
3. la cavitación, gracias a la cual las células de almacenamiento pueden ceder agua cuando la tensión del xilema alcanza valores determinados,

Igualmente se proponen varias funciones para el almacenamiento de agua y otros recursos en los órganos de las plantas:

1. permite la reproducción y brotación durante la estación seca (Monasterio y Sarmiento, 1976; Opler *et al.*, 1980; Borchert, 1994; Wright y Von Schaik, 1994; Holbrook, 1995; Goldstein *et al.*, 1998; Stratton *et al.*, 2000).
2. mantiene la turgencia de las hojas y reduce las fluctuaciones diurnas y estacionales del potencial hídrico (Morse, 1990; Holbrook y Sinclair, 1992; Holbrook, 1995).
3. permite el intercambio gaseoso cuando la baja temperatura del suelo limita la absorción del agua (*i.e.* plantas gigantes de roseta *Speletia*).
4. compensa el incremento en la resistencia hidráulica axial que ocurre como consecuencia del incremento en la altura de los árboles (Goldstein *et al.*, 1998).
5. interviene en la fructificación (Covarrubias y Mata, 1979; Goldstein *et al.*, 1998).
6. permite la rebrotación después de un incendio forestal (Daubenmire, 1972).

Las raíces, además de proveer anclaje, absorber agua y nutrientes del suelo, y sintetizar hormonas, se ha demostrado que desempeñan una función aún más importante que los tallos en el almacenamiento de recursos, particularmente de agua y reservas orgánicas como almidón y otros carbohidratos (Rawitscher, 1948; Holbrook, 1995; Davie y Stassen, 1997; Von Fircks y Sennerby-Forsse, 1998). Estas propiedades de almacenamiento han sido asociadas con los cambios fenológicos experimentados por los árboles de climas templados durante un ciclo anual, y en árboles tropicales con fenómenos como la brotación temprana de las especies deciduas (Braun, 1984), la recuperación después de eventos de herbivoría (Rodgers *et al.*, 1995) y de daños causados por el fuego (Vareschi, 1962; Daubenmire, 1972; Bell *et al.*, 1996; Pinard y Huffman, 1997).

Adicionalmente, los sistemas radicales de las plantas suelen presentar variaciones morfológicas en sitios donde las condiciones climáticas como la temperatura, la disponibilidad de agua y las propiedades físicas y químicas del suelo limitan el crecimiento vegetal. Estas variaciones pueden incluir cambios anatómicos tales como el desarrollo de parénquima y otros tejidos accesorios al sistema de

transporte de agua (Rawitscher, 1948; Stone y Kalisz, 1991; Bell et al., 1996; Von Fricks y Sennerby-Forsse, 1998; Schenk et al., 1999).

Entre las especies arbóreas deciduas más abundantes en estadios tempranos de sucesión en el bosque seco de Santa Rosa, se encuentra *Cochlospermum vitifolium*. Esta especie es abundante en la vegetación secundaria derivada de diversos bosques, y forma parte de las selvas altas y medianas subcaducifolias y bajas caducifolias desde el sur de México hasta el norte de Sur América (Ventura y Ortega, 1993). Observaciones preliminares indicaron que *C. vitifolium* presenta una raíz tuberosa muy desarrollada, que podría desempeñar funciones importantes en la expresión de la fenología de esta especie pionera. Debido a su abundancia en áreas perturbadas y a sus características morfológicas y fisiológicas, *C. vitifolium* representa un modelo ideal para estudiar el papel de la succulencia y su influencia sobre el comportamiento fisiológico de las especies del bosque seco.

Los objetivos del presente estudio son:

**Objetivo General:**

Documentar el papel del almacenamiento de recursos en el tallo y la raíz sobre la fenología y las relaciones hídricas de árboles *C. vitifolium* de tamaños variados.

**Objetivos Específicos:**

- 1- Describir las propiedades anatómicas y fisiológicas de *C.vitifolium*, con énfasis en su raíz tuberosa.
- 2- Comparar anatómicamente la raíz y el tallo de *C.vitifolium* con el tallo de otras especies suculentas de estructura mejor conocida (*Bursera simaruba*, *Bombacopsis quinatum* y *Spondias purpurea*).

3- Documentar el papel del almacenamiento de recursos sobre las relaciones hídricas y la fenología durante la ontogenia de *C. vitifolium*.

Lugar: Sta. Guadalupe

La investigación se realizó durante el periodo comprendido entre los meses de mayo y agosto del 2010. Se establecieron 10 parcelas de 10x10 m en la finca Santa Guadalupe, Guadalupe (16° 30' N, 97° 04' O) a las afueras de la zona urbana, prestando especial atención a las condiciones hídricas y fenológicas de las plantas.

El tipo de suelo predominante es la alfombra amarilla, caracterizada por ser un suelo franco arenoso con un contenido de materia orgánica del 1.5%.

El clima de Santa Rosa de Lima es semiárido, con una precipitación anual de 1000 mm, distribuida de manera irregular a lo largo del año. Durante el periodo de estudio, la precipitación acumulada fue de 150 mm, con una temperatura promedio de 25°C, un periodo de heladas de 120 días al año y una humedad relativa promedio del 60% (ANEP, 2010).

Tabla 1. Diversidad y riqueza de las especies de plantas en la finca Santa Guadalupe.

Especies	Porcentaje de individuos	Riqueza
<i>C. vitifolium</i>	75	1
<i>Cassia divaricata</i>	12	2
<i>Cassia sepium</i>	7	3
<i>Passiflora caribaea</i>	2.5	4
<i>Albizia julibrissin</i>	1.5	5

## MATERIALES Y MÉTODO

### 1. Sitio Experimental:

La investigación se llevó a cabo en el sitio conocido como "La Pitahaya", ubicado 1 km antes de la entrada principal al sector Santa Rosa, Área de Conservación Guanacaste (10° 52'N y 85° 34'O), a 285 msnm. Forma parte de la Meseta Santa Rosa, presentando un relieve plano con escasas colinas. Esta zona sufrió el último incendio hace aproximadamente 10 años.

El sitio se seleccionó debido a la abundancia y la variedad de tamaños de individuos de *C. vitifolium*, además de las condiciones de fácil accesibilidad.

El clima de Santa Rosa se caracteriza por presentar una marcada estacionalidad en la distribución de las lluvias, con una prolongada estación seca, que se extiende por aproximadamente 6 meses desde finales de noviembre y hasta mediados de mayo. Durante la estación seca se registra menos del 10% de la precipitación anual, la cual es de 1528 mm en el sector Santa Rosa, con variaciones considerables en la cantidad de lluvia caída cada año. El promedio anual de temperatura es de 28°C, con pocas variaciones a lo largo del año, siendo abril y mayo los meses más calurosos (ACG-MINAE, 1998).

Cuadro 1. Diversidad vegetal en "La Pitahaya". Sector Santa Rosa, Área de Conservación Guanacaste.

Especie	Porcentaje de incidencia	Especie	Porcentaje de incidencia
<i>C. vitifolium</i>	19	Acasia spp.	9
<i>Curatela americana</i>	17	Rhedera trinervis	8.5
<i>Gliricidia sepium</i>	10	Genipa americana	13
<i>Byrsonima crassifolia</i>	9.5	Roupala spp.	2
<i>Semialarium mexicanum</i>	7	Otras especies	5

## 2. Ambiente Aéreo:

El ambiente aéreo se midió mediante la operación de una estación meteorológica automática, controlada por un almacenador de datos (modelo CR10X, Campbell Scientific) programado para obtener mediciones de las variables ambientales más importantes cada 15 minutos y producir un promedio cada hora.

La estación meteorológica estaba equipada con una sonda de humedad relativa (%) y de temperatura del aire (°C) (modelo HMP35C, Campbell Scientific, Logan, Utah), capaz de medir ambas variables con una exactitud de  $\pm 2\%$  y menor a  $\pm 0.2$  °C, respectivamente, un sensor de Quantum (modelo LI-190SZ, Li-Cor, Lincoln, Nebraska) que midió la radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) con una exactitud de  $\pm 5\%$ , y un anemómetro (modelo 014Amet-One, Campbell Scientific) que midió la velocidad del viento ( $\mu, \text{m s}^{-1}$ ) con una exactitud de 1.5 % ó  $0.11 \text{ m s}^{-1}$ . La precipitación ( $\text{mm semana}^{-1}$ ) se midió semanalmente con un pluviómetro.

## 3. Características físicas y químicas del suelo:

### a. Perfil del suelo:

El perfil del suelo fue caracterizado mediante la excavación de una calicata con dimensiones de  $1 \times 1 \times 1 \text{ m}$ , que se utilizó para determinar las siguientes propiedades del suelo en el sitio de estudio:

- las propiedades químicas (pH, porcentaje de materia orgánica, capacidad de intercambio catiónico, fertilidad).
- las propiedades físicas (densidad, textura, propiedades de retención de humedad).

Los análisis físicos y químicos se llevaron a cabo en el Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA) de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Costa Rica.

### b. Contenido de agua del suelo a lo largo del año:

El contenido de agua del suelo se midió bisemanalmente utilizando la técnica de Reflectometría del Dominio del Tiempo (Tektronix, modelo 1502B), conocida como TDR, (Topp *et al.*, 1980). Esta técnica relaciona el tiempo de vuelo de una señal electromagnética propagada a lo largo de juegos de tres varillas de acero inoxidable insertadas en el suelo a 15, 30, 45 y 60 cm de profundidad. El tiempo de retorno de la onda es directamente proporcional al contenido de agua del suelo. La constante dieléctrica del agua se relaciona con el contenido de agua del suelo a través de un modelo conocido como la Ecuación Universal de Suelos (Topp *et al.*, 1980):

$$Y = -5.3 \cdot 10^{-2} + 2.92 \cdot 10^{-2} X - 5.5 \cdot 10^{-4} X^2 + 4.3 \cdot 10^{-6} X^3$$

### c. Propiedades de retención de humedad:

Se determinó la curva de retención de humedad del suelo del sitio de estudio, mediante la obtención de muestras de suelo no disturbadas y colocadas en anillos metálicos que fueron transportados al laboratorio de física de suelos del CIA, donde se midió el contenido de agua del suelo a  $-0.33$  y  $-15$  bares, que corresponden a la capacidad de campo y al punto de marchitez permanente, utilizando platos de presión (modelo 08.25.SA, Eijkelkamp, Holanda).

## 4. Material Vegetal:

Se estudiaron las siguientes especies:

### a. *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng., COCHLOSPERMACEAE (Poro-poro):

*C. vitifolium* es una especie abundante en hábitats de sucesión temprana. Muestra distribución pantropical y se encuentra desde el sur de México hasta el norte

de Suramérica (Standley, 1938; De San Román *et al.*, 1981 y Ventura y Ortega, 1993), en Costa Rica es muy común en breñas y bosques de la vertiente del Pacífico, llegando hasta los 1000 m de altura (Pittier, 1978; Bawa y Frankie, 1991). *C. vitifolium* es un árbol pequeño, de hasta 20 m de altura, con un diámetro a la altura del pecho (DAP) máximo de 0.7 m, fuste recto con ramas ascendentes, copa redondeada y abierta. Una característica conspicua de esta especie es la secreción de un líquido amarillento y una goma blanquecina que se torna negra al contacto con el aire (Ventura y Ortega, 1993).

**b. Otras especies de tallo suculento:**

- ***Bursera simaruba* (L.) Sarg., BURSERACEAE (Indio desnudo, Jiñocuave, Gumbo limbo)**, es un árbol dioico, con distribución pantropical desde California y Florida hasta Argentina. En Costa Rica se encuentra principalmente en bosques secos, aunque ocasionalmente también crece en bosques más húmedos. Esta especie brota antes del inicio de la estación lluviosa, y contiene terpenos volátiles que se hacen evidentes por el olor a trementina y por el sabor distintivo de hojas y ramas (Stevens, 1991). La madera es de poca consistencia por lo que se emplea únicamente en el establecimiento de cercas vivas y en la obtención de leña (Pittier, 1978).

- ***Bombacopsis quinatum* (Jacq.) Dugand., BOMBACACEAE (Pochote, Cedro macho, Cedro espinoso)**, es nativa desde el norte de Honduras hasta Colombia y Venezuela. En Costa Rica se localiza en ambientes bajos caracterizados por climas secos a húmedos. Es un árbol de gran tamaño, fuste grueso y con gambas, el tronco puede estar cubierto con agujijones pronunciados, sobretodo en la parte juvenil basal. Las hojas son digitadas con peciolo largo y gran cantidad de mucílago (Carpio *et al.*, 1996). La madera de esta especie es extremadamente difícil de secar y sufre severos defectos en este proceso, principalmente agrietamientos (Pittier, 1978; Carpio *et al.*, 1996).

- *Spondias purpurea* L., ANACARDIACEAE (Jocote, Ciruelo, Jocote tronador, Sismoyo), es un árbol pequeño, raras veces encontrado en estado silvestre y extensivamente usado en el establecimiento de cercas vivas. En su ambiente natural, los individuos silvestres de *S. purpurea* muestran hojas y frutos más pequeños que sus contrapartes cultivados, que exhiben hojas más desarrolladas y frutos más carnosos (Pittier, 1978). La madera de esta especie es muy difícil de secar debido a que su alto contenido de agua y gomas causa agrietamientos durante este proceso (Carpio, comunicación personal).

## 5. Mediciones Morfológicas:

### a. Morfología general:

Se midió la altura y el diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los árboles utilizados en este estudio. La altura de los árboles en pie se midió utilizando un clinómetro, y en el caso de individuos excavados, se midió tanto la longitud del tallo como la de la raíz utilizando una cinta métrica.

### b. Relaciones alométricas:

Las relaciones alométricas entre la longitud del tallo y el volumen de la raíz tuberosa de *C. vitifolium*, y entre la longitud y el volumen de la raíz, se evaluaron mediante la extracción de 45 árboles de diferentes tamaños (0.35 a 6.0 m de altura). Estas extracciones se llevaron a cabo a lo largo del año en las siguientes etapas climáticas:

- estación seca,
- estación lluviosa y
- transiciones entre estaciones.

El volumen de la raíz fue medido utilizando el Principio de Arquímedes (Gimenez y Alves, 1994) según el cual el peso de un objeto sumergido en agua es equivalente al volumen de dicho objeto, de manera que al obtener el peso de la raíz sumergida se obtiene el volumen de dicho órgano.

Se evaluó el estado fenológico según el método semicuantitativo de Fournier (1974), la longitud del tallo, el diámetro del tronco al menos en 3 puntos (a 10 cm de la superficie del suelo, y a 15% y 30% de la longitud total del tallo) de cada uno de los árboles extraídos. Además, se obtuvieron muestras de 1 cm<sup>3</sup> extraídas de las raíces y los tallos, con el objeto de medir el contenido gravimétrico de agua. Finalmente, se obtuvieron las muestras necesarias para realizar el estudio anatómico.

### **c. Anatomía y morfometría:**

Las características anatómicas y morfométricas de los tallos y las raíces tuberosas de *C.vitifolium* fueron evaluadas utilizando muestras tomadas de los árboles extraídos para determinar las relaciones alométricas. Con este propósito los árboles se clasificaron en 4 categorías según la altura:

- a) 0 - 1.5 m,
- b) 1.51 - 3.0 m
- c) 3.01 - 5.0 m y
- d) mayor a 5 m de altura.

El estudio anatómico de las raíces se llevó a cabo en la Unidad de Histología del Laboratorio de Biotecnología del Centro Agronómico Tropical para la Investigación y Enseñanza (CATIE) en Turrialba. Las muestras se fijaron en el campo en una solución de formalina-ácido acético- alcohol (FAA), y se llevaron al laboratorio donde fueron sometidas a un proceso de deshidratación en una serie ascendente de concentraciones de etanol (Fernández, 1995). Las muestras fueron posteriormente infiltradas con resina (Technovit 7100/ Heraeus), y cortadas en un micrótomo de deslizamiento (SHANDON- AS 325 Retraction) para producir secciones transversales y longitudinales (radiales y tangenciales) de 4 a 7  $\mu$  de grosor. Las secciones fueron

teñidas con Schiff- Naphtol- Blue Black para revelar la presencia de carbohidratos y proteínas. Las fotografías y la interpretación de las mismas se realizaron mediante el uso de un microscopio de luz (Nikon- microphot- FX) a varias magnificaciones (4X, 10X, 20X y 40X).

El estudio anatómico comparado de la raíz y el tronco de *C. vitifolium* y los troncos de las otras especies suculentas (*B. simaruba*, *B. quinatum* y *S. purpurea*), se llevó a cabo en el Laboratorio de Productos Forestales (LPF) del Instituto de Investigaciones en Ingeniería de la Universidad de Costa Rica, en San José. Las muestras de los tejidos de troncos fueron obtenidas de segmentos basales de ramas de no menos de 5 cm de diámetro. Las muestras de los tejidos a estudiar fueron secadas al horno a una temperatura de 70°C y cortadas utilizando un micrótopo de deslizamiento (Carpio, 1992). Las muestras fueron teñidas con safranina y fast- green y la interpretación de los cortes se realizó con un microscopio de luz (Nikon- microphot- FX), a varias magnificaciones (4X, 10X, 20X y 40X).

La morfometría del tronco de *C. vitifolium*, que consiste en la medición cuantitativa de los componentes anatómicos, se llevó a cabo en el Laboratorio de Productos Forestales, siguiendo el Manual de Procedimientos para la Sección de Anatomía y Morfología de la Madera (Carpio, 1992). La morfometría de las otras especies de tallo suculento no fue evaluada en este estudio debido a que estos resultados se encuentran publicados en la literatura (De San Román *et al.*, 1981).

## **6. Mediciones Fisiológicas:**

### **a. Fenología:**

Se evaluó la actividad fenológica de 30 individuos de *C. vitifolium* que variaron en tamaño desde 1.32 m hasta 9.20 m (Anexo 1.). La fenología se evaluó bisemanalmente utilizando la escala semicuantitativa de Fournier (1974), según la cual se aplica un valor comprendido entre 0 y 4 a cada uno de los eventos fenológicos

observados: a. brotación del follaje, b. caída del follaje, c. floración y d. fructificación.

En este método, 0 corresponde a la ausencia del fenómeno evaluado, 1 a la ocurrencia del fenómeno en menos del 25% de la copa, 2 a la ocurrencia del fenómeno entre el 26% y 50%, 3 a la ocurrencia entre el 51% y el 75% y finalmente 4 corresponde a la manifestación del evento entre el 76% y el 100%.

#### **b. Potencial hídrico de las hojas:**

El potencial hídrico de las hojas ( $\psi_H$ , MPa) se midió utilizando una cámara de presión de Scholander (modelo PMS-100, PMS, Logan, Utah), siguiendo las recomendaciones descritas por Ritchie y Hincley (1975). La técnica consiste en medir la presión que balancea la tensión promedio existente en el xilema de la hoja antes del corte (Melcher *et al.*, 1998; Taiz y Zeiger, 1998). En el campo, las hojas fueron cubiertas con bolsas plásticas herméticamente cerradas antes del corte, escindidas de la planta mediante el uso de navajillas quirúrgicas afiladas, y colocadas inmediatamente en una hielera hasta su medición, la cual ocurrió en un plazo menor a 1 hora después del corte. Las muestras fueron insertadas en la cámara de presión y su presión de balance (tensión del xilema) medida cuando el agua líquida apareció en la superficie del corte.

El  $\psi_H$  fue medido en una muestra de 10 árboles en varias oportunidades a lo largo de un ciclo fenológico anual. Se tomaron 4 hojas jóvenes completamente expandidas provenientes de secciones del árbol ubicadas con referencia en cada uno de los puntos cardinales, a 1.5 m de altura aproximadamente. El  $\psi_H$  fue medido cada 2 meses, las muestras se colectaron a las 0600 y a las 1300 horas.

#### **c. Conductividad estomática:**

La conductividad estomática ( $g_s$ ,  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ) se midió utilizando un autoporómetro (modelo LI-1600, Li-Cor). En esta técnica,  $g_s$  se determina midiendo el flujo de aire seco necesario para mantener constante la humedad relativa dentro de la

cubeta. Típicamente, la humedad relativa del ambiente es utilizada como referencia, y se inyecta aire seco dentro de la cubeta a una tasa justa para balancear el flujo de agua transpirada por la hoja; esto mantiene la humedad relativa de la cubeta en el punto inicial. La conductividad estomática es calculada a partir de los valores medidos de humedad relativa, temperatura del aire y de la hoja, y la tasa de flujo. La tasa de flujo volumétrico  $F$  ( $\text{cm}^3 \text{ s}^{-1}$ ) del aire seco dentro de la cubeta puede ser expresada como:

$$F = ((T_c / 273.15) + 1) (101.3/P) M \quad (1)$$

donde:  $T_c$  ( $^{\circ}\text{C}$ ) es la temperatura de la cubeta,  $P$  (kPa) es la presión barométrica, y  $M$  ( $\text{cm}^3 \text{ s}^{-1}$ ) es la tasa de flujo volumétrico de aire seco dentro de la cubeta. La tasa de transpiración de la hoja  $E$  ( $\text{mg cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) se relaciona con la tasa de flujo volumétrico según la ecuación:

$$E = (p_c - p_a) (F/A) \quad (2)$$

donde:  $p_c$  ( $\text{mg cm}^{-3}$ ) es la densidad de vapor de agua en la cubeta,  $p_a$  es la densidad de vapor de agua en la corriente de aire entrando a la cubeta (se asume una constante de RH de 2%) y  $A$  ( $\text{cm}^2$ ) es el área de la hoja.

