

**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

**Fenología y Relaciones Hídricas de los Árboles  
de un Fragmento de Bosque Seco Neotropical.**

**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.**

**RANDOL VILLALOBOS VEGA**

**Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica.**

**2001**

BIBLIOTECA  
Esta obra es propiedad del  
Sistema de Bibliotecas, Documentación e Información  
— U. C. R. —

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGÍA

**DEDICATORIA**

COMISION DE CURSOS DE  
SISTEMAS DE BIBLIOTECA

...la tesis... aceptada por la...  
de la escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial  
para el grado de Licenciado en Biología, con énfasis en Botánica.

*[Handwritten signature]*

Dr. José G. Gutiérrez

Tutor

*[Handwritten signature]*

M. Sc. María Inés Morales Zúñiga

Co-tutor

A mis papas por ser ejemplo de amor, trabajo y honradez . A mis  
hermanos Mili, Dadi y Andrés. A mis amigas y amigos Lotties, Sybil,  
Bernal y Marlon que también son parte de mi familia.

M. Sc. Guisela Guzmán García

Co-tutor

*[Handwritten signature]*

M. Sc. Evelyn Arce Rodríguez

Co-tutor

*[Handwritten signature]*

M. Sc. Nelson F. ...

Director de la Escuela  
de Biología

*[Handwritten signature]*

M. Sc. ... Vega

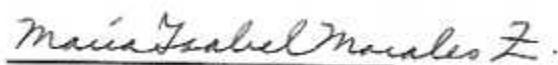
Suplente

"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 Licenciado en Biología, con énfasis en Botánica".



Dr. Marco V. Gutiérrez.

Tutor



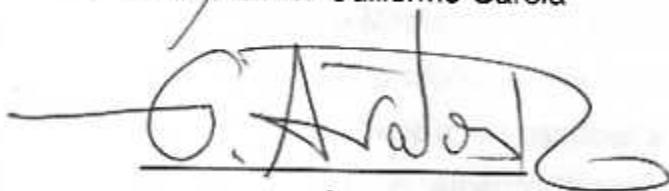
M.Sc. María Isabel Morales Zurcher

Lectora



M.Sc. Elmer Guillermo García

Lector



Dr. Gerardo Ávalos Rodríguez

Lector



MSc. Hernán Camacho.

Director de la Escuela  
de Biología



Randol Villalobos Vega

Sustentante

Sistema de Información  
— U. C. R. —  
Sistema de Información

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco de corazón a mis papás que a pesar de la falta de recursos económicos nunca me han dejado de apoyar.

Un especial agradecimiento a Lotties Fallas Cedeño y a Sybil G. Gotsch, si ustedes no me hubieran brindado su apoyo con el trabajo de campo y en los momentos difíciles, yo no estaría escribiendo hoy estos agradecimientos. Gracias por su amistad y por tener confianza en mi trabajo.

A mis otros compañeros de trabajo Adriana Pacheco M., Julio Vega G., Cristina Chinchilla, Melvin Alpizar y especialmente a Don Dagoberto Soto por su ejemplo de trabajo, honradez y solidaridad.

Agradezco al Dr. Marco Vinicio Gutiérrez, a la Dra. Noel M. Holbrook, y al Dr. Oscar Rocha por la confianza depositada en mi para realizar este trabajo, ustedes son un ejemplo de excelencia profesional.

A toda la gente del Sector Santa Rosa (ACG) que de una u otra forma colaboraron con este trabajo, especialmente a María Marta Chavarría, Felipe Chavarría, Alejandro Masís, Roberto Espinoza (Lupo) y a Roger Blanco.

Les agradezco profundamente a los profesores que a lo largo de mi carrera supieron hacer la diferencia, en especial al Dr. Jaime Fornaquera Trias, a la Dra. Juliana Malavassi, al Lic. Alberto Hámmer Salazar, a la Lic. Teresa Barrantes, al MSc. Jorge Gómez Laurito y al MSc. Rodolfo Ortiz.

A la Fundación Mellon por el financiamiento que hizo posible el desarrollo de esta investigación.

1. Introducción	14
2. Contenido	15
3. Objetivos	16
4. Metodología	17
5. Análisis estadístico	18
6. Resultados	19
7. Conclusiones y recomendaciones	20
8. Bibliografía	21
9. Anexos	22
10. La calidad y cantidad de agua de lluvia	23

# ÍNDICE GENERAL

	Página
Portada	i
Dedicatoria	ii
Hoja de aprobación	iii
Agradecimientos	iv
Índice general	v
Índice de cuadros	vii
Índice de figuras	viii
Índice de anexos	ix
Resumen	x
Introducción	1
Objetivo general	7
Objetivos específicos	7
Materiales y métodos	8
1. Sitio experimental y especies estudiadas	8
2. Ambiente aéreo	10
3. Características y contenido de agua del suelo	10
4. Fenología y producción de mantillo	11
5. Variables fisiológicas	12
a. Potencial hídrico de las hojas	12
b. Potencial hídrico de los troncos	14
c. Contenido de agua de los troncos	15
d. Flujo de savia en el xilema	15
6. Análisis estadístico	18
Resultados	19
1. Condiciones microclimáticas	19
a. Ambiente aéreo	19
b. Características y contenido de agua del suelo	21

2. Mediciones fisiológicas	23
a. Fenología	23
Caída del follaje y periodo de caída de las hojas	23
Brotación	28
Floración y fructificación	30
b. Relaciones hídricas	34
Potenciales hídricos de las hojas y de los tallos	34
Contenido de agua de los troncos	38
Flujo de savia en el xilema	40
Discusión y conclusiones	42
Literatura citada	48
Anexos	54



## ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Distribución de DAP de los individuos encontrados en el sitio de estudio.	9
Figura 2. Abundancia relativa de las especies evaluadas en el sitio de estudio.	13
Figura 3. Condiciones ambientales predominantes durante el período de estudio.	20
Figura 4. Contenido volumétrico de agua en el suelo.	22
Figura 5. Cambios estacionales en la caída del follaje.	25
Figura 6. Material vegetal interceptado en las trampas de mantillo.	26
Figura 7. Cambios estacionales en la brotación del follaje.	29
Figura 8. Cambios estacionales en la floración.	31
Figura 9. Cambios estacionales en la fructificación.	33
Figura 10. Variaciones estacionales en el potencial hídrico de las hojas.	35
Figura 11. Variaciones estacionales en el potencial hídrico de los troncos.	37
Figura 12. Cambios estacionales en el contenido volumétrico de agua en el tronco.	39
Figura 13. Cambios estacionales en el flujo de savia	41

## ÍNDICE DE ANEXOS

	Página
Anexo 1. Cuadro 3. Inventario de especies en el sitio de estudio	54
Anexo 2. Cuadro 4. Análisis químicos del pedón en el sitio de estudio	55
Anexo 3. Resultados estadísticos	56
Cuadro 5. Contenido de agua del suelo (TDR Suelo)	56
Cuadro 6. Contenido de agua de los troncos (TDR Troncos)	56
Cuadro 7. Potencial hídrico de los troncos ( $\Psi_t$ )	56
Cuadro 8. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de <i>B. simaruba</i>	56
Cuadro 9. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de <i>L. speciosa</i>	57
Cuadro 10. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de <i>T. ochracea</i>	57
Cuadro 11. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de <i>L. auritum</i>	57
Cuadro 12. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de <i>H. courbaril</i>	57
Cuadro 13. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de <i>D. costaricense</i>	58
Cuadro 14. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de <i>M. chicle</i>	58
Cuadro 15. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de <i>Q. oleoides</i>	58

## RESUMEN

Randol Villalobos Vega.

Fenología y relaciones hídricas de 11 especies de árboles de un fragmento de bosque seco Neotropical.

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

R. Villalobos-Vega, 2001.

58h.: 13il. - 64 refs.

Se estudió el desarrollo fenológico y las relaciones hídricas de 11 especies de árboles de un fragmento de bosque seco Neotropical, 40-50 años después de la última perturbación humana importante, ubicado en el Parque Nacional Santa Rosa, provincia de Guanacaste, Costa Rica. Las especies evaluadas fueron *Bursera simaruba*, *Bursera tomentosa*, *Cochlospermum vitifolium*, *Guetarda macrosperma*, *Luehea speciosa*, *Tabebuia ochracea*, *Lysiloma auritum*, *Hymenaea courbaril*, *Dilodendron costaricense*, *Manilkara chicle*, y *Quercus oleoides*. Las especies y los individuos seleccionados co-existían en un micrositio común de aproximadamente 1 Ha.