La transpiración de la hoja puede ser también expresada en términos del gradiente de presión de vapor entre la hoja y el aire dividido por la suma de las resistencias estomática ( $r_s$ ) y de la capa límite ( $r_b$ ):

$$E = (p_i - p_c) / (r_s + r_b) \quad (3)$$

Combinando las ecuaciones (2) y (3) tenemos:

$$r_s = (A/F) ((p_i - p_c) / (p_c - p_a)) - r_b \quad (4)$$

El LI-1600 usa la ecuación (4) con  $r_b = 0.15 \text{ s cm}^{-1}$  para calcular la conductividad estomática (Li-Cor, 1989; Salisbury y Ross, 1991). La conductividad estomática ( $g_s$ ) es computada como:

$$g_s (\text{cm s}^{-1}) = 1/r_s$$

Se obtuvieron ciclos diurnos a las 6:00, 9:00 y 11:00 a.m, así como a la 1:00 y 3:00 p.m. de  $g_s$  en 5 árboles de *C. vitifolium* en 7 ocasiones a lo largo de un ciclo fenológico anual. Se midieron 4 hojas jóvenes completamente expandidas por árbol, seleccionadas con referencia a los 4 puntos cardinales. Al igual que el  $\psi_H$ ,  $g_s$  se midió cada 2 meses, ambas mediciones se realizaron simultáneamente.

#### **d. Contenido de agua de la raíz:**

El contenido de agua de las raíces tuberosas fue medido bisemanalmente a lo largo del año utilizando la técnica del TDR. Esta técnica relaciona el tiempo de vuelo de una señal electromagnética propagada a lo largo de juegos de 2 varillas de acero inoxidable de 15 cm de longitud insertadas en la raíz. La constante dieléctrica del agua es relacionada con el contenido de agua de la raíz a través de modelos tales como la ecuación de Holbrook y Sinclair (1992) y Wullschlegler *et al.* (1996).

Se evaluaron 15 raíces tuberosas a lo largo del estudio, pertenecientes a 15 de los 30 individuos utilizados para evaluar fenología. A diferencia de las mediciones del contenido de agua del suelo, y con el propósito de reducir el daño infringido a los árboles en estudio, se insertaron juegos de 2 varillas de acero inoxidable en la sección más gruesa de las raíces. Las raíces seleccionadas fueron parcialmente excavadas para exponer una pequeña sección en la cual se instalaron las sondas, luego de lo cual fueron cubiertas de nuevo con suelo. Los extremos basales de las sondas fueron soldados a un conector de oro colocado a presión en orificios perforados en la base de las sondas. Los cables que transmiten la señal proveniente de las sondas a la



## RESULTADOS

### 1. Condiciones microclimáticas

El Área de Conservación Guanacaste presentó un clima típico del bosque tropical seco, tipo ústico. En 1999 se registró una temperatura del aire máxima de aproximadamente 28°C, mientras que durante el año 2000 se reportaron 29,25°C, el rango de temperatura durante el período de estudio se observó entre 21.5 – 29.25 °C, siendo abril el mes más caliente en ambos años. Los datos de precipitación para 1999, un total de 2 767.3 mm anuales, estuvieron distribuidos de manera irregular; desde mediados de noviembre de 1999 hasta mediados de mayo de 2000 no llovió, lo que originó una estación seca de prácticamente seis meses, que permitió observar el comportamiento de *C. vitifolium* durante períodos de baja y alta precipitación (setiembre-octubre de 1999), así como en una larga temporada de sequía (noviembre 1999- mayo 2000). La velocidad del viento varió entre 0.5 y 4 m s<sup>-1</sup>, siendo el período más lluvioso el menos ventoso (Figura 1).

Los análisis químicos y físicos del suelo de "La Pitahaya" revelaron que éste es un suelo mal drenado, poco profundo, propenso al encharcamiento durante períodos de alta precipitación (Figura 2, Anexo 2). El material matriz es Ignimbrita, presenta un nivel freático mayor al 50% con drenaje lento, además se observan afloramientos rocosos (0.1%) en algunas partes y un nivel de erosión normal. Este suelo presentó algunas características vérticas como grietas y algunos slickensides. La tabla de agua se observa a los 22 cm durante la estación lluviosa. El contenido de materia orgánica está en el nivel óptimo (5.48 %). La fertilidad en este sitio es baja si se consideran los niveles de fósforo y potasio, que limitarían el desarrollo de ciertas especies (Anexo 3). El epipedón de La Pitahaya se clasifica como Umbrico, con clima dáfico ústico y un régimen de temperatura isohipertérmico. Este suelo puede ser clasificado como un Entisol (Cuadro 2).

## 2. Fenología

La fenología de *C. vitifolium* se caracterizó por la ocurrencia rápida y secuencial de los eventos fenológicos, y por el alto grado de heterogeneidad en el patrón fenológico entre años y entre individuos dentro de un mismo año. Todos estos eventos fenológicos ocurrieron durante la estación seca, inclusive la brotación del follaje que ocurrió al inicio de esta estación.

Nuestras observaciones demuestran que *C. vitifolium* exhibe un comportamiento típicamente decíduo, caracterizado por la ausencia de follaje durante una parte sustancial del año que coincidió con la ocurrencia de la estación seca (Figura 3).

La brotación del follaje ocurrió antes del inicio de la estación lluviosa durante los años 1999 y 2000 y se prolongó durante el transcurso de toda la estación lluviosa, pero a intensidades variables. Como una consecuencia de este patrón de brotación, los árboles observados desplegaron hojas de edades variadas (máxima de aproximadamente 6 meses) al inicio de la estación seca. Pequeños eventos de brotación acompañaron además el desarrollo de los botones florales, aunque las hojas producidas experimentaron abscisión antes de alcanzar su tamaño final.

La caída del follaje se inició en pequeña intensidad al final de la estación lluviosa, cuando la precipitación era aún importante, y se intensificó a partir de noviembre, alcanzando los valores más altos durante los meses de diciembre y enero, y se prolongó hasta finales de enero a partir de cuando los árboles permanecieron decíduos. En el año 2000, la caída del follaje se inició aproximadamente un mes antes de la fecha en que se inició la abscisión en el año 1999.

La floración fue escasa y sincronizada, y ocurrió a mediados de la estación seca en todos los individuos evaluados. La anthesis ocurrió a lo largo de un período de aproximadamente 2.5 meses y se inició solo después de la caída completa del follaje en los árboles evaluados. Sin embargo, observaciones realizadas en otros sitios del sector Santa Rosa y en árboles creciendo bajo irrigación en viveros, indican que la defoliación no es un requisito indispensable para la apertura de las flores. En contraste con otras especies del bosque seco que aparentemente exhiben latencia de las

yemas florales, la antesis en *C. vitifolium* fue precedida por la diferenciación de los botones florales sin que aparentemente mediara un período de reposo. En este sentido, la brotación continua de *C. vitifolium* durante la estación lluviosa fue posible porque la diferenciación de las flores ocurrió hasta finales de la estación lluviosa.

La fructificación también fue escasa y se extendió durante la segunda mitad de la estación seca (2.5 meses) en todos los individuos evaluados. Este fenómeno mostró cierto grado de traslape con la antesis debido a la duración relativamente larga del período de floración.

### 3. Relaciones alométricas

El volumen de la raíz tuberosa de *C. vitifolium* se correlacionó significativamente con la longitud del tallo ( $R^2 = 0.87$ ,  $P = 6.23 \cdot 10^{-36}$ ) (Figura 4) y con la longitud de la raíz ( $R^2 = 0.70$ ,  $P = 8.35 \cdot 10^{-24}$ ) (Figura 5), por lo que es posible predecir el volumen de las raíces de esta especie utilizando otras variables morfológicas de la parte aérea fácilmente medibles (longitud del tallo). El aumento en la longitud del tallo que ocurre durante el crecimiento de esta especie fue acompañado por un aumento en el volumen de la raíz tuberosa, lo que sugiere que el almacenamiento de agua en esta especie ocurre tanto en órganos aéreos como subterráneos.

### 4. Relaciones hídricas

#### 4.1 Potencial hídrico

El potencial hídrico de las hojas no mostró variaciones significativas ( $F = 4.14$ ,  $gl = 5$ ,  $P = 0.07$ ) a lo largo del período de evaluación, sin embargo se puede observar cierta tendencia a variaciones estacionales; considerando cambios importantes en algunas variables climáticas y fisiológicas como la disponibilidad de agua en el suelo y la edad

de la hoja. Los valores de potencial hídrico obtenidos al comienzo de la estación seca de 1999-2000 en hojas adultas senescentes fueron menores que la mayoría de los valores observados a lo largo de la estación lluviosa. Esto fue particularmente evidente en los valores de potencial hídrico obtenidos de evaluaciones durante la mañana (am), no así para los obtenidos como resultado de mediciones hechas durante horas de la tarde (pm) ( $F = 16.91$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 0.009$ ), (Figura 6), lo que demuestra la importancia de la medición del potencial hídrico am como un indicador de la disponibilidad de agua en el suelo; adicionalmente, los valores de potencial hídrico pm son muy afectados por las cambiantes condiciones del ambiente aéreo, mientras que las mediciones am realizadas al final del período nocturno y luego de que las plantas se han equilibrado con el potencial hídrico del suelo representan un mejor indicador del estatus hídrico de las plantas.

El potencial hídrico medido al inicio de la estación lluviosa fue menor al medido los meses de mayor precipitación, cuando los suelos estaban saturados de agua.

#### 4.2 Conductividad estomática

La conductividad estomática promedio de lecturas obtenidas a lo largo del día mostró diferencias sustanciales ( $F = 15.55$ ,  $gl = 7$ ,  $P = 2.46 \cdot 10^{-16}$ ) a lo largo del año (Figura 7). Los valores más altos de  $g_s$  (superiores a  $350 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) fueron obtenidos repetidamente durante la estación lluviosa mientras que los más bajos ( $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) se observaron en hojas senescentes a finales de la estación lluviosa del año 1999 e inicios de la estación seca 1999-2000. Valores reducidos de  $g_s$  observados durante la estación lluviosa fueron probablemente el resultado del estrés hídrico experimentado por estas plantas durante el "veranillo de San Juan" que usualmente se presenta entre julio y agosto de cada año.

#### 4.3 Relaciones hídricas en árboles de diferentes tamaños

No se observaron diferencias significativas en el  $\Psi_H$  de las hojas de árboles de

diferentes tamaños (T-test pareada,  $P > 0.05$ ) (1.65 – 2.94 m) (Figura 8). Las variaciones en  $\Psi_H$  observadas a lo largo del período de evaluación parecieron más bien ser consecuencia de diferencias en las condiciones climáticas prevalecientes durante los días en que se realizaron estas mediciones.

Resultados similares fueron obtenidos al medir la  $g_s$  de árboles de diferentes tamaños (T-test pareada,  $P > 0.05$ ) (Figura 9). En contraste con algunos resultados publicados (Thompson *et al.*, 1997), estas mediciones no revelaron ninguna relación entre  $g_s$  y la altura del árbol, excepto en las evaluaciones realizadas en hojas maduras de 1999. Esta ausencia de relación puede deberse parcialmente al reducido rango de alturas evaluadas, y parcialmente a la contribución del agua almacenada en las raíces para amortiguar los problemas hidráulicos en árboles de mayor tamaño, que como se mostró en la figura 4, también exhiben raíces tuberosas de mayor volumen.

#### 4.4 Contenido de agua en las raíces

Las evaluaciones del contenido de agua de las raíces tuberosas de *C. vitifolium*, llevadas a cabo utilizando 2 técnicas independientes, mostraron una variación sustancial en el contenido de agua de estos órganos. Las evaluaciones gravimétricas iniciadas en abril de 1999 y concluidas en julio del 2000 mostraron que el contenido de agua se mantuvo alto y relativamente constante (alrededor de  $0.8 \text{ g cm}^{-3}$ ) durante la estación lluviosa, pero decreció a valores mínimos cercanos a los  $0.5 \text{ g cm}^{-3}$  a finales de estación seca. Estas observaciones gravimétricas fueron corroboradas por mediciones de la constante dieléctrica obtenidas mediante la aplicación de la técnica del TDR (Figura 10). De acuerdo con esta técnica, el contenido de agua de las raíces se relaciona con el valor de la constante dieléctrica según cinética de saturación (Holbrook *et al.*, 1992). La constante dieléctrica alcanzó los valores más altos en noviembre de 1999 en coincidencia con la parte más fuerte de la estación lluviosa, decreció durante el transcurso de la estación seca, y de nuevo mostró un comportamiento ascendente con forme se inició la estación lluviosa del 2000, sin embargo este aumento no fue tan marcado como en el año anterior ya que el año

2000 hasta el período que comprendió el muestreo, fue un año mucho más seco que 1999.

## 5. Observaciones anatómicas

### 5.1 Anatomía de la raíz de *C. vitifolium*

La peridermis está compuesta de una capa de grosor variable de células muertas, rectangulares y con paredes delgadas dispuestas axialmente. En individuos cuya altura fue menor a 3 m, esta capa mostró pocas células de grosor, y exhibió una región externa muy ancha de esclereidas, abundantes espacios intercelulares y fibras. El parénquima de la corteza mostró un alto contenido de sustancias ergásticas entre las que sobresalieron los carbohidratos, los fenoles, los cristales y las drusas. En este tejido se observaron además abundantes conductos gomíferos de tamaños muy variables. En corte transversal, los conductos gomíferos se observan distribuidos principalmente en forma circular, unidos al angosto y parenquimatoso córtex en forma de una banda continua de conductos, en corte tangencial se observan atravesando los rayos, éstos últimos se dilatan al final. En el floema existe mucho parénquima de almacenamiento (Figura 11).

### 5.2 Anatomía comparada

Las diferencias estructurales en la anatomía de *C. vitifolium* en los diferentes estadios ontogenéticos fueron principalmente variaciones en la proporción de células parenquimáticas (Figura 12.). En árboles con alturas menores a los 3 m se observó una mayor proporción de células de parénquima sin diferenciar, mientras que en árboles mayores a esta altura se observó un crecimiento más diferenciado, reflejado en la mayor proporción de elementos más lignificados como las fibras y la organización de

patrones de parénquima asociados a los elementos traqueales, tal es el caso de parénquima paratraqueal vasicéntrico y bandas de parénquima confluyente.

Además se observó mayor cantidad de carbohidratos en los individuos de alturas menores a los 3 m que en aquellos mayores a ésta, lo cual podría deberse a la mayor capacidad para almacenar agua que le confiere el aumento de talla a los individuos más altos. También se observaron variaciones estacionales en la cantidad de carbohidratos (Figura 13.), observándose mayores cantidades en los individuos extraídos en la estación lluviosa e inicios de la seca, y menores en individuos extraídos entre abril y mayo, siendo los meses que representan el final del período de sequía. Estas diferencias podrían estar relacionadas con la mayor demanda de recursos durante la estación seca, período en el cual la especie se reproduce y realiza la mayor tasa de brotación a lo largo del ciclo fenológico.

La comparación de la anatomía de la raíz y el tronco de *C. vitifolium* con el tronco de las otras especies suculentas en estudio, muestra las semejanzas en cuanto a distribución y abundancia de los componentes celulares (Cuadro 3). En todos los casos se observó un mayor porcentaje de parénquima y fibras en relación con los elementos traqueales. El tronco de todas las especies estudiadas presentó abundantes y variados contenidos celulares, entre los que sobresalen las filides, los cristales y los mucílagos (Figura 14), lo que respalda la participación de estos tejidos en el almacenamiento de recursos.

Los detalles del estudio anatómico comparado de las cuatro especies evaluadas son resumidos en el Cuadro 4.

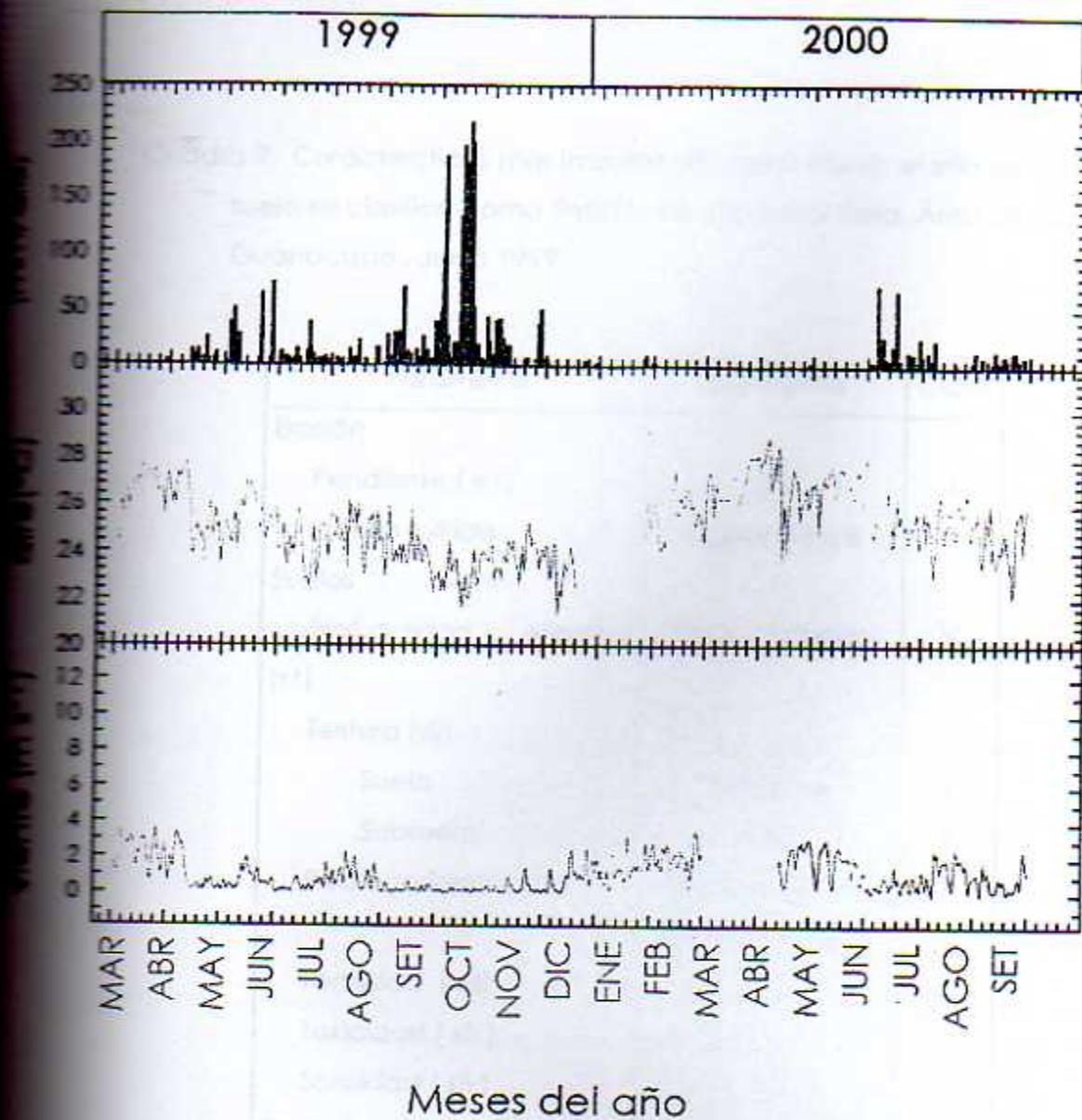


Figura 1. Características ambientales predominantes en el sector Santa Rosa, Área de Conservación Guanacaste, durante el período de estudio comprendido entre marzo de 1999 y setiembre de 2000.

Cuadro 2. Características más importantes del suelo en el sitio de estudio. El suelo se clasificó como Entisol. Sector Santa Rosa, Área de Conservación Guanacaste,, Junio 1999.

Parámetro	Categoría	Clase
Erosión		
Pendiente ( e1)	3%	I
Erosión sufrida	Ligera o leve	II
Suelos		
Profundidad efectiva (s1)	Poco profundo	V
Textura (s2)		
Suelo	Mediana	I
Subsuelo	Fina	II
Pedregosidad ( s3)	Ligeramente pedregoso	II
Fertilidad ( s4)	Alta	I
Toxicidad ( s5)	-	-
Salinidad ( s6 )	-	-
Drenaje		
Drenaje ( d1)	Lento	III
Clima		
Zona de vida ( c1 )	Bs-t	II
Periodo seco ( c2 )	Fuerte	II
Neblina ( c3 )	-	-
Viento ( c4 )	Moderado	II

**Clase de capacidad de uso: V s1**

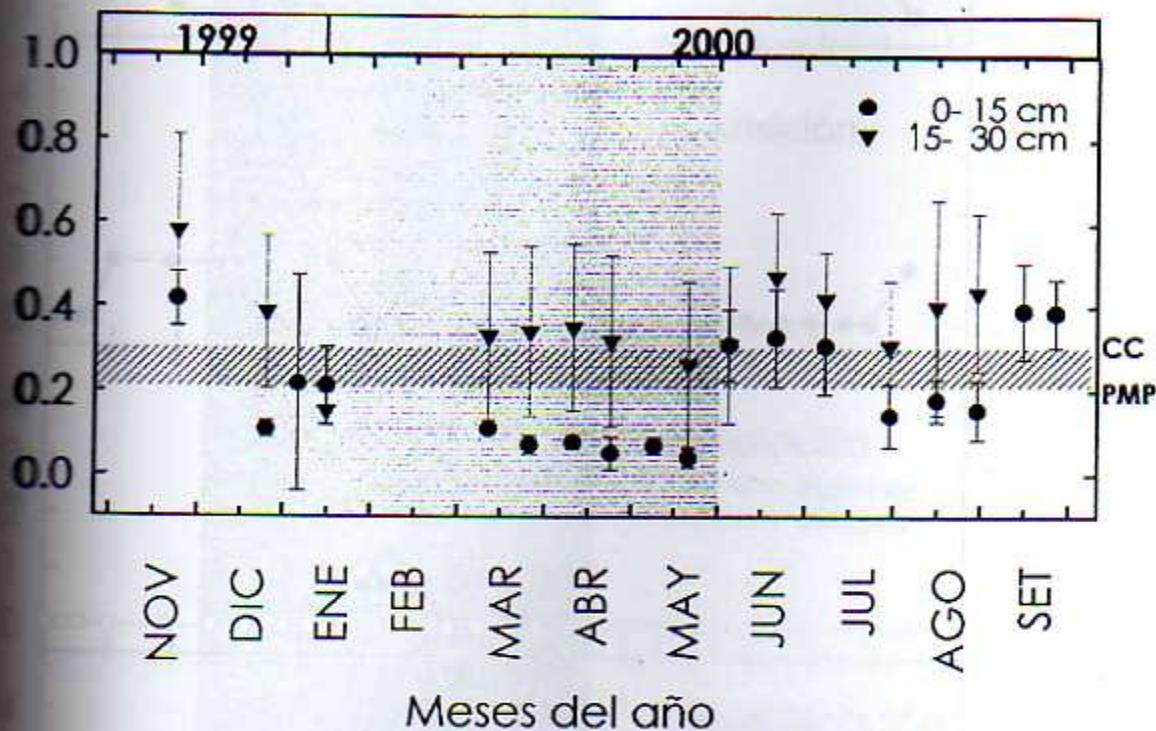
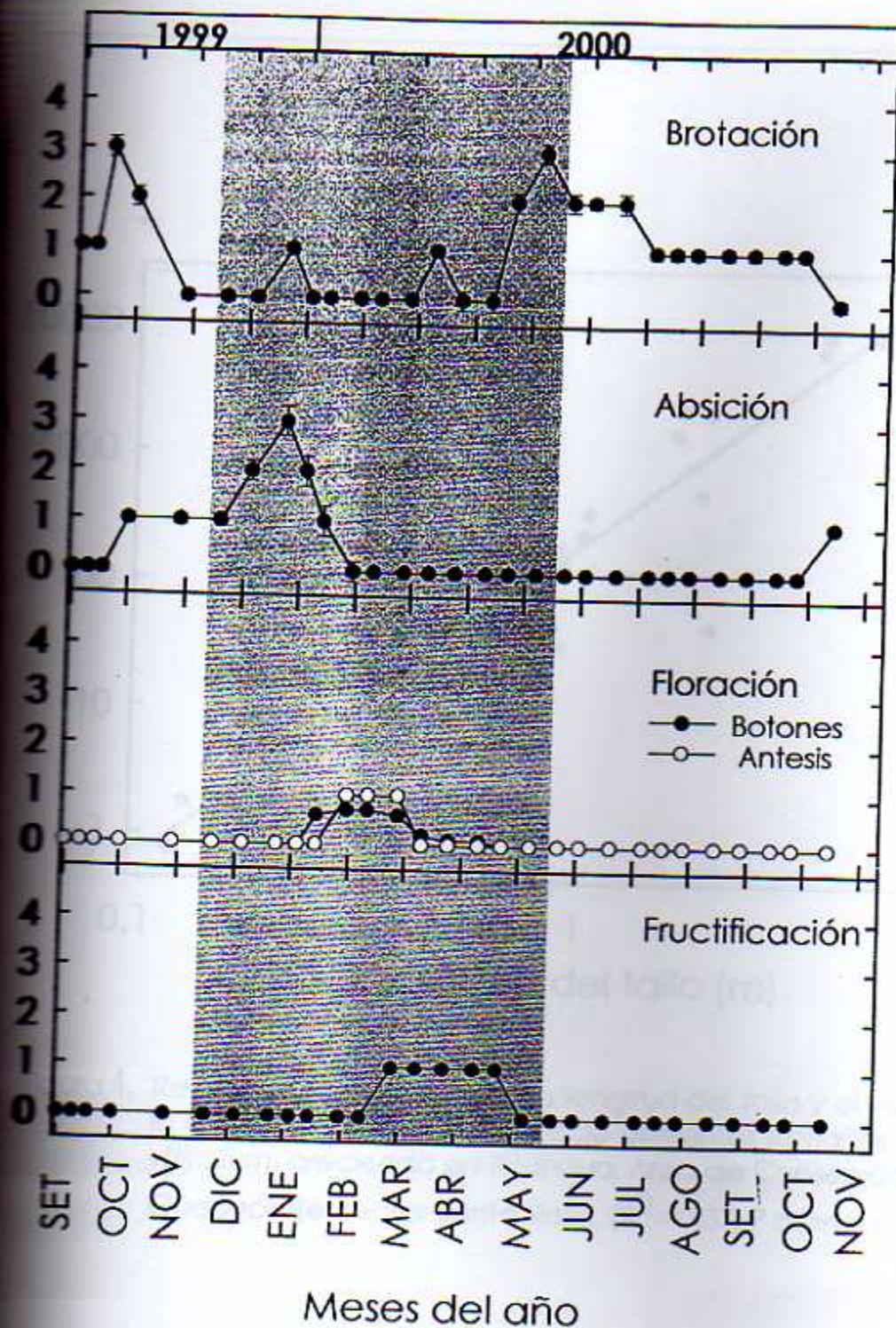


Figura 2. Contenido de agua en el suelo durante el período de estudio, en diferentes fechas cada año, Pitahaya, Área de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa. (CC indica capacidad de campo (0.33 bares, 30.07% de humedad), PMP el punto de marchitez permanente (15 bares, 21.21% de humedad), el área sombreada entre ambos representa el agua útil).



3. Fenología de *C. vitifolium*, durante un ciclo anual, Área de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa. Según la escala semicuantitativa de Fournier (0 representa la ausencia del evento fenológico, 1 a 4 rangos de 25% de manifestación de éste. El área sombreada indica la época seca).

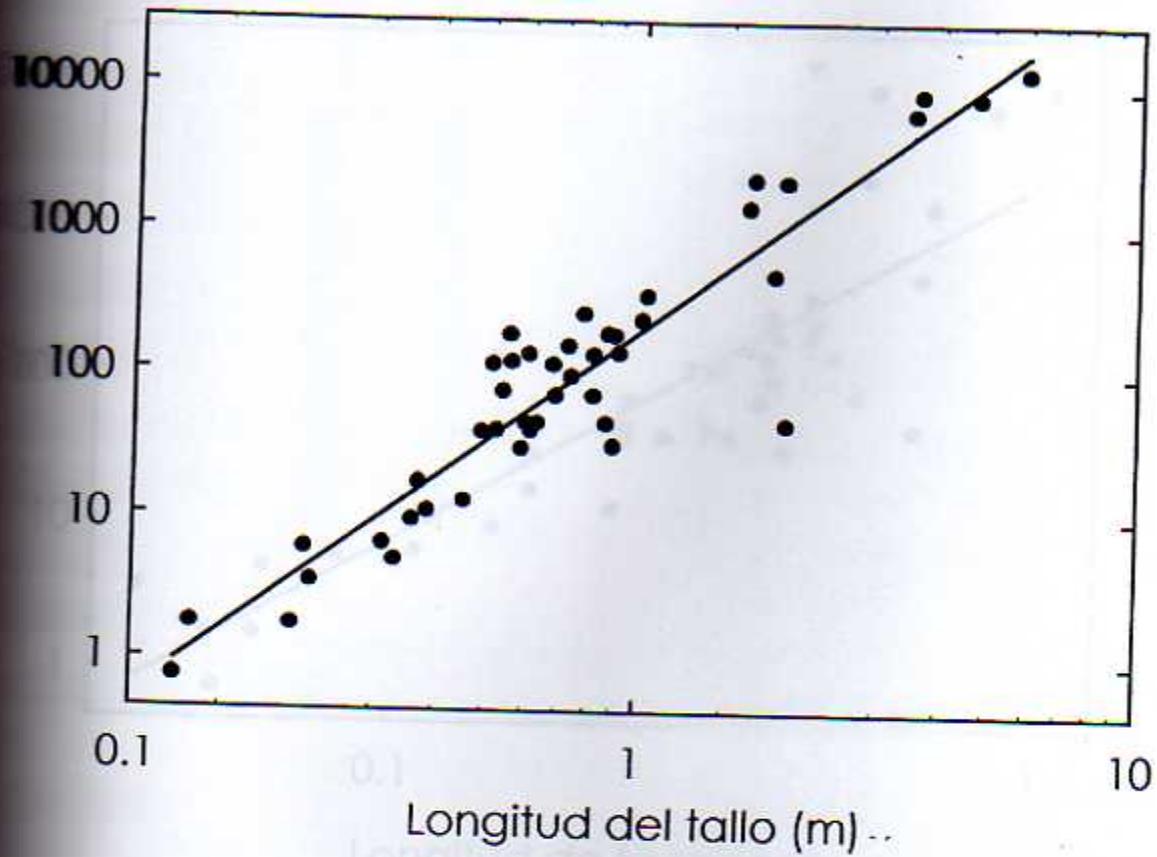
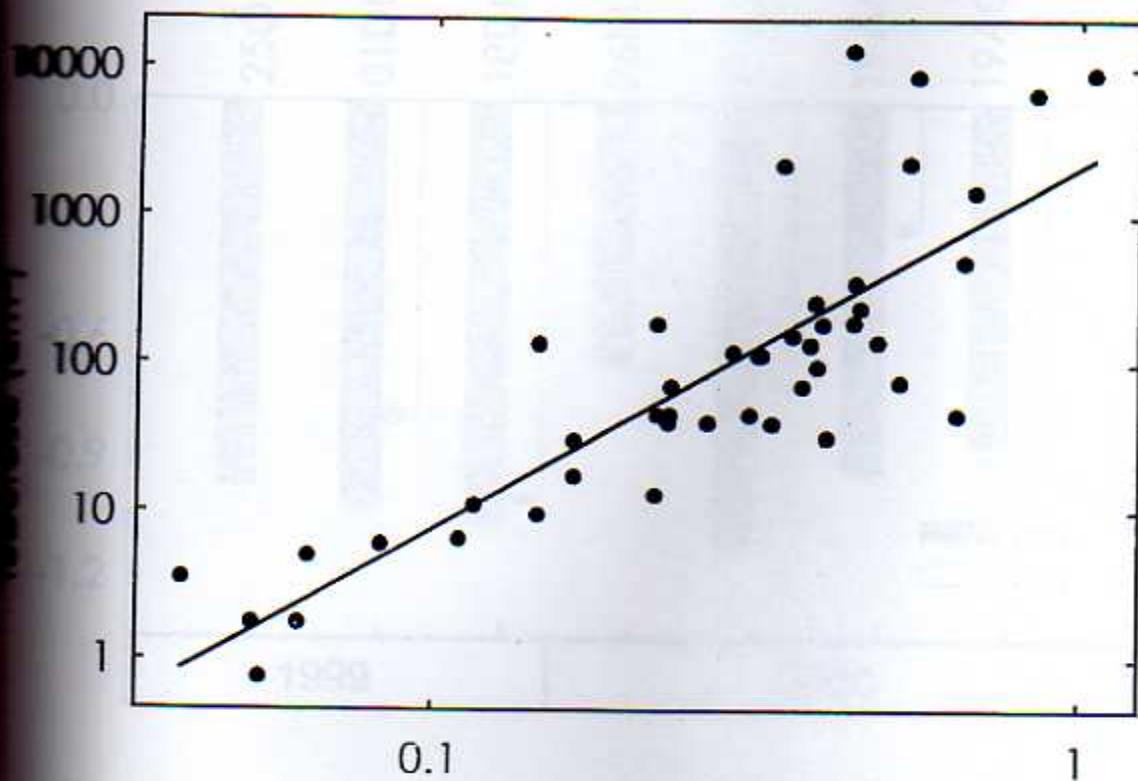


Figura 4. Relación alométrica entre la longitud del tallo y el volumen de la raíz tuberosa de 45 árboles de diferentes tamaños de *C. vitifolium*, creciendo en Pitahaya, Area de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa. ( $R^2 = 0.87$ ,  $P$  menor a 0.05).



Longitud de la raíz (m)

5. Relación alométrica entre la longitud y el volumen de la raíz tuberosa de 45 árboles de diferentes tamaños de *C. vitifolium*, creciendo en Pitahaya, Area de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa ( $R^2 = 0.70$ ,  $P$  menor a 0.05).

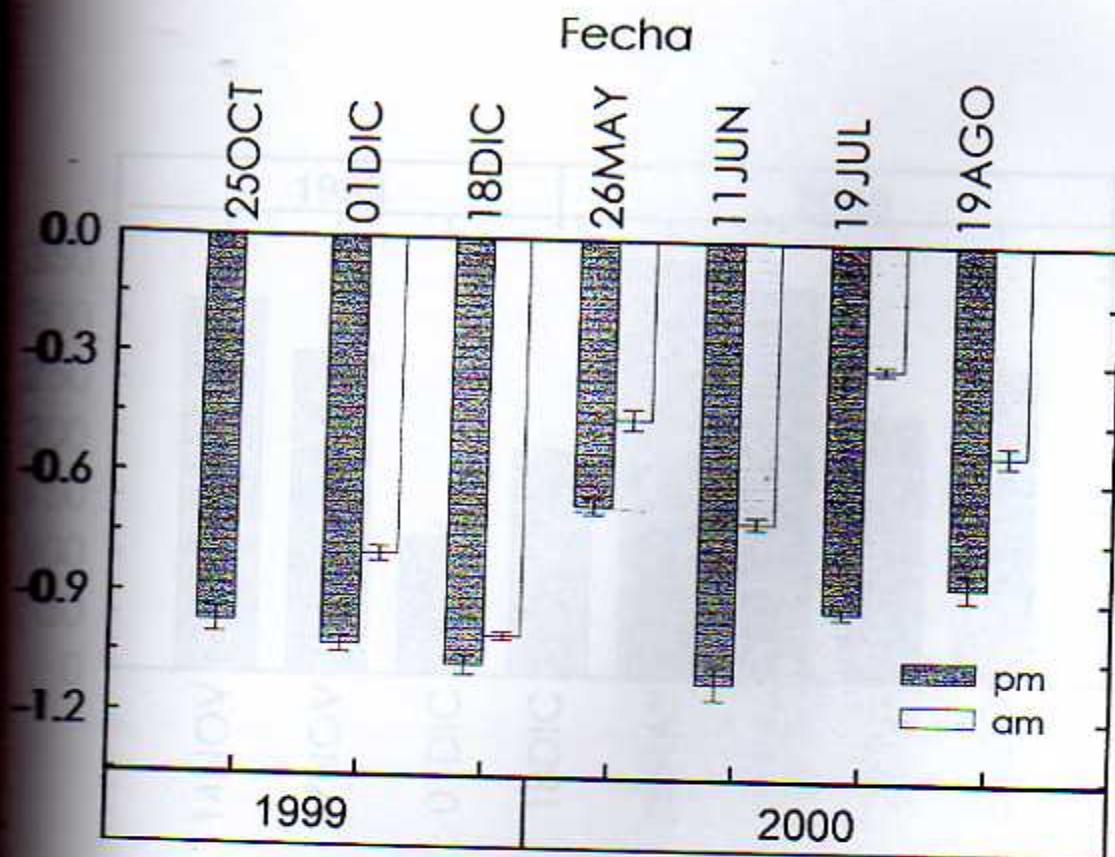


Figura 6. Potencial hídrico de las hojas más jóvenes completamente expandidas de árboles de diferentes tamaños de *C. vitifolium*, medido en diferentes épocas del año, Área de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa. (Cada valor es el promedio de 4 mediciones efectuadas en la hoja más joven completamente expandida de 10 árboles).