El suelo del sitio del estudio es plano, rocoso, de fertilidad moderada, con reducida capacidad de almacenamiento de agua y propensión al encharcamiento. El patrón climático anual experimentado durante el periodo de observaciones, que se extendió desde agosto de 1998 hasta setiembre del 2000, se caracterizó por una marcada estacionalidad en la distribución de la lluvia, que resultó en el desarrollo de estaciones seca y lluviosa bien definidas. El contenido de agua del suelo en el sitio de estudio, medido mediante el uso de la técnica del TDR (reflectometría del dominio del tiempo), experimentó marcadas fluctuaciones a lo largo del año, se presentaron los valores más bajos en las capas superficiales del suelo (0-30 cm) durante la estación seca (noviembre a mayo), mientras que los valores más altos se registraron en la segunda mitad de la estación-lluviosa (agosto a octubre).

La actividad fenológica de los árboles se evaluó semi-cuantitativamente utilizando la técnica de Fournier. Se midieron la brotación, la caída del follaje y el período de caída de las hojas, la floración, y la fructificación. Los cambios en las relaciones hídricas de los árboles estudiados fueron simultáneamente monitoreados a lo largo del ciclo fenológico anual. Se midieron el potencial hídrico de las hojas y del tronco utilizando la cámara de presión de Scholander y la técnica de tinción de Shardaikov, respectivamente, el contenido de agua de los troncos utilizando la técnica del TDR, y el flujo de savia en el xilema utilizando la técnica de disipación térmica de Granier.

Las observaciones fenológicas demostraron que en el sitio de estudio la mayoría de las 11 especies evaluadas se comportaron como deciduas de reducida (*B. simaruba*, *B. tomentosa*, *C. vitifolium*) e intermedia longevidad foliar (*G. macrosperma*, *L. speciosa*, *T. ochracea*), brevidiciduas o intercambiadores de follaje (*L. auritum*, *H. courbaril*, *D. costaricense*), o como siempreverdes (*Q. oleoides*, *M. chicle*). La caída del follaje de la mayoría de las 11 especies evaluadas se inició y completó en los primeros meses de la estación seca, pero se extendió durante toda esta estación, de manera irregular entre las especies y entre los individuos dentro de

una misma especie. La caída del follaje de las especies con tronco suculento (*B. simaruba*, *B. tomentosa*, *C. vitifolium*) se inició durante la transición de la estación lluviosa a la seca y antes de la conclusión formal de las lluvias. La defoliación completa de las especies brevi-deciduas (*L. auritum*, *H. courbaril*, *D. costaricense*) fue seguida por la rápida brotación del follaje y la producción de nuevas generaciones de hojas durante la estación seca. La abscisión de las hojas de las especies siempre verdes (*Q. oleoides*, *M. chicle*) no pareció guardar relación con eventos climáticos específicos, mostró gran asincronía entre los individuos dentro de una misma especie, y pareció depender más bien de factores bióticos como la longevidad de las hojas.

La producción del follaje en *T. ochracea* y en algunas especies deciduas ocurrió solo después del inicio de la estación lluviosa. Sin embargo, la brotación temprana en ausencia de lluvias y antes del inicio formal de la estación lluviosa fue un fenómeno comúnmente observado en las especies brevi-deciduas y en algunas deciduas con tronco suculento (*B. simaruba*, *C. vitifolium*). La brotación de las especies siempre verdes fue continua a lo largo de casi todo el año, aunque su ritmo difirió entre los individuos de una misma especie.

La floración y el crecimiento vegetativo mostraron relaciones morfogenéticas y cronológicas claras. En algunas especies, la defoliación pareció ser un requisito para la terminación del desarrollo y la antesis de las yemas reproductivas, mientras que en otras, la floración y la antesis ocurrieron simultáneamente con la extensión de los tallos y la expansión de las hojas. La floración fue observada en todas las especies estudiadas y su intensidad difirió durante los 2 ciclos fenológicos evaluados. Esta ocurrió a mediados o finales de la estación seca en *B. simaruba*, *C. vitifolium*, *L. speciosa*, *L. auritum*, *H. courbaril* y *D. costaricense*, al inicio de la estación seca en *B. tomentosa*, *G. macrosperma*, *T. ochracea* y *M. chicle*, y a lo largo de todo el año en diferentes individuos de la especie siempre verde *Q. oleoides*. En contraste, la fructificación no fue observada o fue escasa en la mayoría de las especies evaluadas, y el desarrollo de los frutos, cuando se presentó, ocurrió durante la estación seca o lluviosa, dependiendo de la especie. Los eventos de fructificación más intensos fueron observados en las especies con tallos suculentos.

Las estrategias fenológicas observadas también pudieron reconocerse en los patrones anuales de las relaciones hídricas y del uso del agua de las especies estudiadas. Estos patrones fueron controlados principalmente por el clima, la longevidad foliar y por la duración de los períodos de caída de las hojas. La mayoría de las especies estudiadas mostraron las tasas máximas de uso de agua durante la estación lluviosa. Las especies deciduas suculentas (*B. simaruba*, *B. tomentosa*, *C. vitifolium*) evadieron el estrés hídrico mediante la rápida abscisión del follaje durante la transición de la estación lluviosa a la seca, manteniendo un alto potencial hídrico en el tallo suculento pero restringiendo su intercambio gaseoso a los meses lluviosos con menor radiación solar. Las hojas de las especies deciduas con mayor longevidad foliar (*G. macrosperma*, *L. speciosa*, *T. ochracea*) toleraron el desarrollo inicial del estrés hídrico impuesto por la estación seca, y los árboles mostraron tasas sustanciales de uso de agua durante la primera parte de esta estación. La tasa de uso de agua de las especies brevi-deciduas (*L. auritum*, *H. courbaril*, *D. costaricense*) fue notable

durante todo el año, excepto en los breves períodos de caída de las hojas. Las especies siempreverdes (*Q. oleoides*, *M. chicle*) toleraron la sequía, y a pesar del estrés hídrico medido en sus hojas y troncos, mostraron tasas considerables de uso de agua durante la estación seca.

En el fragmento de bosque seco estudiado, los resultados permitieron agrupar los hábitos fenológicos observados en 4 categorías flexibles: 1) deciduos con tronco suculento, 2) deciduos con longevidad foliar intermedia, 3) brevi-deciduos, y 4) siempre-verdes. En Santa Rosa, los árboles pertenecientes a cada una de estas categorías mostraron similitudes en sus patrones de actividad vegetativa y reproductiva, en las relaciones hídricas de sus hojas y de sus troncos, y en los patrones del uso del agua a lo largo del ciclo climático anual. La diversidad de hábitos fenológicos observados en las especies de árboles que co-existen en este fragmento de bosque seco es el resultado de múltiples interacciones entre la marcada estacionalidad climática que caracteriza este ecosistema, las características del micrositio, y la gran diversidad inter e intraespecífica en los atributos bióticos de los árboles, tales como la longevidad foliar, la arquitectura hidráulica, la profundidad de enraizamiento, y la capacidad de almacenamiento de agua.

Además, los resultados de este estudio indican que la abundancia y la distribución de las especies de árboles con diferentes hábitos fenológicos no se encuentran necesariamente ligadas a la presencia de micrositios específicos dentro del bosque o a rasgos estructurales individuales, y que la existencia de estrategias fenológicas contrastantes en sitios relativamente homogéneos es una consecuencia de la diversidad y la plasticidad de los atributos bióticos de los árboles. Finalmente, fenómenos como la caída del follaje de las especies suculentas antes de la conclusión de las lluvias y la brotación anticipada de algunas especies deciduas, indican que la fenología de los árboles tropicales puede responder también a señales ambientales o fisiológicas que no están ligadas directamente con la estacionalidad en la distribución de las lluvias.

## INTRODUCCIÓN

Según el sistema de zonas de vida de Holdridge (1967), y como consecuencia de las variaciones en altitud, se puede definir cinco regiones basadas en la temperatura promedio del aire anual: la basal o tropical, la de premontano, la de montano bajo, la de montano y la subalpina.