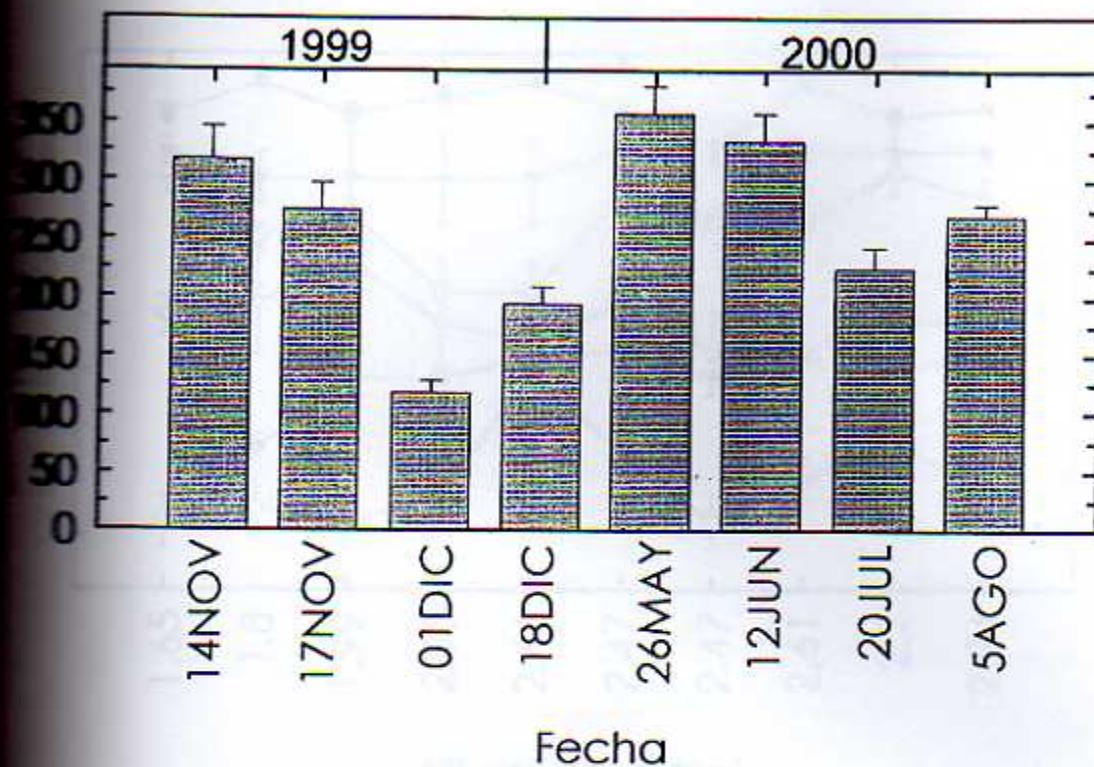
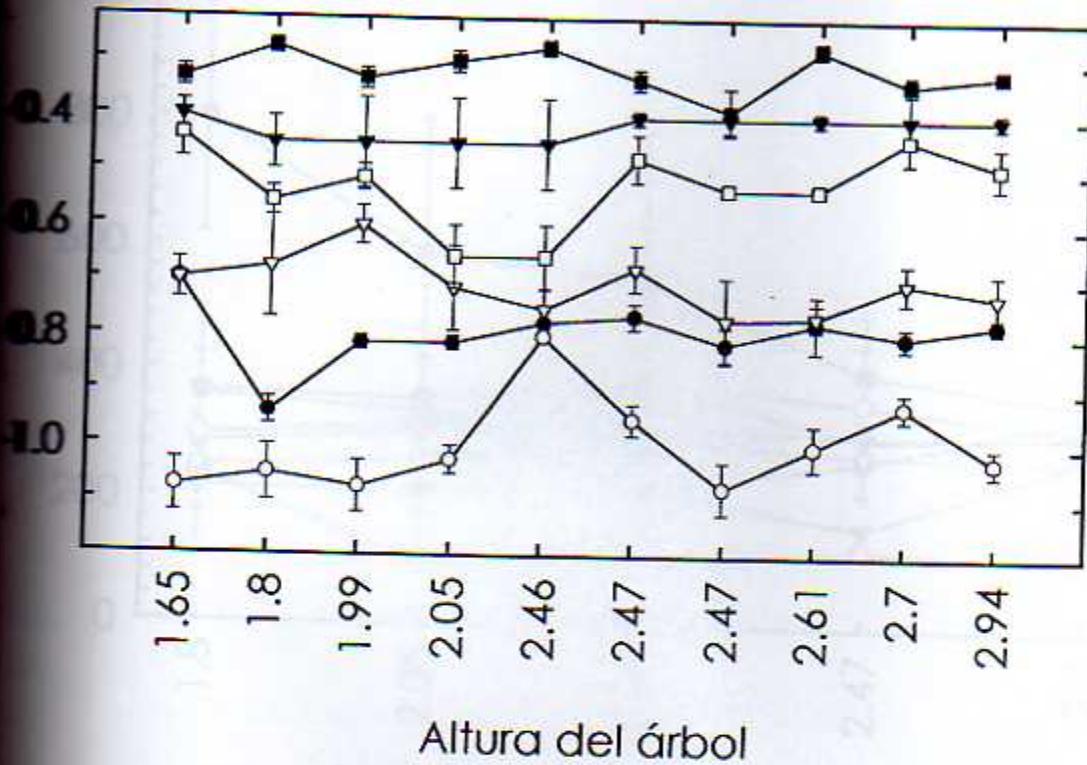
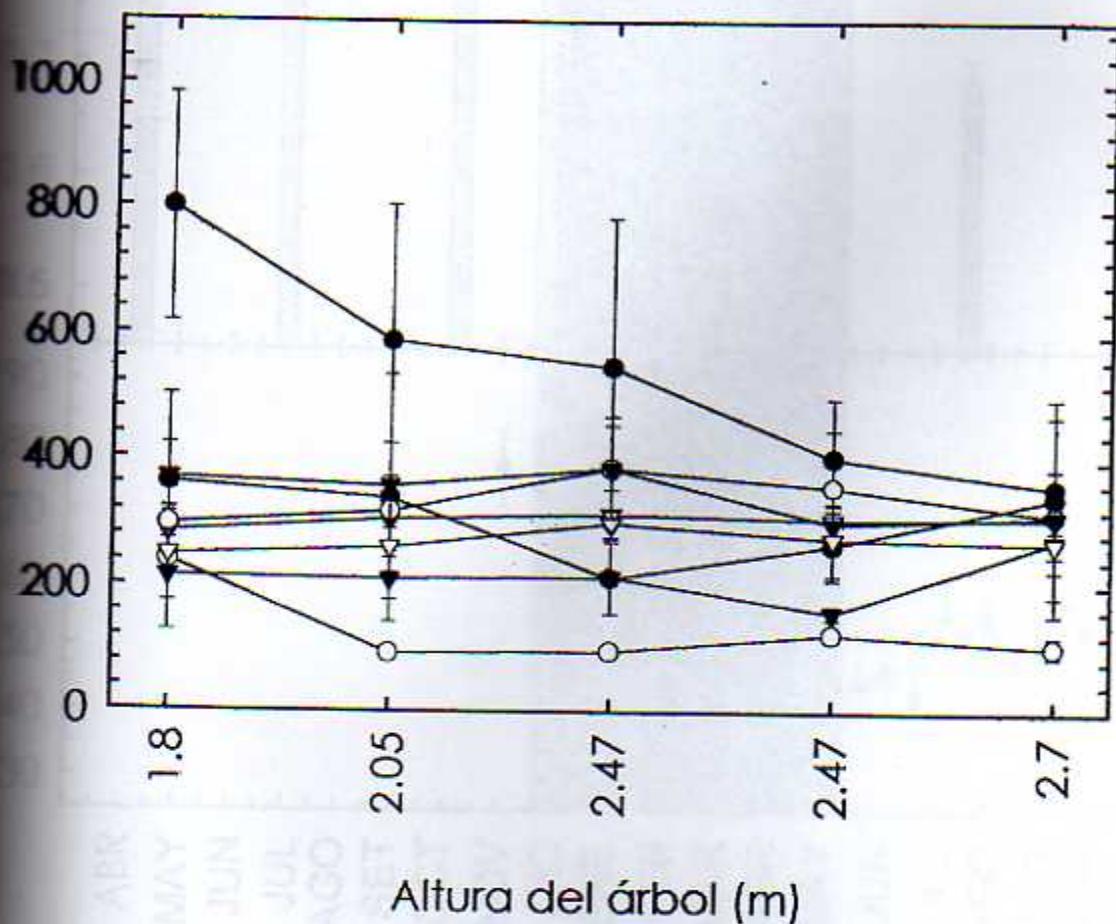


Figura 7. Conductividad estomática en hojas de árboles de diferentes tamaños de *C. vitifolium*, medida en diferentes épocas del año, en el Pitahaya, Área de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa. (Cada valor es el promedio de 4 mediciones efectuadas en la hoja más joven completamente expandida de 5 árboles).



Potencial hídrico de árboles de diferentes tamaños de *C. vitifolium*, medidos durante la mañana en Pitahaya. Área de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa. (—○— 01-diciembre y —●— 18-diciembre de 1999, hojas senescentes; —▽— 26 de mayo y —▼— 11-junio de 2000, hojas jóvenes; —□— 19 de julio y —■— 19-agosto de 2000, hojas maduras).



9. Conductividad estomática de *C. vitifolium*, árboles de diferentes tamaños, evaluada a lo largo de un ciclo anual. Sector Santa Rosa, AC. Debido a las características de brotación de la especie, la edad de las hojas más jóvenes completamente expandidas difirió según la fecha de medición. (● h maduras y ○ h senescentes de 1999; ▼ h jóvenes y ▽ h maduras 2000).

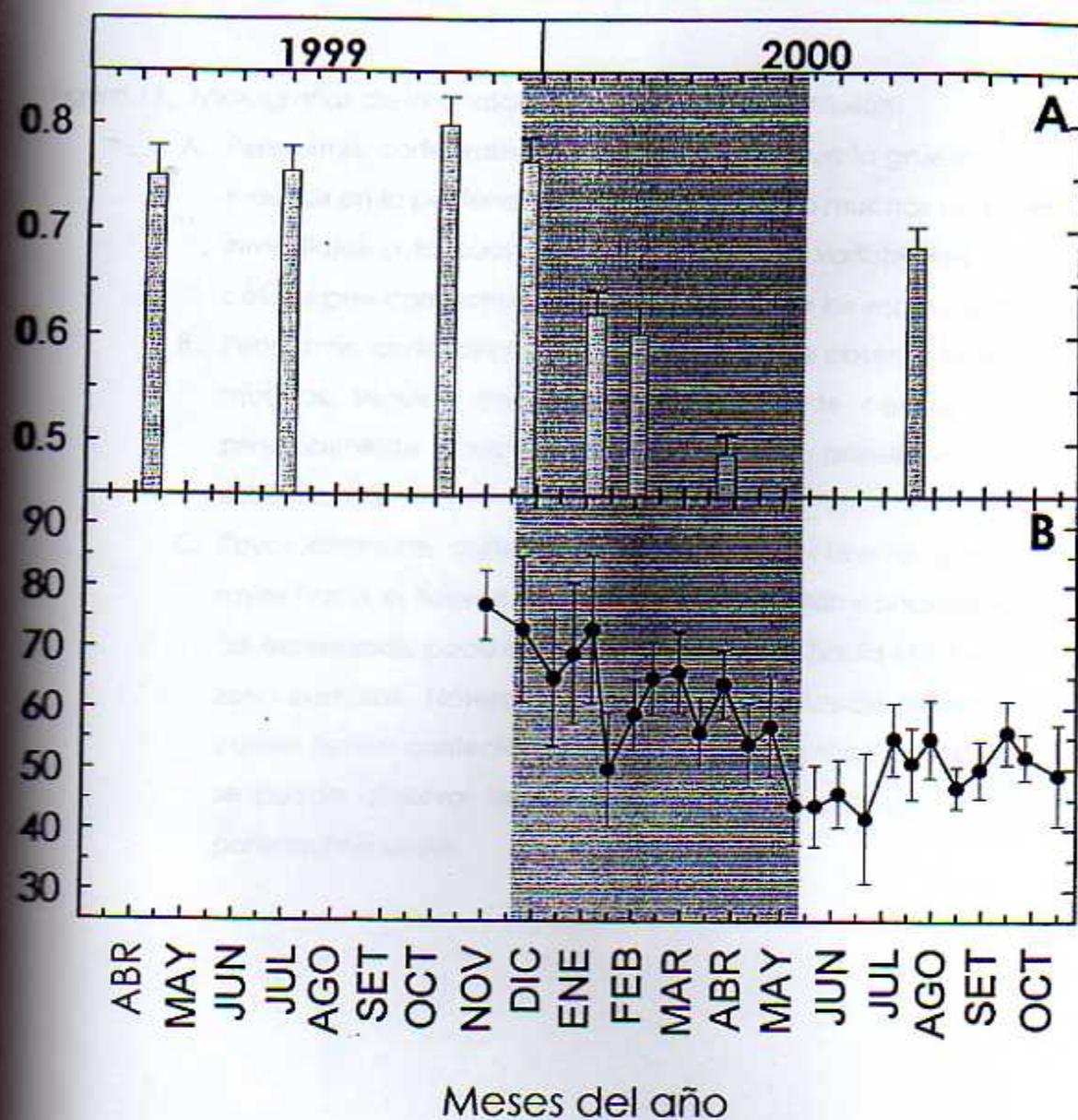


Figura 10. Contenido de agua de la raíz tuberosa de *C. vitifolium*. A. Medido con la técnica de gravimetría en diferentes épocas del año. B. Medido con la técnica de Reflectometría de dominio del tiempo (TDR) a lo largo de un ciclo anual. Área de Conservación Guancaste, sector Santa Rosa. (El área sombreada indica la época seca).

Figura 11. Micrograffas de la anatomía de la raíz de *C. vitifolium*

- A. Peridermis, corte transversal (10X). Se observa la gruesa capa de células muertas en la periferia del tejido, además de muchas drusas en las células inmediatas a la capa externa. Nótese la variabilidad de tallas de las células que componen este tejido, así como los espacios intercelulares.
- B. Peridermis, corte longitudinal radial (20X). Se observa la región de células muertas, seguida por una amplia zona de células con contenidos, principalmente mucílagos, estas células presentan una disposición estratificada.
- C. Rayos dilatados, corte transversal (4X). Se observa como se dilatan los rayos hacia el floema, en esta región hay gran concentración de grupos de esclereidas, poco después de esta zona, hacia el interior se observa la zona cambial. Nótese la presencia de células de diferentes tamaños las cuales tienen contenidos, principalmente gomas y mucílagos. Además se puede observar la mayor densidad de gránulos de almidón en el parénquima radial.

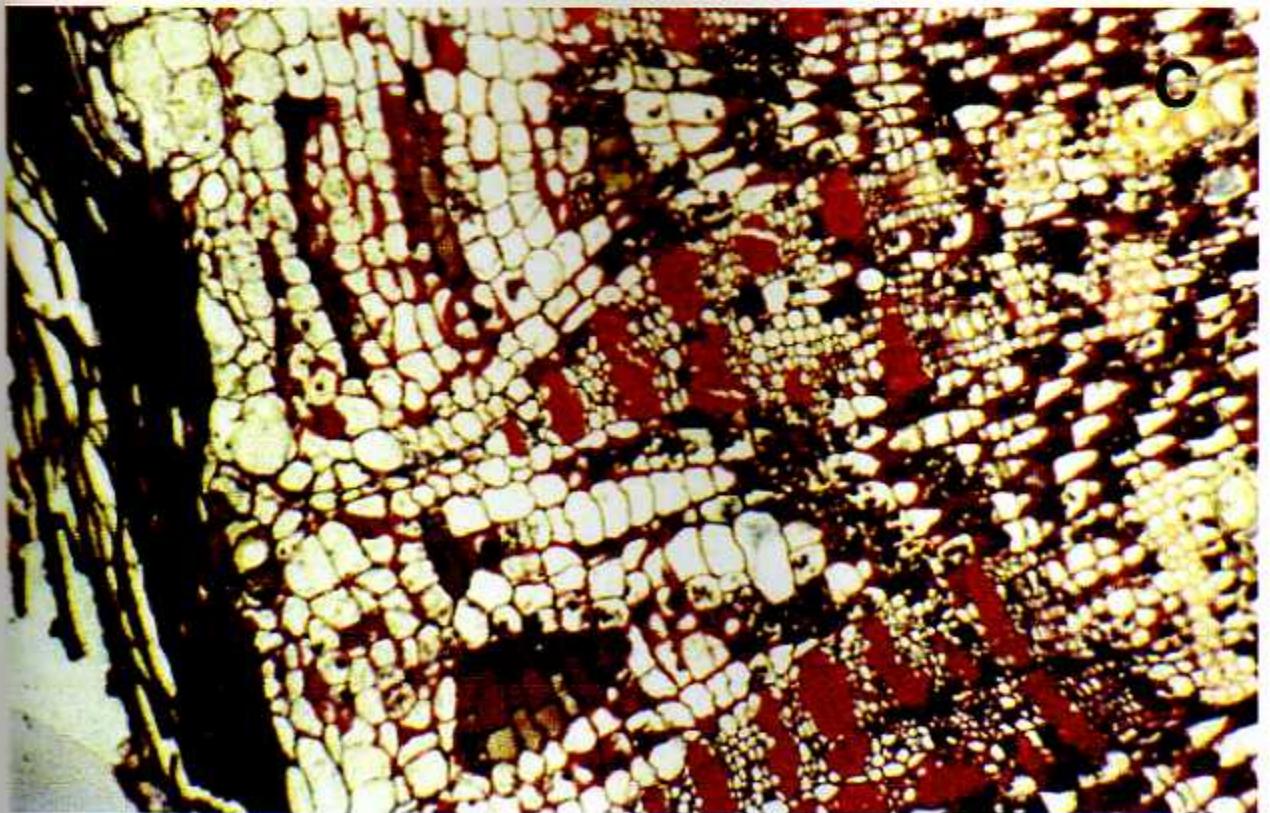
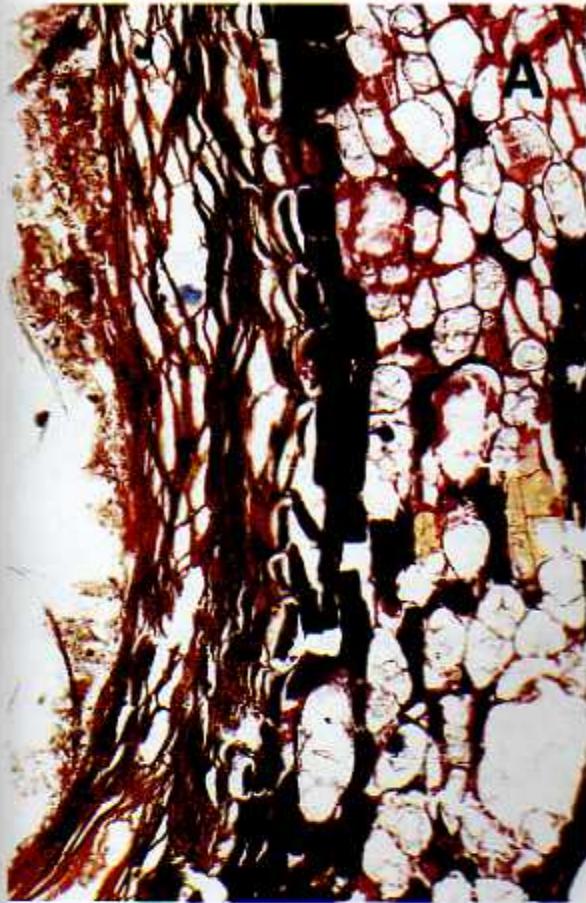


Figura 11 (Continuación)

- D. Floema, cambium, corte transversal (20X). Hacia la periferia se observan grupos de esclereidas, células de diferentes tamaños, algunas con gránulos de almidón y hacia el interior se observa la zona cambial.
- E. Carbohidratos y fenoles, corte longitudinal radial (20X). Los gránulos de almidón se observan como cuerpos más densos que los fenoles, estos últimos tienen una apariencia más esférica y reaccionan tornándose amarillentos.
- F. Floema, corte transversal (40X). Se observan células de transferencia con las paredes y membranas invaginadas, además núcleos y nucleolos de estas células. Nótese los espacios intercelulares entre éstas células.

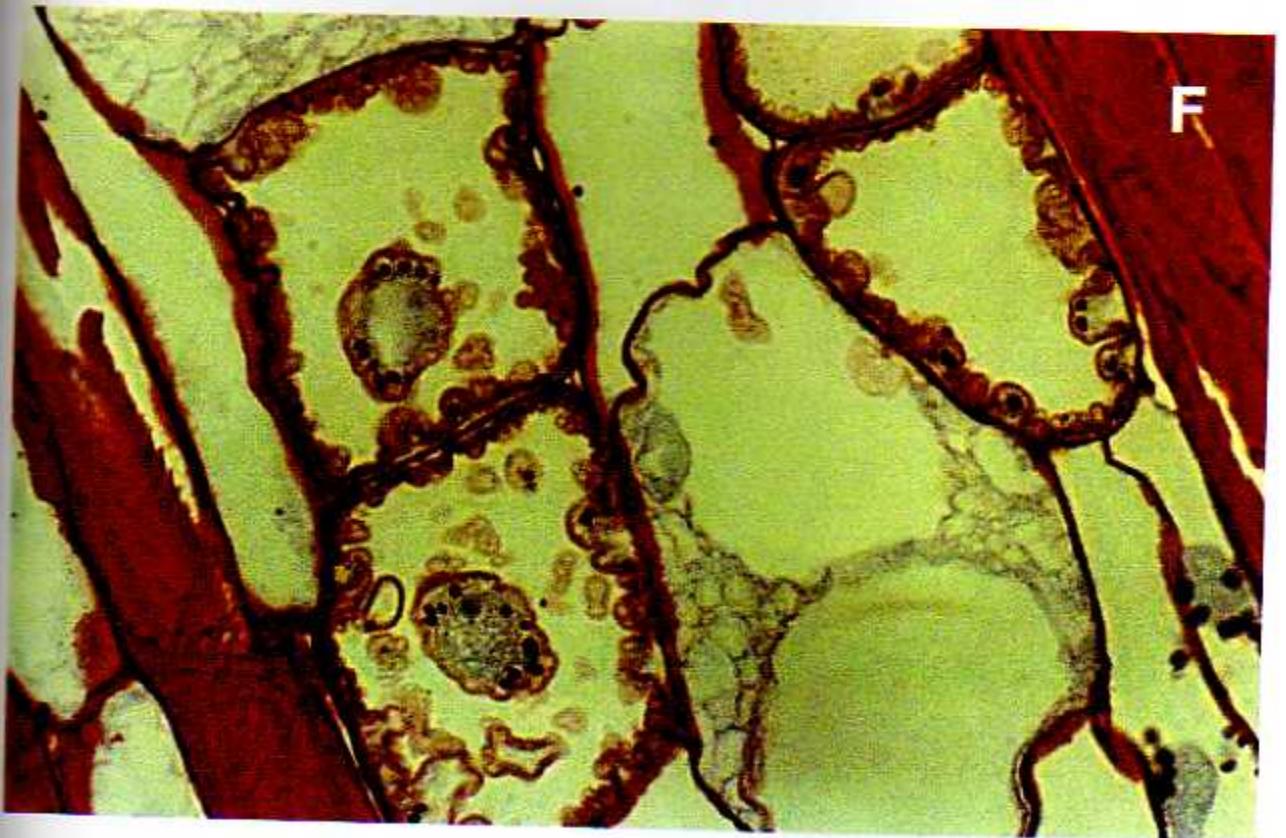
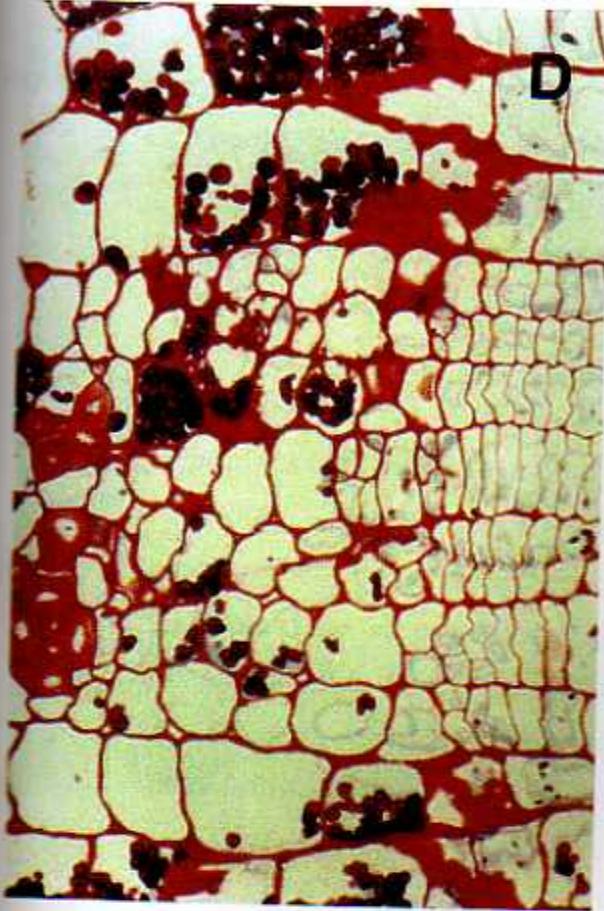


Figura 11 (Continuación)

- G. Xilema, corte transversal (4X). Nótese la abundancia de fibras, además bandas de parénquima dispuestas en forma circular. Hacia la región más cercana a la zona cambial se observa también poca proporción de elementos de los vasos y se distinguen conductos gomíferos dispuestos también en forma circular, muy cerca de los cuales (hacia el interior) se puede observar lo que podría ser un anillo de crecimiento. Existen gránulos de almidón principalmente en el parénquima radial.
- H. Médula, corte transversal (4X). Se observa gran cantidad de células parenquimáticas poco diferenciadas y abundantes gránulos de almidón.
- I. Rayos, corte longitudinal radial (10X). Se observan rayos uniseriados y multiseriados. Nótese la cantidad de gránulos de almidón en las células que componen los rayos, así como fenoles, estos últimos en menor cantidad.