La región basal abarca un rango de elevación entre los 0 y 500 metros sobre el nivel del mar, y presenta temperaturas anuales promedio mayores a 24°C. Dentro de ésta se encuentran incluidas tres regiones de precipitación, que definen los tres tipos de bosque de tierras bajas que hay en Costa Rica: Bosque Tropical Húmedo, Bosque Tropical muy Húmedo, y Bosque Tropical Seco. Aproximadamente la mitad de la vegetación de América Central y el Caribe se encuentra dentro de esta última zona de vida (Holdridge, 1967). En la actualidad, se considera que los bosques secos son los biomas tropicales más amenazados (Janzen, 1988). Un ejemplo claro de esta situación es la fisonomía actual de Santa Rosa, compuesto por fragmentos de extensión variable en diferentes estados de sucesión después del último evento importante de perturbación (Pacheco, 1998), usualmente causada por incendios forestales y la extracción de madera. Los fragmentos de bosque pueden exhibir procesos ecofisiológicos como el colapso de la vegetación (Laurance y Bierregard, 1997; Laurance, *et al.*, 1998a y b), que apenas comienzan a ser estudiados y que podrían afectar el desarrollo fenológico de los árboles.

Los bosques secos tropicales y subtropicales se encuentran en áreas libres de congelamiento en donde el promedio anual de biotemperatura es superior a los 17 °C, la precipitación anual se encuentra entre 250 y 2000 mm, y la relación entre evapotranspiración potencial y precipitación es mayor que 1 y hasta un valor máximo de 2. Debido a que este tipo de bosque es determinado principalmente por el clima, puede producirse en una amplia variedad de tipos de suelos (Murphy y Lugo, 1995). Los bosques secos son frecuentemente confundidos con bosques deciduos, pero el grado de caída de las hojas varía ampliamente. No todos los

bosques secos son conspicuamente deciduos y no todos los bosques deciduos son bosques secos (Murphy y Lugo, 1995). El bosque deciduo es una de las asociaciones vegetales encontradas en el bosque seco, la cual antes de la intensificación ganadera cubría la mayor parte del territorio guanacasteco (Valerio, 1991).

Este tipo de bosque se caracteriza por el gran número de especies que se despojan de sus hojas y permanecen defoliadas por un período substancial cada año (Holbrook *et al.*, 1995). Según Murphy y Lugo (1995) en el bosque seco de Guanacaste un estimado de 60-75% de todas las especies de árboles son deciduas; esta región cuenta con una estación lluviosa y una prolongada estación seca. No obstante, la severidad de la estación seca no parece ser el único factor que determina el porcentaje de especies deciduas, ya que la frecuencia con la que ocurren las estaciones secas más severas parece tener una correlación muy fuerte con el porcentaje de especies deciduas en una comunidad. Bosques con dos estaciones secas y dos lluviosas, como suele ocurrir en África, y con promedios anuales de lluvia incluso ligeramente inferiores a los de Guanacaste, tienen solo un 20% de especies deciduas (Reich, 1995).

Las especies deciduas comúnmente coexisten con otras que presentan hábitos fenológicos contrastantes; tal es el caso de las siempre verdes. Estas dos estrategias fenológicas constituyen los extremos de una gama de comportamientos, ya que el inicio de la caída del follaje y la longitud del período durante el cual los árboles permanecen defoliados varía de una especie a otra y dentro de una misma especie. Este rango de comportamientos ha sido comunicado por varios autores (Sobrado y Cuenca (1979), Borchert (1980), Reich y Borchert (1984, 1988), y por Wright y Cornejo (1990)). Borchert (1980) y Reich y Borchert (1984) señalan que algunos de estos comportamientos son facultativos, debido a que individuos de la misma especie que crecen en sitios diferentes o en el mismo sitio, pueden desplegar marcadas diferencias fenológicas entre sí, pero asignan el papel más importante en el control de la caída de las hojas a la interacción entre la edad de estas hojas y el inicio de la estación seca (Borchert, 1994). Holbrook *et al.* (1995), señalan que la coexistencia de un pequeño número

de especies siempre verdes, indica que el hábito deciduo no es incondicionalmente impuesto por el ambiente y que los patrones de caída y renovación del follaje deben ser vistos como parte de una respuesta integrada a las condiciones ambientales.

Los diferentes comportamientos fenológicos en el Bosque Seco se deben principalmente a la estacionalidad en la disponibilidad del agua, ya que los cambios de temperatura a través del año parecen no ser tan importantes en el trópico (Murphy y Lugo, 1995; Reich, 1995), aunque se ha sugerido que pequeñas reducciones en la temperatura promedio o mínima del aire pueden ser necesarias para activar la floración masiva de las Dipterocarpaceas de los bosques no estacionales de Malasya (Sakai *et al.*, 1999) y de *T. ochracea* en los bosques estacionales de Santa Rosa (Sullivan, 1997). Cambios estacionales en la longitud relativa del día y de la noche a lo largo del año, la causa ambiental del fotoperiodismo de las plantas, también han sido implicados en el control fonológico de los árboles tropicales (Njoku, 1958; Lawton y Akpan, 1968; Daubenmire, 1971; Cannell, 1972; Stiles, 1978; Bullock y Solis-Magallanes, 1990; Borchert y Rivera, 2001; Rivera y Borchert, 2001).

El patrón estacional en la distribución de las lluvias afecta principalmente la humedad del suelo, las demandas evapotranspirativas, y el estado hídrico de los árboles (Sobrado y Cuenca, 1979; Reich y Borchert, 1984; Sobrado, 1993 y Reich, 1995). Análisis costo-beneficio sugieren que es más productivo defoliarse y producir hojas nuevas cuando las condiciones mejoren, que producir follaje capaz de tolerar un prolongado período de baja ganancia potencial de carbono (Reich, 1995), es decir, cuando la tasa fotosintética no es suficiente para cubrir los costos de mantenimiento y construcción. Sobrado (1991) también hace referencia a la relación costo-beneficio asociada con los hábitos deciduos y siempre verdes. Ella encontró que las especies deciduas son más eficientes en el transporte de agua, mientras que las siempre verdes, que tienen hojas con mayor longevidad, son menos eficientes, y concluye que la coexistencia de estos dos grupos revela la existencia de adaptaciones contrastantes pero exitosas para sobrevivir en el ambiente del Bosque Tropical Seco. Aunque los factores abióticos influyen tanto

sobre las especies deciduas como sobre las siempre verdes, las diferencias en el comportamiento entre estos grupos fenológicos deben ser consideradas de forma integrada con los factores bióticos. Se ha informado sobre diferencias estructurales entre el sistema vascular de las plantas deciduas y las siempre verdes, confiriéndole a estas últimas mayor resistencia a la cavitación, pero menor eficiencia en el transporte de agua (Sobrado, 1993).

También, se han encontrado patrones en la estructura y función de las hojas de las especies siempre verdes (esclerófitas) que son diferentes a los de las deciduas (mesófitas) (Reich, 1995, Holbrook *et al.*, 1995). Según Martin (en Borchert, 1994) las hojas de las siempre verdes son resistentes a la sequía ya que, entre otras características, poseen cutículas más gruesas, impermeables, o ambas; mayor inversión de recursos en soporte estructural que reduce los riesgos de marchitamiento, y en defensas químicas que reducen los riesgos de herbivoría. El costo fisiológico de la producción de hojas de mayor longevidad por parte de las especies siempre verdes se refleja principalmente en menores tasas de asimilación que las observadas en las hojas de las especies con reducida longevidad foliar (Reich, 1995). Los atributos estructurales de las hojas esclerófitas, las hace menos dependientes de la presión de turgencia que las hojas mesofíticas, por lo que una mesofítica se marchitará cuando caiga la presión de turgencia, pero una esclerófitas permanecerá rígida (aunque podría recalentarse y sufrir fotoinhibición). Además, se han encontrado diferencias entre los grupos fenológicos en cuanto a la elasticidad de la pared celular. Esta propiedad está asociada con la habilidad de las células para expandirse y contraerse reversiblemente en respuesta al déficit hídrico (Holbrook, *et al.*, 1995).