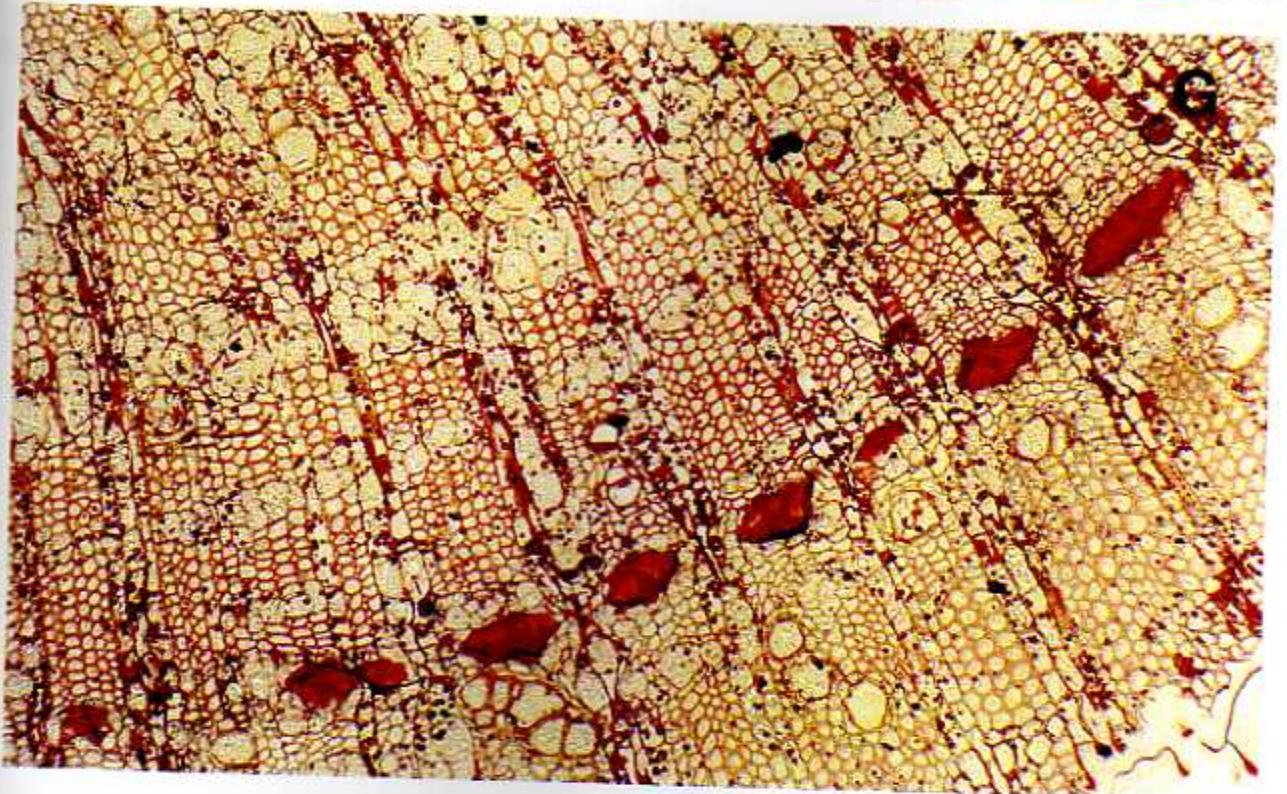


Figura 11 (Continuación)

- J. Conducto gomífero, corte transversal (10X). Nótese la posición del conducto, muy cerca de la zona cambial, además muchas células con gránulos de almidón cerca de las células epiteliales y hacia la periferia grupos de esclereidas.
- K. Conductos gomíferos, corte transversal (4X). Se observa la presencia de conductos gomíferos más orientados hacia la zona del xilema, mucha fibra y gránulos de almidón principalmente en el parénquima radial.
- L. Conducto gomífero, corte longitudinal tangencial (20X). Nótese la disposición radial del conducto, de tal forma que atraviesa el rayo, además, abundantes gránulos de almidón en las células de los rayos.

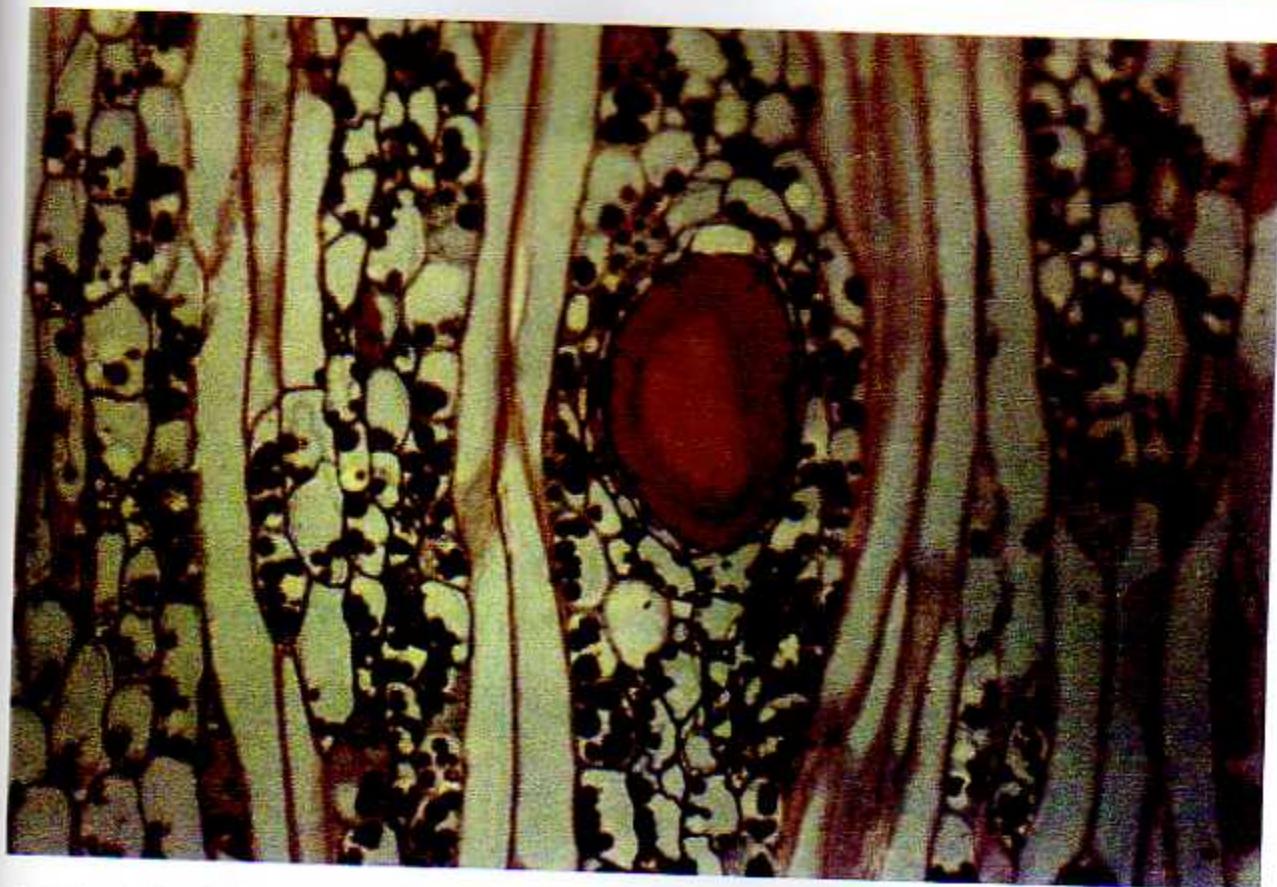


Figura 12. Anatomía comparada de la raíz de *C. vitifolium* durante 4 estados ontogenéticos.

- A. Individuos menores a 1.5 m de altura, corte transversal (4X). Se observan células de parénquima poco diferenciadas y con diámetros muy variados, muchos espacios intercelulares y gránulos de almidón en la médula y en grupos en el parénquima radial.
- B. Individuos entre 1.51 – 3 m de altura, corte transversal (4X). Básicamente se observan un poco de células más diferenciadas, principalmente fibras, menos espacios intercelulares, células parenquimáticas un poco más pequeñas, gránulos de almidón distribuidos en la médula y en el parénquima radial principalmente.
- C. Individuos entre 3.01 – 5 m de altura, corte transversal (4X). Se observa una proporción mayor de fibras, algunos elementos de los vasos, pocas células de parénquima sin diferenciar, gránulos de almidón en el parénquima radial.
- D. Individuos de más de 5 m de altura, corte transversal (4X). Se observa gran cantidad de fibras, bandas de células de parénquima, pocos elementos de los vasos dispuestos en forma difusa y gránulos de almidón principalmente en el parénquima radial. Nótese la presencia de conductos gomíferos dispuestos en forma circular y próximo a éstos una región que podría considerarse un anillo de crecimiento (Flores, comunicación personal).

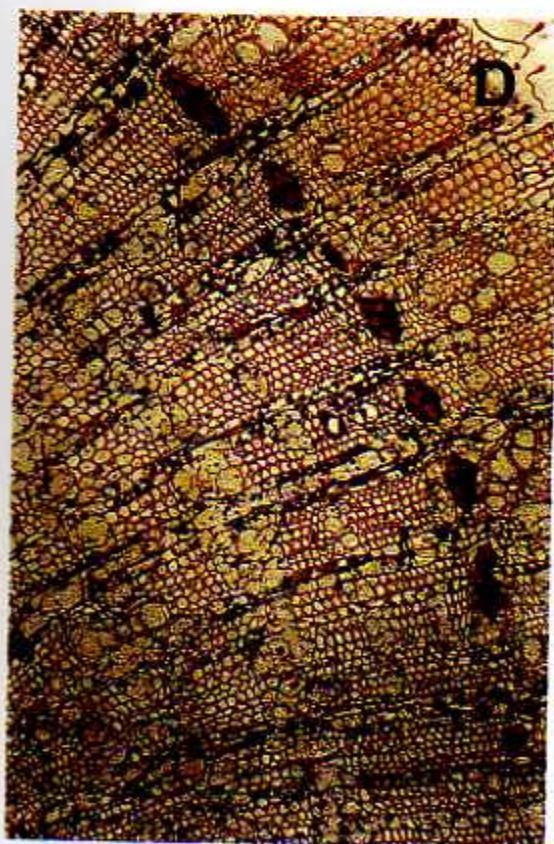
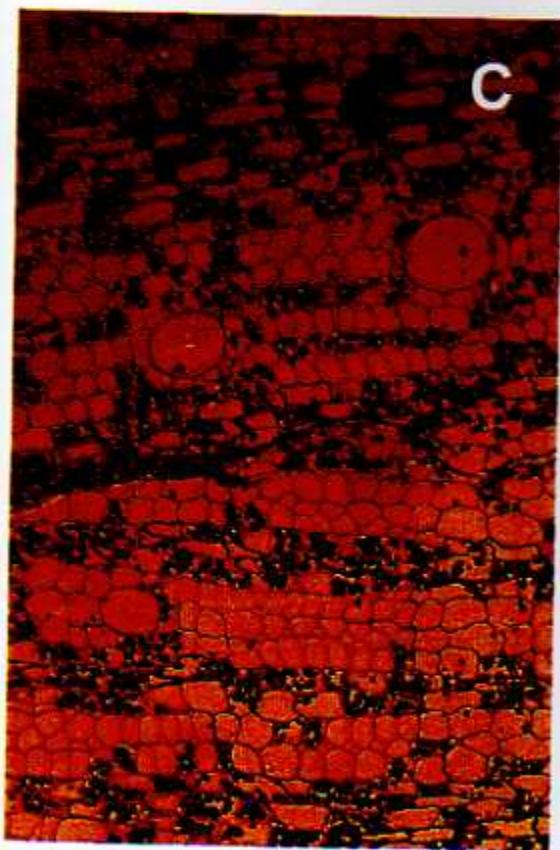
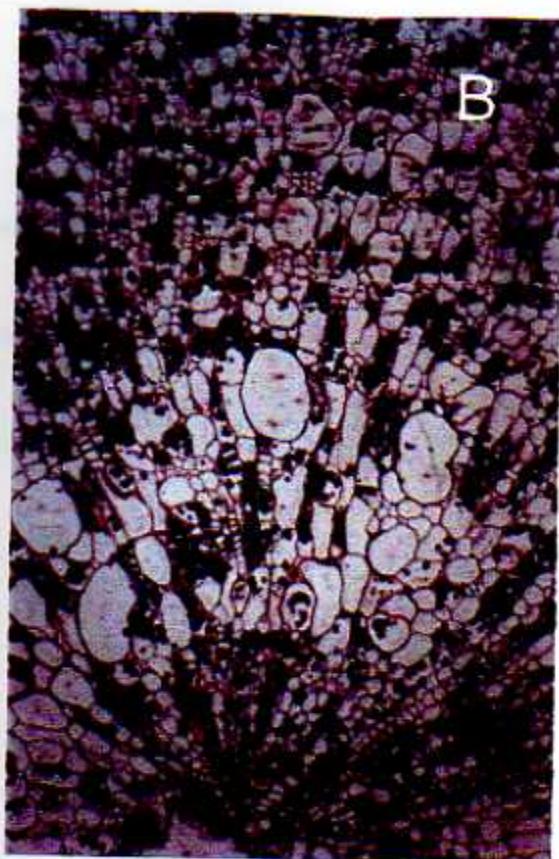
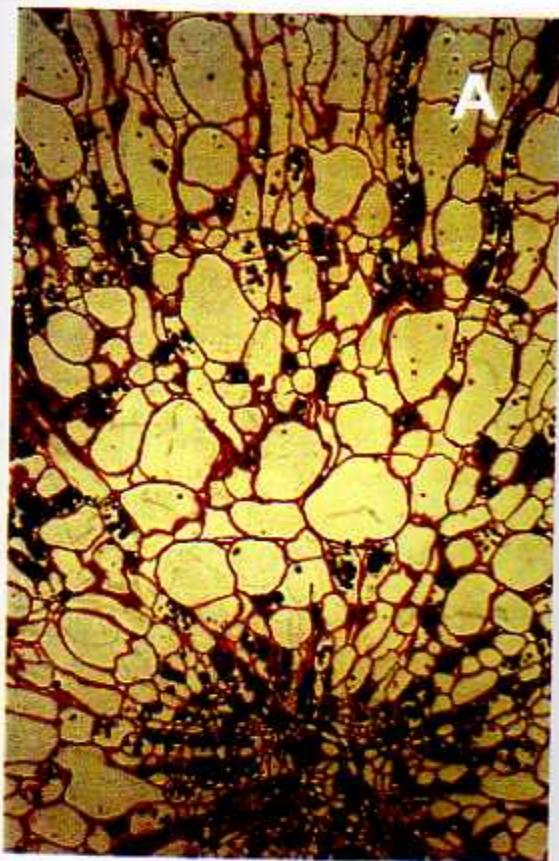


Figura 13. Variaciones estacionales de sustancias ergásticas y de reserva en la raíz de *C. vitifolium*.

- A. Individuo menor a 3 m de altura, excavado el 23 de abril de 1999, corte transversal (4X).
- B. Individuo menor a 3 m de altura, excavado el 29 de diciembre de 1999, corte transversal (4X).
- C. Individuo mayor a 3 m de altura, excavado el 23 de abril de 1999, corte transversal (4X).
- D. Individuo mayor a 3 m de altura, excavado el 29 de enero de 2000, corte transversal (4X).

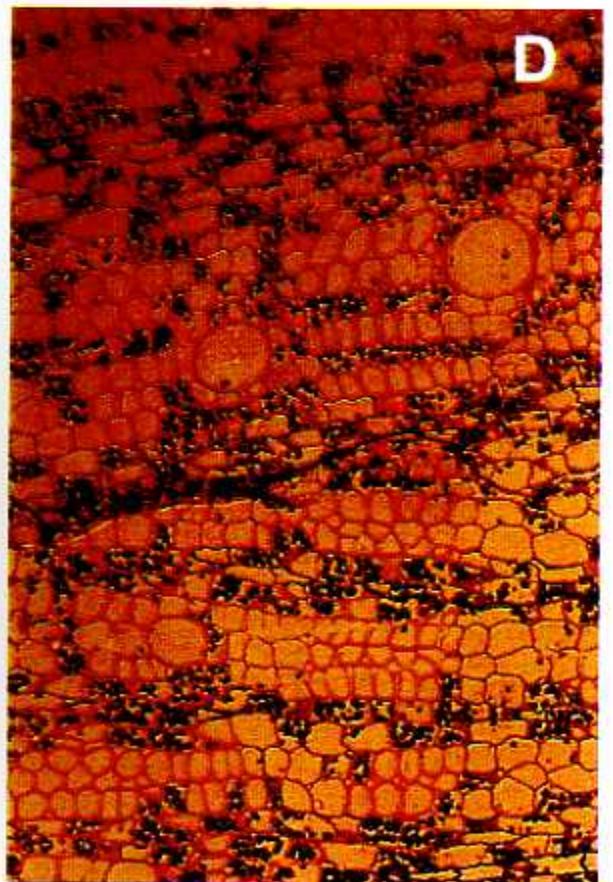
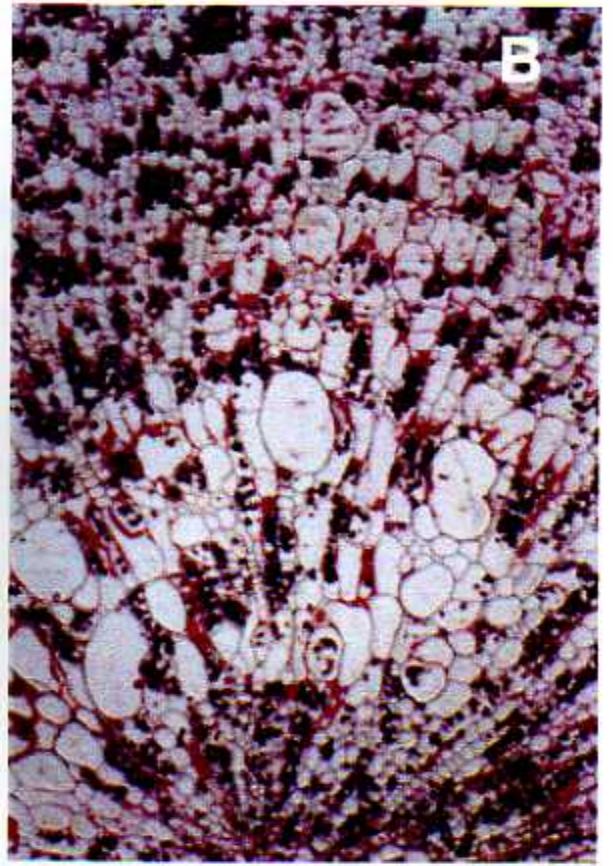


Figura 14. Anatomía comparada de la raíz y el tronco de *C. vitifolium* con el tronco de *S. purpurea*, *B. quinatum* y *B. simaruba*.

- A. Raíz de *C. vitifolium*, corte transversal (4X). Se observan rayos de varias células de grosor, elementos de los vasos solitarios y múltiples distribuidos en forma difusa, bandas de parénquima, también parénquima paratraqueal vasicéntrico.