El comportamiento fenológico puede depender también de controles endógenos que determinan la longevidad de las hojas de cada especie, y responden a diversos factores bióticos y abióticos que influyen secundariamente la expresión de tales controles (Reich, 1995). Por ejemplo, Sobrado y Cuenca (1979) y Sobrado (1986, 1991) han señalado que las especies deciduas tienen raíces superficiales, mientras que las siempre verdes tienen raíces profundas que les permiten el acceso a la tabla de agua y por lo tanto no resultan severamente

Historia y Geografía, Documentación e Información  
— U C R —

afectadas por la sequía. Sin embargo, esto no es cierto en todos los ecosistemas secos, en vista de que en el Cerrado Brasileño las especies deciduas exhibieron raíces más profundas que las siempre verdes (Jackson *et al.* 1999), y el comportamiento fenológico de las especies evaluadas pareció ser el resultado de la interacción de una serie de factores estructurales y funcionales.

Finalmente, la disponibilidad de polinizadores (Janzen, 1967; van Schaik *et al.*, 1993), los riesgos de la lixiviación de nutrientes del follaje en casos de brotación durante la estación lluviosa (Goldstein y Meinzer, comunicación personal), y la estacionalidad en la presión de la herbivoría (Murali y Sukumar, 1993; van Schaik, *et al.*, 1993), se han propuesto como fuerzas selectivas últimas que gobiernan algunos aspectos de la fenología de los árboles tropicales, aunque los mecanismos fisiológicos aún se desconocen.

El modelo ecofisiológico más difundido en la literatura para explicar el comportamiento de los árboles del bosque seco es el propuesto por Borchert (1994). Éste sugiere que los eventos fenológicos (abscisión foliar, brotación, extensión del tallo, floración) están gobernados por el estado hídrico de los árboles, el cual está determinado principalmente por rasgos funcionales y estructurales, tales como la absorción y la transpiración del agua y la capacidad de almacenamiento de agua en el tallo. Estos rasgos son modificados por diversos factores bióticos y abióticos. Las tasas de pérdida de agua por transpiración pueden ser modificadas por el área foliar, la edad y la estructura de las hojas, y por factores abióticos como la temperatura y la diferencia en presión de vapor entre las hojas y el aire. La absorción puede ser afectada por factores bióticos como la profundidad y la extensión radial del sistema radical y por factores abióticos como la precipitación, la humedad del suelo, y el volumen de suelo ocupado por el árbol. El almacenamiento de agua en los troncos es determinado por las características anatómicas de la madera, pero en mayor grado por el tamaño de los árboles y su relación con el área foliar de la copa, que debe ser suplida con agua (Holbrook y Sinclair, 1992; Goldstein *et al.*, 1998).

El modelo anterior ha sido utilizado para concluir que los cambios estacionales en el estado hídrico de los árboles es el principal determinante de la

*Adaptaciones*

fenología y la distribución de los árboles del bosque seco, y que los árboles con hábitos deciduos se encuentran restringidos a sitios rocosos y elevados donde el acceso al agua es muy reducido, por el contrario los siempre verdes están confinados a sitios bajos y húmedos (Borchert, 1994).

Las conclusiones extraídas del trabajo de Borchert a nivel de comunidades y de ecosistemas deben, sin embargo, ser consideradas con precaución. Los factores fisiológicos y ambientales que controlan la abundancia y la distribución de las especies de árboles en fragmentos naturales de bosques secos poco perturbados pueden ser muy diferentes de los que determinan el establecimiento y permanencia de las especies en sitios bajo intensa intervención humana. Borchert usa evidencia indirecta para extraer conclusiones relativas al control de los ritmos fenológicos de los árboles del bosque seco (Borchert, 1994b; Rivera y Borchert, 2001), que contradicen las observaciones realizadas localmente cuando estas especies están sujetas a "experimentos hortícolas" de irrigación, fertilización y podas, en viveros y plantaciones en diferentes regiones de Costa Rica (Gutiérrez, comunicación personal).

El rango y la plasticidad de los comportamientos fenológicos mencionados y el interés por dilucidar las variables fisiológicas asociadas a dichos comportamientos, dan lugar a la formulación de varias preguntas generales que constituyen el marco teórico más amplio dentro del cual se desarrolla esta investigación:

- ¿Por qué la caída de las hojas es el patrón fenológico predominante entre las especies perennes del bosque seco de Costa Rica?
- ¿Cuáles son los mecanismos ecofisiológicos que permiten la coexistencia en micrositios comunes de especies con hábitos fenológicos contrastantes?

**MATERIA:** ¿Cuál es la importancia relativa de los factores fisiológicos y ambientales en el control de la fenología de los árboles del bosque seco de Costa Rica?