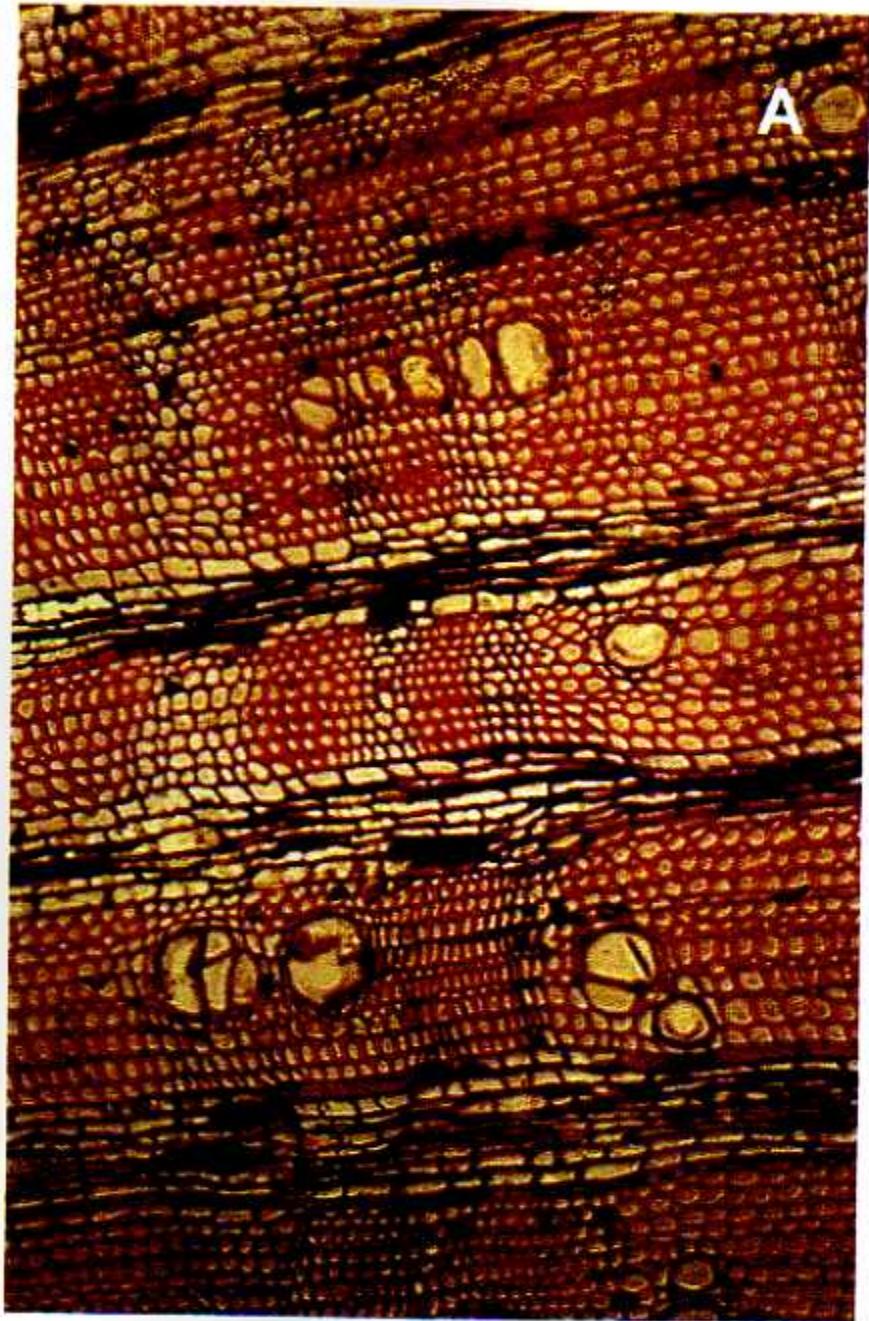


Figura 14. (Continuación)

- B. Tronco de *C. vitifolium*, corte transversal (4X). Se observan rayos de varias células de grosor, mucha fibra, pocos elementos de los vasos solitarios y múltiples dispuestos en forma difusa, poco parénquima paratraqueal vasicéntrico.
- C. Tronco de *S. purpurea*, corte transversal (4X). Se observan rayos de varias células de grosor, elementos de los vasos solitarios y múltiples dispuestos en forma difusa. Sobresale la gran cantidad de filides, muchas fibras y además bandas de parénquima.
- 

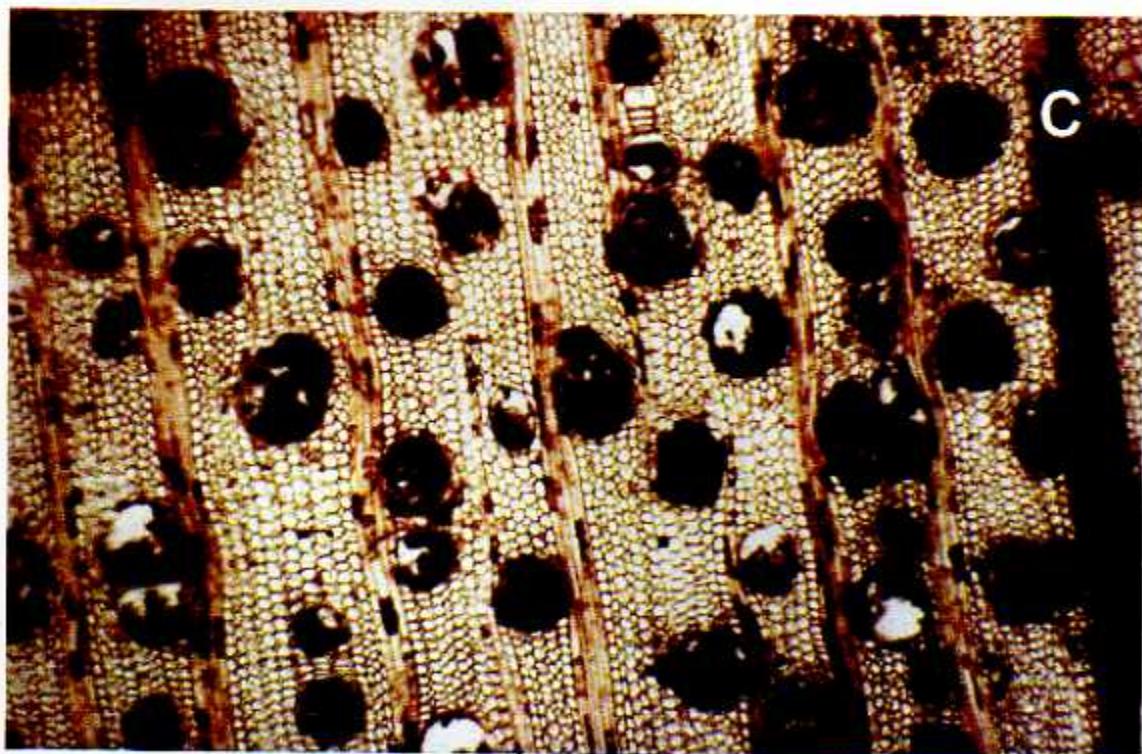
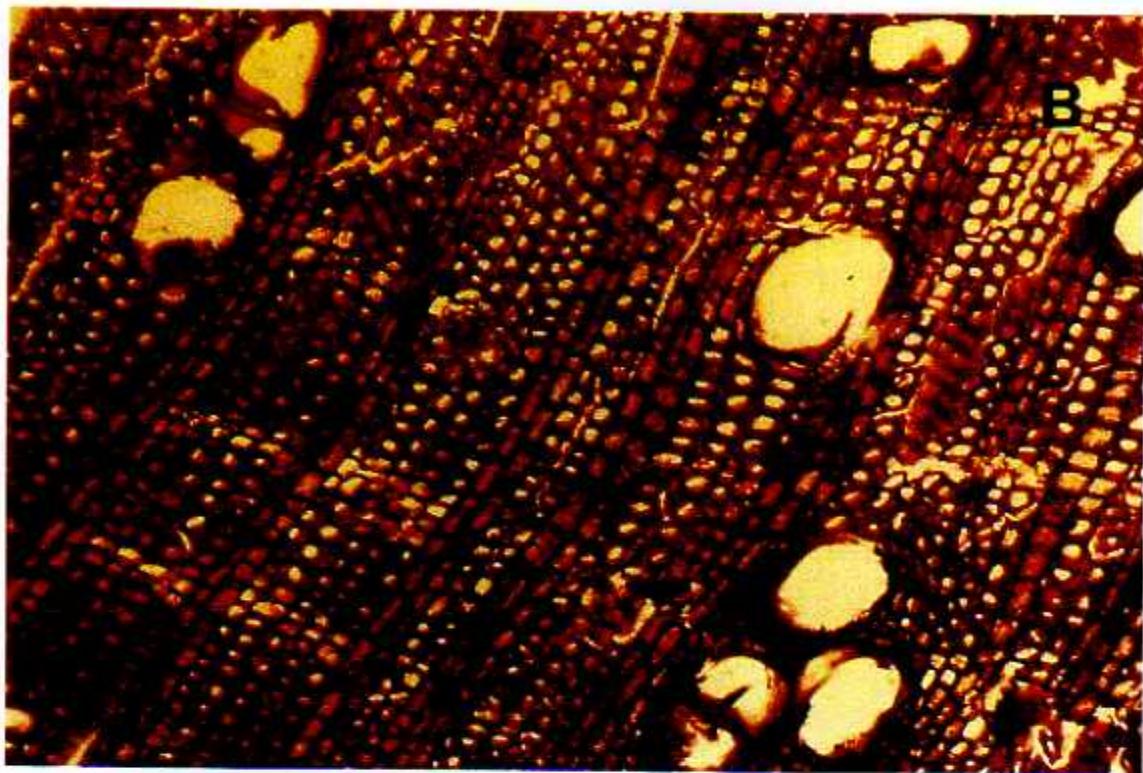
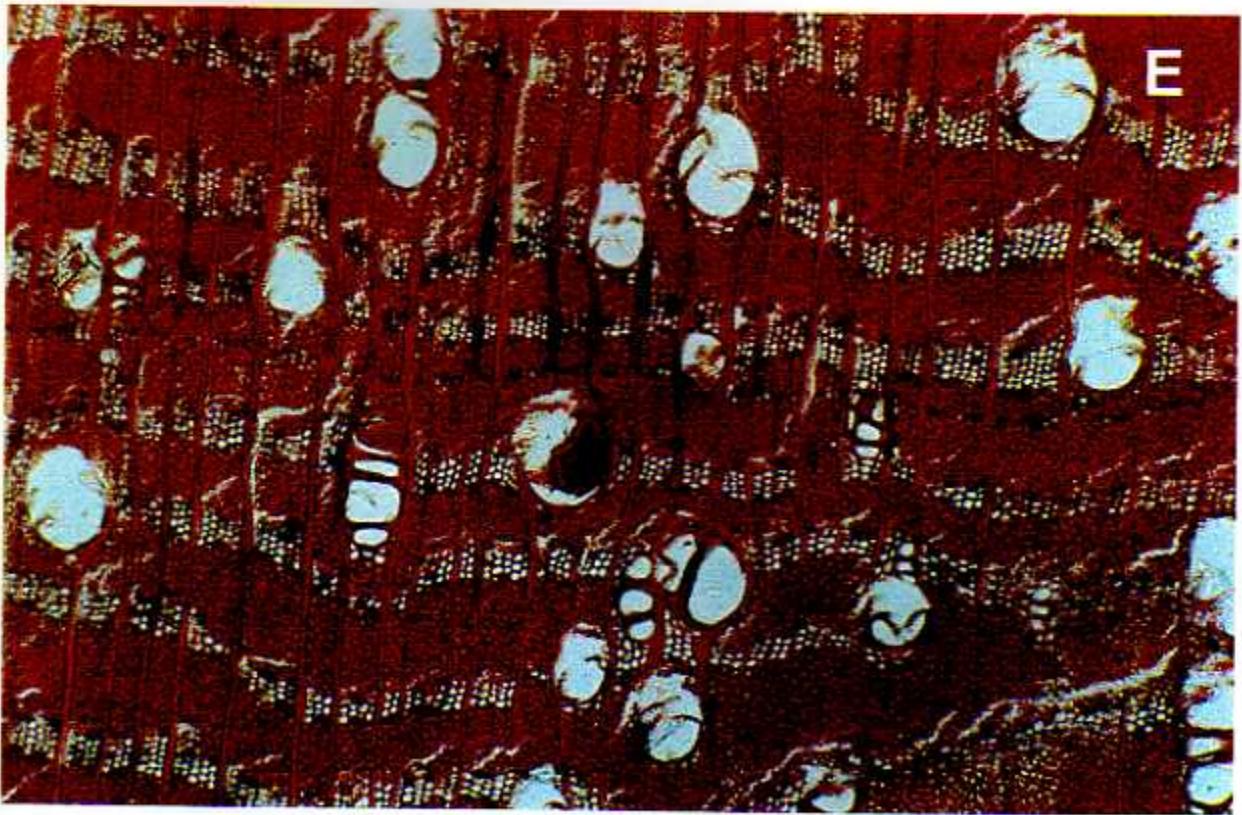
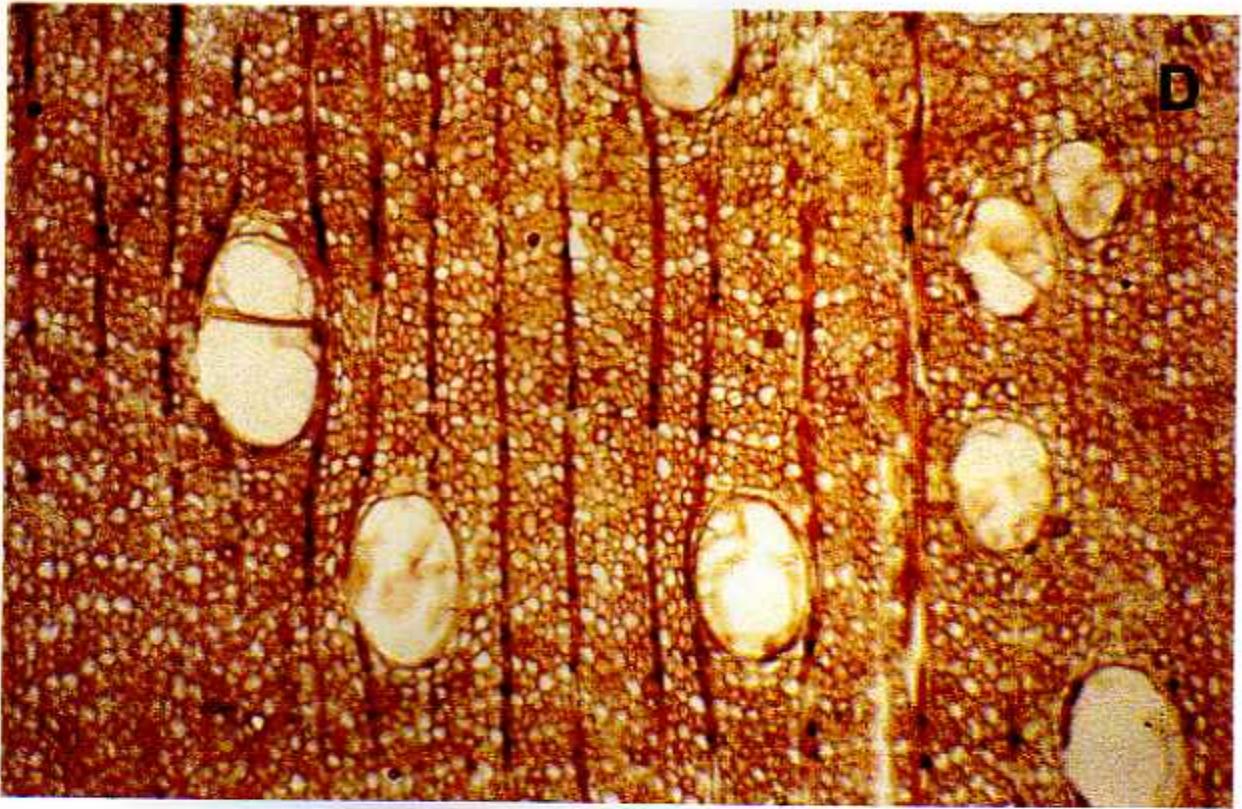


Figura 14 (Continuación)

- D. Tronco de *B. quinatum*, corte transversal (4X). Se observa gran cantidad de fibras y células de parénquima, muchos contenidos, los rayos tienen pocas células de grosor y los elementos de los vasos se observan solitarios, pocos múltiples, dispuestos en forma difusa, también se observan fílides. Parénquima paratraqueal vasicéntrico.
- E. Tronco de *B. simaruba*, corte transversal (4X). Nótese la alta densidad de fibras, además bandas de parénquima, elementos de los vasos simples y múltiples distribuidos en forma difusa, algunos con fílides. Los rayos son de pocas células de grosor.



Cuadro 3. Proporción de tejidos constitutivos de la raíz y el tronco de *C. vitifolium* y los troncos de *B. quinatum*, *B. simaruba* y *S. purpurea*. Muestras tomadas dentro del sector Santa Rosa, Área de Conservación Guanacaste, febrero 2000.

Especie	Fibras (%)	Vasos (%)	Parénquima (%)	Rayos (%)
<i>C. vitifolium</i> (Raíz)	56	9	17	18
<i>C. vitifolium</i> (Tronco)	56	6	18	20
<i>B. quinatum</i>	64	9	16	11
<i>B. simaruba</i>	55	12	25	8
<i>S. purpurea</i>	53	21	11	15

Cuadro 4. Comparación anatómica de la raíz y el tronco de *C. vitifolium* y el tronco de *B. quinatum*, *B. simaruba* y *Spondias purpurea* (De San Román et al., 1981).

Nombre científico	<i>C. vitifolium</i> (Raíz)	<i>C. vitifolium</i> (Tronco)	<i>B. quinatum</i>	<i>B. simaruba</i>	<i>S. purpurea</i>
Peso específico básico	0.14	0.17	0.43	0.31	0.35
Características generales	Cambio color ligeramente visible en superficie transversal.	No hay cambio color en toda la superficie transversal.	Markada diferencia de albura y duramen. La albura es un 55% del total, visto en corte transversal.	No hay cambio de color en toda la superficie transversal.	No hay cambio de color en toda la superficie transversal.
Anillos de crecimiento	Distintos, límites definidos por bandas oscuras, regulares. 4 (ámbito de 4 a 5 / 2.5 cm).	Distintos, límites definidos por bandas oscuras, regulares. 4 (ámbito de 4 a 5 / 2.5 cm).	Diferenciados por bandas oscuras, de 4 a 6/2.5 cm con un promedio de 5.	Visibles a simple vista; límites definidos por bandas oscuras, regulares. 7 anillos (ámbito 6 a 7 / 2.5 cm).	Visibles, límites definidos por bandas oscuras y regulares. 6 anillos en promedio (ámbito 5 a 7/2.5 cm).
Grano	Levemente entrecruzado en bandas finas.	Levemente entrecruzado en bandas finas.	Entrecruzado.	Recto, algunas veces irregulares.	Recto.
Textura	Fina y homogénea.	Fina y homogénea.	Mediana.	Fina y homogénea.	Mediana y homogénea.
Lustre	Regular a ausente.	Regular a ausente.	Regular a bajo.	Regular.	Regular.
Figura	Reflejos dorados superficie radial.	Reflejos dorados, en la superficie radial.		Reflejos dorados en superficie radial.	Reflejos dorados en la superficie radial.
Olor	Olor a goma de almidón, sabor no característico.	Olor a goma de almidón, sabor no característico.	No característico.	No característico.	No característico.
Coloraciones	Ataque de hongos da coloración azulada.	Ataque de hongos da coloración azulada.	Fuerte ataque de hongos en albura, produce manchas casi negras.	Madera es muy propensa a la mancha azul.	Manchas azules en respuesta al ataque de hongos.

## Continuación Cuadro 4.

Elementos de los vasos en corte transversal (Poros)	Visibles a simple vista, redondeados y ovoides, tamaño pequeño a mediano, 75% solitarios y múltiples radiales de 2, 3 y 4 poros. Porosidad difusa, en hileras oblicuas.	Visibles a simple vista, moderadamente grandes (.15-.30 mm); 85% solitarios ovales y 15% múltiples radiales y muy pocos en sentido tangencial. Numerosos filices de paredes delgadas, porosidad difusa.	Apenas visibles a simple vista (.05-.1 mm) redondeados y a veces irregulares. Moderadamente pequeños, 76.6% solitarios, 19.5% múltiples radiales de 2 poros y 3.86% de 3, Pocos poros. Porosidad difusa.	A penas visibles a ligeramente visibles a simple vista; Pequeños a medianos (.05-.2 mm); redondos a ovoides. Mayoría solitarios y múltiples radiales de 2 y 3 poros. Porosidad difusa, en hileras oblicuas. Depósitos de filices.
Parénquima	Visible a simple vista. Apotraqueal reticulado y paratraqueal vasocéntrico y aliforme. Ligeramente más claro que las fibras. Las células de parénquima en corte longitudinal son alargadas verticalmente.	Visible con lupa, apotraqueal difuso, muy irregular el tamaño de las células. La concentración no cambia en el duramen.	Ausente o indistinguible con lupa.	Ausente o indistinguible con lupa.
Rayos	Visibles a simple vista (de .1 a .2 mm de ancho y más de 1 mm de altura. Pocos radios, promedio 31 (ámbito 26 a 36/5 mm lineales)	Hay finos, no visibles a simple vista; algunos medianos generalmente visibles a simple vista. La concentración es baja.	Dos tamaños: a) finos, no visibles sin lupa y visibles con lupa 20X o más. b) moderadamente anchos (.10 a .20 mm) generalmente visibles a simple vista; de menos de 1 mm de altura. Pocos, promedio 38 (ámbito 33-43/5mm lineales).	Moderadamente anchos, visibles a simple vista (de .1 a .2 mm de ancho y 1 mm de altura). Pocos rayos, promedio 21 (ámbito 18 a 25/5 mm lineales).
Otros	Radios, fibras y parénquima en corte longitudinal presentan disposición estratificada.	Radios, fibras y parénquima en corte longitudinal presentan disposición estratificada.	Radios, fibras y parénquima en corte longitudinal presentan disposición estratificada.	

Continuación Cuadro 4.

<p>Descripción microscópica de elementos de los vasos</p>	<p>Poros medianos, diámetro tangencial 197 <math>\mu\text{m}</math> (ámbito 56 - 315 <math>\mu\text{m}</math>). Elementos vasculares largos, promedio 1462 <math>\mu\text{m}</math> (ámbito 1282-1740 <math>\mu\text{m}</math>). Platinas de perforación poco inclinadas. Perforaciones simples y reticuladas. Típidas. Punteado interno y externo. Punteaduras ovadas.</p>	<p>Poros de medianos, diámetro longitudinal 197 <math>\mu\text{m}</math> (ámbito 56 - 315 <math>\mu\text{m}</math>). Elementos vasculares largos, promedio 1462 <math>\mu\text{m}</math> (ámbito 1282-1740 <math>\mu\text{m}</math>). Platinas de perforación poco inclinadas, o muy inclinadas. Perforaciones simples y reticuladas. Típidas regulares. Punteado intervascular interno y externo, punteaduras ovadas. Aperturas extendidas en forma lenticular. Punteado radiovascular grande y redondeado.</p>	<p>Diámetro tangencial, promedio 190 <math>\mu\text{m}</math>, ámbito 120 - 296 <math>\mu\text{m}</math>; elementos de los vasos medianos, promedio 354 <math>\mu\text{m}</math>, ámbito 272 - 454 <math>\mu\text{m}</math>. Platinas de perforación inclinadas; perforaciones simples y múltiples (2-5 barras). Numerosas lípidos y una goma color vino muy abundante. Punteado intervascular alterno, aperturas lenticulares incluidas. Punteado radiovascular semejante al intervascular.</p>	<p>Medanos, diámetro tangencial promedio 117 <math>\mu\text{m}</math> (ámbito 65- 167 <math>\mu\text{m}</math>). Elementos vasculares de mediana longitud, promedio 517 <math>\mu\text{m}</math> (ámbito 315 - 704 <math>\mu\text{m}</math>). Platinas de perforación muy inclinadas, perforación simple, punteado intervascular alterno, compacto. Punteaduras poligonales, pentagonales principalmente. Aperturas lenticulares en su mayoría incluidas y ocasionalmente extendidas. Punteado radiovascular grande redondeado.</p>	<p>Poros medianos, diámetro tangencial promedio 145 <math>\mu\text{m}</math> (ámbito 74- 269 <math>\mu\text{m}</math>). Elementos vasculares de longitud mediana, promedio 378 <math>\mu\text{m}</math> (ámbito 148- 648 <math>\mu\text{m}</math>). Platinas de perforación muy inclinadas; perforaciones simples. Depósitos de gomas rojizas, llenan parcialmente los vasos. Punteado intervascular alterno; punteaduras poligonales. Aperturas alargadas extendidas. Punteado radiovascular, abarigado verticalmente.</p>
<p>Parénquima</p>	<p>Mayoría apotraqueal reticular; además paratraqueal escaso y paratraqueal vasicéntrico; multiseriado de 3 a 4 hileras de células de ancho. Ocasionalmente vasicéntrico uniseriado. En el corte longitudinal estas células se observan alargadas verticalmente.</p>	<p>Mayoría apotraqueal reticular; también paratraqueal escaso y paratraqueal vasicéntrico; multiseriado de 3 a 4 hileras de células de ancho. Ocasionalmente vasicéntrico uniseriado. En el corte longitudinal estas células son alargadas verticalmente.</p>	<p>Apotraqueal difuso.</p>	<p>Presente, muy esporádico. Paratraqueal escaso; a penas visible con microscopio. Elementos de parénquima alargados verticalmente en el corte longitudinal.</p>	<p>Presente, muy esporádico. Paratraqueal escaso. Células longitudinales cuadradas y en su mayoría alargadas verticalmente.</p>

Continuación Cuadro 4.

<p><b>Rayos</b></p> <p>Multiseriados, 3 a 8 células de ancho, escasos uniseriados. Altura promedio 32 células o 1543 µm (ámbito 19 a 65 células). Rayos heterogéneos tipo II, Canales horizontales, uno por rayo.</p>	<p>Multiseriados, 4 a 7 células de ancho, escasos uniseriados. Altura promedio 34 células o 1575 µm (ámbito 23 a 57 células o 1045 a 2159 µm). Rayos heterogéneos tipo II. Canales horizontales en los radios, uno por radio.</p>	<p>Multiseriados, 2 a 4 células de ancho; altura promedio 12 células, rango 7 a 30, 0 a 362 µm, rango 205 - 1022 µm; a menudo algunos exageradamente largos, algunos fusionados longitudinalmente, estratificados, células envolventes bien definidas en corte longitudinal radial. Rayos multiseriados heterogéneos, tipo II. Canales horizontales en los radios, uno por radio.</p>	<p>Exclusivamente multiseriados 3 a 8 células de ancho. Altura promedio 22 células o 470 µm (ámbito 13 a 32 células o 324 a 648 µm); heterogéneo tipo III principalmente multiseriados 1 a 2 hileras marginales de células cuadradas; heterogéneo tipo II, escasos, la parte multiseriada compuesta de células procumbentes. Canales intercelulares horizontales, uno en cada radio.</p>	<p>Multiseriados, 3 a 7 células de ancho; escasos uniseriados. Altura 20 células o 616 µm (ámbito 8 a 36 células o 491 a 741 µm). Rayos ocasionalmente fusionados longitudinalmente heterogéneos, tipo II, partes multiseriadas compuestas de células procumbentes, con hileras marginales de células erectas.</p>
<p><b>Fibras</b></p> <p>Fusiformes, punteaduras simples. Medianas, longitud promedio 985 µm (ámbito 80 - 240 µm) diámetro del lumen (ámbito 38 a 216 µm), espesor promedio de la pared 22 µm.</p>	<p>Fusiformes, punteaduras simples, visibles en la pared radial. Medianas, longitud promedio 1068 µm (ámbito 85 - 265 µm) diámetro del lumen (ámbito 41 a 227 µm), espesor promedio de la pared 27 µm, Factor Runkel = 0.44 (Muy buena para papel).</p>	<p>Fusiformes y septadas a través de toda su longitud. Largos, longitud promedio 183 µm, ámbito 1285 - 3000 µm (ámbito 12-45 µm); espesor promedio de la pared 4.48 µm, ámbito 2.39 - 7.15 µm. Factor de Runkel = 0.33 (Buena para pulpa y papel).</p>	<p>Fusiformes, septadas de 1 a 3 punteaduras simples. Medianas, longitud promedio 1052 µm (ámbito 864 - 1295 µm), diámetro máximo promedio 139 µm (ámbito 100-200 µm); diámetro promedio del lumen 90 µm (ámbito 45-136 µm); espesor promedio de la pared 24 µm. Factor Runkel = 0.52 (Muy buena para papel).</p>	<p>Estratificadas, fusiformes. Punteaduras visibles en las paredes radiales y tangenciales. Floras septadas abundantes (2-4 septas/fibra). Medianas 96 µm (ámbito 682-1114 µm) diámetro total 159 µm (ámbito 118-255 µm); diámetro del lumen 119 µm (ámbito 82-227 µm), espesor de pared 20 µm. Factor de Runkel = 0.34 (Muy buena para papel).</p>
<p><b>Inclusiones</b></p> <p>Abundantes diusas, gomas amarillentas, presentes en las células del sistema axial y radial. Hay abundantes carbohidratos y fenoles.</p>	<p>Abundantes cristales (arúscos), conductos gomíferos amarillentos, en las células del sistema axial y radial. Hay abundantes carbonídratos y fenoles.</p>	<p>Cristales de oxalato de calcio en y parénquima. Goma color vino en espacios intercelulares y dentro de los vasos, da problemas de manchas y lentitud en secado de la madera</p>	<p>Abundantes cristales, libres y solitarios en células procumbentes y cuadradas de los rayos. Cristales múltiples en los receptáculos de las células septadas.</p>	<p>Cristales de forma romboidal, libres y solitarios, ubicados en las células de los radios y parénquima longitudinal.</p>

\*El Facto Runkel es un indicador preliminar para saber si una fibra vegetal es apta para papel y considera principalmente la característica del grosor de la fibra, el resultado se compara con una clasificación que va de muy mala a excelente, según valores que oscilan entre 0 y 1 (Carpio, 1992).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las condiciones microclimáticas experimentadas tanto en el ambiente aéreo como en el edáfico en el sitio de estudio en La Pitahaya permitieron observar el comportamiento fenológico de *C. vitifolium* durante un ciclo anual caracterizado por una fuerte estacionalidad en la distribución de las lluvias, la radiación solar, y el contenido de agua en el suelo.

El comportamiento fenológico de *C. vitifolium* pareció acoplarse bien a los marcados cambios en el ambiente experimentados durante un ciclo anual. Los eventos fenológicos que representan la mayor demanda de recursos para las plantas: la floración, la fructificación y la brotación del follaje, ocurrieron durante la estación seca bajo condiciones de déficit hídrico severo, de acuerdo con criterios convencionales de clasificación del ambiente (Borchert, 1994). El activo comportamiento fenológico de *C. vitifolium* bajo estas condiciones aparentemente tan adversas, ejemplifica la importancia del almacenamiento de recursos en diversos órganos, expresado estructuralmente en este caso en el desarrollo de una prominente raíz tuberosa y un tallo succulento, que aumentan conjuntamente en tamaño a través del rango de edades evaluado.

La raíz y el tallo pueden actuar como amortiguadores del déficit hídrico (Reich y Borchert, 1994; Borchert, 1994; Holbrook *et al*, 1995; Goldstein *et al*, 1998), permitiendo que *C. vitifolium* produzca su follaje a finales de la estación seca, cuando la abundancia de insectos herbívoros es menor, y de tal manera que al inicio de la estación lluviosa las hojas se encuentran completamente desarrolladas, reduciéndose adicionalmente el riesgo de herbivoría y la lixiviación de minerales del follaje.

El desarrollo de una raíz tuberosa en *C. vitifolium* ocurre gracias a la producción de tejidos aptos para la deposición temporal de diversos recursos (agua, carbohidratos, minerales), y de entidades y sustancias químicas capaces de almacenar estos recursos (amiloplastos, mucílagos, cristales). *C. vitifolium* almacena el excedente de carbohidratos sintetizados durante la fase de

desarrollo vegetativo, y a costa de la producción permanente de hojas, cuando las condiciones ambientales son más favorables y cuando el agua, entre otros recursos, no es escaso. Estas reservas son utilizadas por los árboles desfoliados durante la estación seca para obtener la energía necesaria para completar su ciclo fenológico anual (reproducción) e iniciar uno nuevo (brotación temprana).

Las variaciones en la aparición y la magnitud de los eventos fenológicos evaluados podrían deberse a diferencias en el tamaño de los árboles muestreados, ya que es de esperar que individuos más grandes tengan mayor capacidad de almacenamiento (Goldstein *et al.*, 1998). Los individuos de menor altura fueron los últimos en desfoliarse, debido probablemente a que podrían presentar menor tensión hidráulica dada su poca altura, además de potenciales hídricos menos negativos, lo que favorecería la permanencia de follaje por un periodo de tiempo mayor, respecto a los individuos más altos. El periodo de floración y fructificación fue mayor en árboles de tallas mayores, lo que podría significar la ventaja de una mayor cantidad de reservas ganadas al poseer mayor área fotosintética, ya que árboles con más altura presentaron también copas más grandes, así como tallos con mayor volumen y longitud y por lo tanto, igualmente raíces de mayor volumen, esto puede deducirse de los resultados ilustrados en la figura 5. Estas ventajas podrían respaldar la inversión energética que produce un periodo reproductivo más largo.

La ausencia del follaje durante el periodo reproductivo podría permitir que *C. vitifolium* invierta los recursos almacenados en estas actividades reproductivas, al mismo tiempo reduciendo la pérdida transpiracional del agua almacenada. La caída del follaje pudo verse impulsada por el inicio de la estación ventosa y probablemente por una alta sensibilidad de las hojas de esta especie de tallo suculento a los cambios en otras variables ambientales. La estación seca fue caracterizada por la renovada actividad de los vientos alisios del Noreste, que soplan fuertemente desde finales de diciembre y principios de enero. Estos fuertes vientos pudieron haber ocasionado también la caída de botones y flores inmaduras, lo que explicaría al menos parcialmente el bajo porcentaje de flores y frutos registrados en los individuos durante el periodo de estudio. Observaciones

en el campo indicaron que los árboles más protegidos contra el impacto de estos vientos presentaron mayor floración y fructificación que los ubicados en campo abierto, tal como el sitio de La Pitahaya.

Los resultados indican que *C. vitifolium* presenta raíz tuberosa y tallo succulento, ambos con características morfológicas y estructurales típicas de órganos de almacenamiento. El incremento en el tamaño de ambos órganos parece estar muy correlacionado durante el crecimiento de estos árboles ( $R^2 = 0.87$  y  $R^2 = 0.70$ , ambas con  $P < 0.05$ ), lo que indica que tanto los órganos aéreos como subterráneos de las plantas pueden desempeñar importantes funciones de almacenamiento de recursos. Aunque la presencia de órganos subterráneos voluminosos ha sido observada en otras especies de Santa Rosa y en otros ecosistemas con déficit hídrico severo como en El Cerrado de Brasil (Rawitscher, 1948), se desconoce la generalidad de este fenómeno entre la vegetación del bosque seco.

Las excepciones al patrón descrito anteriormente se observaron cuando capas rocosas próximas al meristemo de crecimiento de la raíz impidieron el crecimiento pivotante de este órgano. La principal modificación observada consistió del desarrollo de raíces laterales de longitud considerable.

Las reservas de agua contenidas en la raíz tuberosa y en el tallo succulento de *C. vitifolium* pudieron haber sido usadas para amortiguar las variaciones en el potencial hídrico de las hojas de esta especie a lo largo del año, ya que no se observaron diferencias significativas ( $F, P > 0.05$ ) entre los valores de  $\Psi_H$  diarios medidos en diferentes etapas fenológicas y bajo condiciones climáticas contrastantes. Las diferencias observadas entre los valores de  $\Psi_H$  medidos en la mañana y en la tarde podrían deberse a las diferencias fisiológicas entre hojas de diferentes edades, pero principalmente a diferencias en las condiciones ambientales diarias que afectan la transpiración y reducen el  $\Psi_H$ .

Las mediciones de conductividad estomática revelaron que  $g_s$  se reduce conforme las hojas envejecen. Las hojas viejas observadas al final de la estación lluviosa presentaban síntomas de deterioro de las hojas, lo que desfavorece más la actividad estomática. Las hojas jóvenes presentaron los mayores valores de  $g_s$ .

al inicio de la estación lluviosa, mostrando el efecto del clima sobre la actividad de las hojas jóvenes. Los valores bajos de  $g_s$  obtenidos durante el mes de junio pueden reflejar la influencia de la ausencia de lluvias debido al fenómeno conocido como "veranillo de San Juan".

El régimen hídrico y la demanda fisiológica influenciaron el almacenamiento en la raíz de *C. vitifolium*. Conforme la estación seca se desarrolló, la demanda de agua y de recursos orgánicos como carbohidratos, requeridos para la aparición y el desarrollo de las estructuras reproductivas (flores y frutos), así como la brotación temprana del follaje antes del inicio de las lluvias, ocasionaron la disminución del contenido de agua y de otras sustancias de reserva (almidón), tal y como se observa en la figura 14.

La ausencia de diferencias significativas (T-test pareada,  $P > 0.05$ ) en el comportamiento de  $\Psi_H$  y de  $g_s$  de árboles de diferentes tamaños, podría deberse más bien al pequeño rango de tamaños evaluados más que a la ausencia de la relación en sí. A pesar de estas limitaciones en el rango de tamaños evaluados, es también posible que el almacenamiento de agua haya amortiguado los gradientes de  $\Psi_H$  requeridos para vencer los aumentos de la resistencia axial y gravitacional asociados al crecimiento en altura de las especies perennes.

La presencia de fenoles en la periferia de la raíz de *C. vitifolium* puede ser una expresión más de las estrategias utilizadas por esta especie para lidiar con el microambiente tan contrastante que se genera tanto en la estación seca extrema, como cuando las raíces prácticamente permanecen inundadas durante los meses más lluviosos. Las sustancias fenólicas pueden estar involucradas en la defensa temprana de la raíz ante traumas fisiológicos inducidos por el ambiente (pudriciones, desecación), así como por ataques de microorganismos, patógenos y herbívoros (Agrios, G. 1996).

La presencia de abundantes conductos mucilaginosos y de cantidades extraíbles importantes de mucílagos en esta especie (Chapotin, comunicación personal) también permiten proponer que la raíz tuberosa de *C. vitifolium* y otros órganos suculentos de esta especie como las flores y los troncos, almacenan

agua imbibida en cantidades importantes en los mucilagos, cuya importancia en las relaciones hídricas de algunas especies ha sido ya demostrada (Morse, 1990).

Las semejanzas en la anatomía de la raíz y el tronco de *C. vitifolium* y el tronco de las otras especies suculentas en estudio refleja la convergencia de las estrategias anatómicas y fisiológicas adoptadas por las especies para enfrentar una misma variable limitante, en este caso el déficit hídrico y la influencia de otras variables ambientales. La fenología fue similar en todas estas especies, presentando floración y fructificación cuando no hay lluvias, así como la ausencia del follaje en este período.

La presencia de los requisitos estructurales y funcionales necesarios para la ocurrencia de almacenamiento de agua y carbohidratos, y la presencia de grandes cantidades de mucilagos en diferentes órganos de *C. vitifolium*, permiten concluir que algunas de las características más importantes de la historia natural de esta especie, tales como su intensa actividad fenológica durante la estación seca y su capacidad para regenerar su copa después de un incendio, son el resultado en buena medida de la presencia de estas propiedades de suculencia, que garantizan la abundancia y la supervivencia de *C. vitifolium* como una especie pionera en estadios tempranos de regeneración del bosque seco.

Centro de Investigaciones en Biología, Universidad  
de Costa Rica

Correspondencia: A. Sánchez, C. A. Sánchez, C. A. Sánchez y J. Sánchez,  
Laboratorio de Ecología y Evolución, Universidad de Costa Rica,  
San José, Costa Rica. Dirección de Publicaciones, No. 2, Universidad,  
San José, Costa Rica.

Centro de Investigación en Biología, Universidad de Costa Rica,  
San José, Costa Rica. Dirección de Publicaciones, No. 2, Universidad,  
San José, Costa Rica.

Correspondencia: A. Sánchez, C. A. Sánchez, C. A. Sánchez y J. Sánchez,  
Laboratorio de Ecología y Evolución, Universidad de Costa Rica,  
San José, Costa Rica.

Correspondencia: A. Sánchez, C. A. Sánchez, C. A. Sánchez y J. Sánchez,  
Laboratorio de Ecología y Evolución, Universidad de Costa Rica,  
San José, Costa Rica.

Correspondencia: A. Sánchez, C. A. Sánchez, C. A. Sánchez y J. Sánchez,  
Laboratorio de Ecología y Evolución, Universidad de Costa Rica,  
San José, Costa Rica.

## LITERATURA CITADA

- Agrios, G. Fitopatología. 2<sup>da</sup> Ed. Editorial Limusa, S. A. México. p 110-113.
- Bawa, K. y Frankie, G. 1991. *Cochlospermum vitifolium* (Cochlospermaceae) (Poro-poro, Cochlospermum, Stik tree, Cotton Tree). Plantas. In Janzen, D. (Ed.) Historia Natural de Costa Rica. Editorial UCR. San José, Costa Rica. p 217-219.
- Bell, T, Pate, J. y Dixon, K. 1996. Relationships between fire response, morphology, root anatomy and starch distribution in South-west Australian Epacridaceae. Annual of Botany 77: 357-364.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. Ecology 75: 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, whit some thoughts concerning the evolution of trees. IAWA Bulletin n.s., 5: 275-294.
- Carpio, I. 1992. Manual de Procedimientos para la Sección de Anatomía y Morfología de la Madera. INII 77-92. Laboratorio de Productos Forestales, Instituto de Investigaciones en Ingeniería, Universidad de Costa Rica, San José. 36 p.
- Carpio, I.; Arroyo, O. y Sánchez, E. 1996. Anatomía y ultraestructura de 20 especies maderables de importancia comercial en Costa Rica. Informe final del Proyecto: INII-110-96. Oficina de Publicaciones de la Universidad de Costa Rica. San José. 114 p.
- Costa Rica, Area de Conservación Guanacaste- Ministerio de Ambiente y Energía. 1998. Nomination for inclusion in the world hereditage list of natural properties. Mimeografiado.
- Covarubias, A. y Mata, I. 1979. Estudio de la distribución de raíces en árboles de mango. Fruticultura mexicana 9: 1-6.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northeastern Costa Rica. Journal of Ecology 60: 147-170.
- Daubenmire, R. 1972. Ecology of *Hyparrhenia rufa* (Ness) in derived savanna in

- North-Western Costa Rica. *Journal of applied Ecology* 9: 11- 23.
- Davie, S. y Stassen, P. 1997. The effect of fruit thinning and tree pruning on tree starch reserves and on fruit retention of "Sensation" mango trees. *Journal of Ecology* 336- 342.
- De San Román, M.; González, G.; López, A.; Rivera, D.; Méndez, L.; Bonilla, L.; Carpio, I. y Muñoz, A. 1981. Propiedades y usos de 48 especies maderables de Llanos de Cortés, Guanacaste. Preparado por: LPF-CATIE-UCR-MAG. Costa Rica. p 132- 136.
- Ewers, F. y Cruziat, P. 1996. Measuring water transport and storage. *Plant, Cell and Environment* 36: 120- 148.
- Fernández, D. 1995. Manual de procedimientos para el curso de Microtécnicas. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Mimeografiado.
- Flores, E. 1999. La planta: estructura y función. 2<sup>a</sup>ed. Libro Universitario Regional, Cartago. Costa Rica. p: 369- 479.
- Fournier, L. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Gimenez, A. y Alves, A. 1994. Methods to measure gaseous volume in plants. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 6: 153- 162.
- Goldstein, G., Andrade, J., Meinzer, F., Holbrook, N., Cavelier, J., Jackson, P. y Celis, 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment* 21: 397- 406.
- Hartshorn, G. 1991. Plantas. In Janzen, D. (Ed.) *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial UCR. San José, Costa Rica. p: 122-123.
- Holbrook, N. M. 1995. Stem water storage. Part II. Roles of stems in transport and storage of water. In Gartner, B. (Ed.) *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*. Academic Press Inc. p 151- 174.
- Holbrook, N. M., Burns, M. y Sinclair, T. 1992. Frequency and time-domain dielectric measurements of stem water content in the Arborescent palm, *Sabal palmetto*. *Journal of Experimental Botany* 43: 111- 119.
- Holbrook, N. M. y Sinclair, T. 1992. Water balance in the arborescent palm, *Sabal palmetto*. II Transpiration and water storage. *Plant, Cell and Environment* 15: 401-409.
- Holbrook, N. M.; Whitbeck, J.L. y Mooney, H.A. 1995. Drought responses

- of neotropical dry forest trees. In: S. H. Bullock; H. A. Mooney y E. Medina (Eds). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press. p: 243-276.
- Li-cor. 1989. LI-1600 Steady state porometer instruction manual. Nebraska, U.S.A.
- Littell, R.C., Freund, R.J. y Spector, P.C. 1992. *SAS System for Linear Models*. SAS Institute. 329 p.
- Melcher, P.; Meinzer, F.; Yount, D.; Goldstein, G. y Zimmermann. 1998. Comparative measurements of xylem pressure in transpiring and non-transpiring leaves by means the pressure chamber and the xylem pressure probe. *Journal of Experimental Botany* 327: 1757-1760.
- Monasterio; M. y Sarmiento, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3: 325-356.
- Morse, S. 1990. Water balance in *Hemizonia luzulifolia*: the role of extracellular polysaccharides. *Plant, Cell and Environment* 13: 39-48.
- Mooney, H. A., Bullock, S. H. y Medina, E. 1995. Introduction. En: S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (Eds). *Seasonally Dry Forest*. Cambridge University Press. p: 1-8.
- Nielsen, E.; Sharifi, M.; Rundel, P.; Forseth, I. y Ehleringer, J. 1990. Water relations of stem succulent trees in north-central Baja California. *Oecología* 82: 299-303.
- Opler, P., Frankie, G. y Baker, H. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-188.
- Pinard, M. y Huffman, J. 1997. Fire resistance and bark properties of trees in seasonally dry forest in eastern Bolivia. *Journal of tropical Ecology* 13: 727-740.
- Pittier, H. 1978. *Plantas usuales de Costa Rica*. Editorial Costa Rica. San José, Costa Rica. 329 p.
- Potvin, C., Lechowicz, M.J. y Tardif, S. 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* 71: 1389-1400.
- Rawitscher, F. 1948. The water economy of the vegetation of the "Campos

- Cerrados" in Southern Brazil. *Journal of Ecology* 36: 237- 268.
- Reich, P. y Borchert, R. 1994. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61- 74.
- Ritchie, G. y T. Hinckley. 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv. Ecology Research* 9: 165- 224.
- Rodgers, H. L., Brakke, M.P. y Ewel, J.J. 1995. Shoot damage effects on starch reserves of *Cedrela odorata*. *Biotropica* 27: 71- 77.
- Salisbury, F.B. y Ross, C.W. 1991. *Fisiología vegetal*. 4<sup>ta</sup>. ed. Grupo Editorial Iberoamericana S.A. de C.V. México. p: 75.
- Schenk, H., Callaway, R. y Mahall, B. 1999. Spatial root segregation: are plants territorial?. *Advances in Ecological Research* 28: 145- 180.
- Standley, P.C. 1938. *Flora of Costa Rica*. *Fieldiana, Bot.* 18: 1- 1616.
- Stevens, G. 1991. *Bursera simaruba* (Burseraceae) (Indio desnudo, Jiñocuave, Gumbo limbo). *Plantas*. En: Janzen, D. (Ed.) *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial UCR. San José, Costa Rica. p: 204-205.
- Stone, E. y Kalisz, P. 1991. On the maximum extent of the roots. *Forest Ecology and Management* 46: 59- 102.
- Stratton, L., Goldstein, G. y Meinzer, E. 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environment* 23: 99- 106.
- Taiz, L. y Zeiger, E. 1998. *Plant Physiology*. 2<sup>nd</sup> ed. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Massachusetts. 792p.
- Thompson, D. Wilkinson, S. Bacon, M. y Davies, W. 1997. Multiple signals and mechanisms that regulate leaf growth and stomatal behaviour during water deficit. *Physiología Plantarum* 100: 303- 313.
- Topp, G. C., Davis, J. L. y Anan, A. P., 1980. Electromagnetic determination of soil water content: measurements in coaxial transmission lines. *Water Res. Res.* 16: 574- 582.
- Vareschi, V. 1962. *La quema como factor ecológico en los llanos*. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 23: 9- 31.
- Vargas, G. 1994. *La vegetación de Costa Rica: su riqueza, diversidad y protección*. Editorial Guayacán. San José, Costa Rica. 90 p.

- Ventura, R. y Ortega, F. 1993. *Cochlospermum vitifolium* (Cochlospermaceae). Angiospermas de México. Anatomía de la madera de ocho especies tropicales. *Madera y su uso* 28: 37-43.
- Von Fircks, Y. y Sennerby-Forsse, 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.
- Wright, S. y Cornejo, F. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* 71: 1165- 1175.
- Wright, S. y Van Schaik, C. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist* 143: 192- 199.
- Wullschleger, S.; Hanson, P. Y Todd, D. 1996. Measuring stem water content in four deciduos hardwoods with a time-domain reflectometer. *Tree Physiology* 16: 809- 815.
- Zimmermann, M. H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag. Germany. p 47- 54.
- Zotz, G. y Thomas, V. 1999. How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. *Annals of Botany* 83: 183- 192.



Anexo 1. Cuadro 4. Altura de los árboles de *C. vitifolium* utilizados para las mediciones fisiológicas, ubicados en el sitio conocido como Pitahaya, sector Santa Rosa, ÁCG.

Árbol	Altura (m)	Fenología	Contenido de agua de raíz	Potencial hídrico	Conductividad estomática
1	1.32	X			
2	1.65	X			
3	1.65	X			
4	1.65			X	X
5	1.80			X	
6	1.99			X	
7	2.05	X			
8	2.05			X	X
9	2.32	X			
10	2.46			X	
11	2.47			X	X
12	2.47			X	X
13	2.49	X			
14	2.51	X	X		
15	2.61			X	
16	2.70	X			
17	2.70			X	X
18	2.90	X			
19	2.94			X	
20	3.01	X	X		
21	3.03	X			
22	3.12	X			
23	3.17	X			
24	3.43	X			
25	3.43	X			
26	3.48	X	X		
27	3.59	X	X		
28	3.80	X	X		
29	3.88	X	X		
30	3.88	X			
31	4.34	X			
32	4.40	X	X		
33	4.50	X	X		
34	4.52	X	X		
35	4.58	X	X		
36	4.65	X	X		
37	5.08	X	X		
38	5.13	X	X		
39	8.38	X			
40	9.20	X			

**Anexo 2.** Cuadro 6. Descripción morfológica del pedón "La Pitahaya".

Parque Nacional Santa Rosa. Guanacaste. Octubre

2000.

Horizonte	Color	Textura	Estructura	Consistencia	Poros	Raíces	Limites
A 0-7 cm	Negro	Franco-arcillo-arenoso	Rocosa subangular, fina, débil	Muy friable, ligeramente pegajosa plástica	Comunes mediods, abundantes finos y muy finos	Pocas medianas, comunes finas, abundantes muy finas	
AC 7-12 cm	Pardo oscuro	Arcilloso fino	Granular, mediana, débil	Muy friable, ligeramente pegajosa, plástica	Pocos medianos, comunes finos, abundantes muy finos	Comunes medianas y finas, abundantes muy finas	Claro e irregular
12-22 cm	Pardo amarillento	Arcilloso fino	No se observó	Friable, pegajosa y plástica	Pocos finos, abundantes muy finos		Claro e irregular
2C 32-54 cm	60% Gris amarillento 40%	Arcilloso muy fino	No se observó	Extremadamente firme, muy pegajosa, muy plástica		Pocas finas, comunes muy finas	

**Anexo 3.** Cuadro 7. Análisis químicos y físicos del pedón La Pitahaya, sector Santa Rosa, Área de Conservación Guanacaste. Octubre 2000.

Horizonte	Descripción del pedón
0-7 cm A	Negro en húmedo; franco arcilloso arenoso; estructura rocosa subangular, fina y débil; muy friable, ligeramente pegajoso y plástico; comunes poros medianos y abundantes poros finos y muy finos; pocas raíces medianas, comunes finas y abundantes muy finas; pH 5.11.
7-12 cm AC	Pardo oscuro en húmedo; arcilloso fino; estructura granular, mediana y débil; muy friable, ligeramente pegajoso y plástico; pocos poros medianos, comunes finos y abundantes muy finos; comunes raíces medianas y finas y abundantes raíces muy finas; pH 5.23; límite claro e irregular.
12-22 cm C	Pardo amarillento en húmedo; arcilloso fino; friable, pegajoso y plástico; pocos poros finos y abundantes muy finos; pocas raíces medianas y finas, y comunes muy finas; pH 5.47; límite claro e irregular.
32-54 cm 2C	Gris amarillento en húmedo; arcilloso muy fino; extremadamente firme, muy pegajoso y muy plástico; pocas raíces finas y comunes muy finas; pH 6.1.

HORIZONTE: A (0-7cm)

PH	Cmol(+)/L			%	Cmol(+) )/L			
	Acidez	Bases	CICE		SA	Ca/M g	Mg/K	Ca+Mg /K
5.11	0.29	11.25	11.54	2.5	3.6	16	74	58
NC = (5.5)	(0.5)	(5)	(5)	(10)	(2-5)	(2.5-15)	(10-40)	(5-25)
Bajo	Bajo	Medi o	Medi o	Bajo	Medi o	Alto	Alto	Alto

M.O.	%	Mg/L	Cmol(+)/L			Mg/ L			
	P	K	Ca	Mg	Cu	Fe	Mn	Zn	
5.48	5.8	0.15	8.7	2.4	12.1	415	94	0.8	
(5)	(10)	(0.2)	(4)	(1)	(2)	(10)	(5)	(2)	
Optim o	Bajo	Bajo	Opti mo	Optim o	Opti mo	Alto	Alto	Bajo	

---

## GLOSARIO PARA LA SECCIÓN DE ANATOMÍA

- Albura** Aquella parte de la madera que en el árbol viviente contiene células vivas y materiales de reserva (v. gr., almidón).
- Anillo de crecimiento** En la madera y en la corteza, una capa de crecimiento, según se ve en la sección transversal.
- Cambio (Cambium)** Capa de células en activo proceso de división, que yace entre el xilema secundario y el floema secundario, tejidos a los cuales da origen (Cambio vascular o verdadero).
- Canales Intercelulares** Espacio intercelular tubiforme de longitud indeterminada, en el cual generalmente se depositan resinas, gomas, etc., secretadas por el epitelio. Nota: Puede ser a) axial o b) radial (en el interior de un radio). Sin. Canal resinífero, Conducto gomífero.
- Drusa** Cristal. Agrupación globulosa de cristales, que a veces presenta un núcleo orgánico; se adhiere a la pared celular mediante una incrustación, o, permanece libre en el lumen de la célula.
- Duramen** Porción del cilindro central, constituida por las capas internas del leño, en el árbol en crecimiento, dicha porción no contiene células vivas, y, los materiales de reserva que en ella existían (v. gr., almidón) han sido retirados o convertidos en sustancias propias del duramen. Generalmente es de un color más oscuro que la albura, la diferencia no puede ser siempre claramente distinguible. Sin corazón (término popular).
- Elemento vascular** Uno de los componentes celulares de un vaso.
- Elementos axiales. Término de conveniencia que en anatomía de maderas se emplea en relación con todas las células que no sean componentes de los radios.
- Epitelio** Capa de células parenquimatosas secretorias que circundan un canal o una cavidad intercelular. Sin. Capa epitelial.
- Esclereida** Elemento reforzante, de paredes secundarias gruesas y a menudo lignificadas, el cual generalmente carece de protoplasto cuando adulto. Sin. Célula

esclerótica. Nota: Por forma, las esclereidas varían desde poliédricas hasta algo alargadas, y, frecuentemente son células ramificadas.

**Espacio Intercelular** El espacio entre células. Dos tipos: secretorio y no secretorio.

**Fibra** Término de conveniencia que en anatomía de maderas se emplea en relación con cualquier célula larga y delgada del leño de la corteza interna que no sea un vaso o un parénquima. Nota: A menudo, se clasifican más específicamente como: fibras leñosas o xilemáticas, y fibras liberianas o floemáticas. El término "fibra" también se emplea en el sentido lato en relación con los elementos leñosos o xilemáticos en general.

**Fibrotraqueida** Traqueida fibriforme, comúnmente de pared gruesa y lumen reducido, extremos puntiagudos, y pares de punteaduras areoladas.

**Figura o veteado** Diseño o dibujo que producen en las superficies longitudinales pulidas del leño, la disposición de sus elementos constitutivos, en el plan leñoso, en especial los vasculares, radios leñosos y parénquima leñoso, o también el tamaño y abundancia de los mismos. Las superficies pueden tener veteado pronunciado, veteado suave o bien ser lisas.

**Floema** El tejido más importante que poseen las plantas vasculares para la conducción de alimentos. Puede ser tanto un tejido primario como uno secundario; y está generalmente, pero no invariablemente así, asociado con el xilema. En el tallo de la mayoría de las gimnospermas y de las dicotiledóneas, el floema secundario está separado del xilema secundario por el cambio, meristema al cual debe su origen. Los tipos básicos de células que lo constituyen son: elementos cribosos, células parenquimatosas, fibras y esclereidas. Sin. Líber.

**Grano** Dirección o alineamiento que toman en el plan leñoso sus elementos constitutivos, en especial los alargados verticalmente como fibras y vasos de latifoliadas y traqueidas en coníferas.

**Grano recto** Se da cuando la dirección del haz longitudinal es sensiblemente paralela al eje vertical del árbol; se observa en superficies tangenciales y radiales.

**Idioblasto** Célula notablemente distinta, por lo que respecta a forma y contenido, de las otras células constitutivas del mismo tejido. Nota: Como ejemplo de los que presentan

en el leño, podríamos citar ciertas células cristalíferas, las células oleíferas, y, las células mucilaginosas.

**Lumen** La cavidad de la célula.

**Lustre o brillo** Propiedad que poseen algunas maderas de reflejar la luz en superficies longitudinales.

**Mácula** Sin. de mancha.

**Médula** La parte central de los tallos, formada principalmente por tejido parenquimatoso o blando.

**Meristema** Tejido capaz de experimentar activa división celular para añadir nuevas células al cuerpo de la planta. Meristema apical y Cambio.

**Parénquima** Tejido constituido por células cuya forma es típicamente la de un ladrillo o isométrica y que presentan punteaduras simples; en el leño pueden ser originadas por a) las células iniciales del cambio, con posteriores divisiones transversales de las células hijas (parénquima axial), o por b) las iniciales de los radios (parénquima radial). Sin. Tejido blando, tejido de almacenamiento. Nota: la función principal de estas células es el almacenamiento y la distribución de materias alimenticias.

**Parénquima aliforme** Parénquima con extensiones laterales que semejan alas, según se ve en sección transversal.

**Parénquima paratraqueal** Parénquima axial asociado con los vasos o con las traqueidas vasculares.

**Parénquima vasicéntrico** Parénquima que rodea totalmente un vaso; de ancho variable y de contorno circular o ligeramente ovalado, según se ve en sección transversal.

**Perforación del vaso** Orificio entre un elemento vascular y otro.

**Perforación simple** Orificio único, generalmente grande y más o menos redondeado, en una platina de perforación.

**Peridermis** Capas que sustituyen a la epidermis como cubierta impermeable en los tallos y raíces de mayor edad.

**Platina de perforación** Término de conveniencia para el área de la pared (originalmente no perforada) donde coalescen dos elementos de un vaso.

**Platina de perforación escalariforme** Platina con múltiples perforaciones alargadas y paralelas entre sí. Los restos de la platina, entre las perforaciones, reciben el nombre de barras.

**Poro** Término de conveniencia para la sección transversal de un vaso o de una traqueida vascular.

**Poro múltiple** grupo de dos o más poros dispuestos compactamente y achatados a lo largo de sus líneas de contacto; tal disposición los hace parecer subdivisiones de un mismo poro. Nota: El tipo más común es el poro múltiple radial, en el cual los poros forman hileras radiales y presentan paredes tangenciales achatadas.

**Poro solitario** Poro totalmente rodeado por elementos de otro tipo.

**Porosidad difusa** Poros distribuidos uniformemente en todo el tejido, cuando existe, los anillos de crecimiento son menos demarcados.

**Prosénquima** Término general que se emplea en relación con cualquier célula alargada de extremos aguzados. Nota: Este vocablo se utilizaba en el pasado como término colectivo para las fibras y las traqueidas, y, algunas veces, también para los elementos vasculares, con el objeto de distinguirlos del parénquima.

**Radio** Agregado de células semejante a una cinta, cuyo origen se debe al Cambio y el cual se extiende radialmente tanto en el xilema como en el floema.

**Radio heterogéneo tipo II** Radios uniseriados, compuestos de células erectas o erectas y cuadradas. Radios multiseriados con una hileramarginal de células erectas o con colas uniseriadas más cortas que la parte multiseriada. Las colas están compuestas de células erectas.

**Radio multiseriado** Radio de dos o más células de ancho, según se puede observar en sección tangencial.

**Radio uniseriado** Radio de una sola célula de ancho, según se puede observar en la sección tangencial.

**Radios estratificados** Se presentan como innumerables rayitas tenues, dispuestas en hileras horizontales, paralelas y de igual altura, semejantes a estratos.

**Sustancias ergásticas** Sustancias producidas por actividad propia; y que pueden originarse por nueva formación, como las inclusiones del protoplasto y de los cromatóforos, cristales de oxalato, granos de almidón, cristaloides de proteína, etc.

**Tejido de almacenamiento** Parénquima.

**Tejido de los radios heterogéneos** Tejido de los radios en el cual éstos, individualmente considerados, están constituidos total o parcialmente por células cuadradas o erectas (Radio heterogéneo).

**Textura** Se refiere al tamaño de los elementos que constituyen el leño; los elementos que más contribuyen a determinarla son los parenquimáticos, vasculares y fibras.

**Textura gruesa** También llamada uniforme, cuando no hay variación en toda la superficie longitudinal del leño.

**Tílido** pl. tílides. Excrescencia proveniente de una célula parenquimatosa, axial o radial, que se introduce a través de la cavidad de una punteadura de la pared de un elemento vascular, obstruyendo parcial o totalmente el lumen de éste. Nota: Las tílides pueden ser escasas o muy numerosas y compactas; paredes delgadas o gruesas; punteadas o no; con o sin almidón, cristales, resinas, gomas, etc.

**Traqueida** Célula xilemática no perforada, que presenta punteaduras areoladas hacia los elementos congéneres.

**Tubo laticífero** Laticífero en el interior de un radio. Nota: los tubos laticíferos son células modificadas o series de células, y no, canales intercelulares.

**Vaso** Serie axial de células que se han empalmado para formar una estructura articulada tubiforme de longitud indeterminada; las punteaduras hacia los elementos congéneres son areoladas. Sin. Tráquea.

**Xilema** Leño.