Para contribuir a dar respuesta a las preguntas dadas anteriormente, se plantean los siguientes objetivos:

**Objetivo General:** Establecer el patrón fenológico y de uso del agua de diversas especies de árboles de un fragmento del bosque seco de Costa Rica, en relación con la estacionalidad climática.

**Objetivos Específicos:**

1. Caracterizar la diversidad fenológica presente entre las especies arbóreas coexistentes en un micrositio homogéneo del bosque seco de Costa Rica.
2. Relacionar el comportamiento fenológico de estas especies con algunas variables fisiológicas y ambientales involucradas en el control del estado hídrico de los árboles.
3. Determinar el papel de los cambios en las relaciones hídricas de los árboles en el control de la fenología de las especies evaluadas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### 1. Sitio experimental y especies estudiadas

Este trabajo se llevó a cabo en el Área de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa, ubicado al norte de la provincia de Guanacaste, entre el Golfo de Papagayo y la Carretera Interamericana, con coordenadas geográficas de 10° 45' a 11° 00' N y 85° 30' O. El Parque Nacional Santa Rosa muestra una variación altitudinal que va desde el nivel del mar hasta los 317 m (Hartshorn, 1991). La temperatura anual promedio del aire es de 28°C.

La precipitación anual promedio es de 1528 mm (ACG-MINAE, 1998), aunque se presenta una gran variación en la distribución anual de las lluvias. Sin embargo, el patrón climático anual resulta en el desarrollo de estaciones seca (diciembre a mayo) y lluviosa bien definidas (mayo a noviembre).

Las observaciones de campo se realizaron en un área de bosque secundario de aproximadamente 1 hectárea (9599,4 m<sup>2</sup>). El sitio fue escogido debido a la alta diversidad de especies perennes (Anexo 1, Cuadro 3). Aproximadamente el 80% de los árboles presentes en este tienen diámetros a la altura del pecho (DAP) entre 10 y 30 cm (Figura 1).

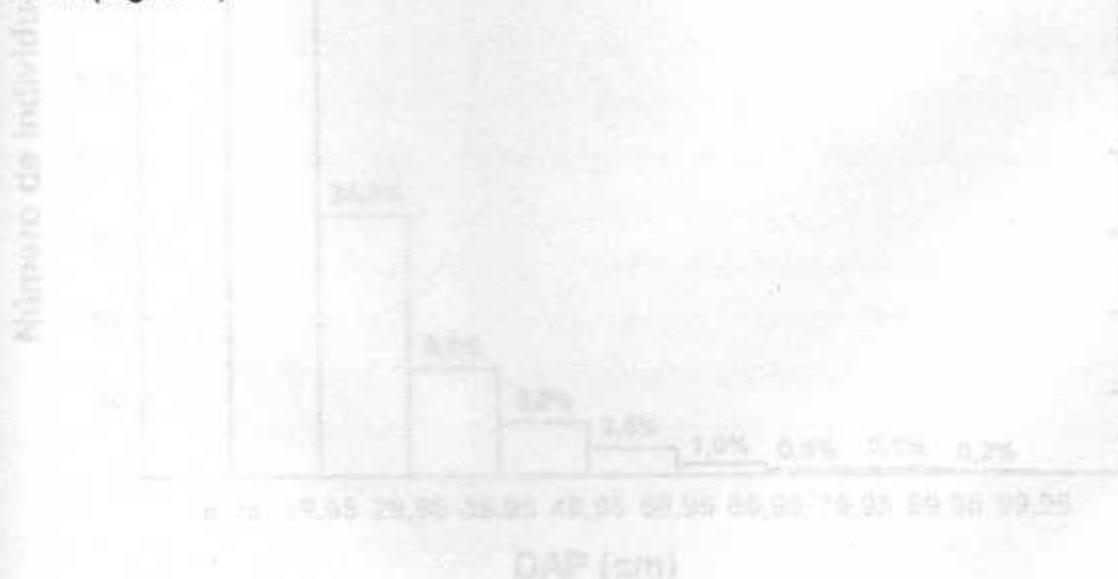


Figura 1. Distribución de los individuos de acuerdo a su DAP, se realizó un muestreo en forma de transectos con diámetros mayores a 10 cm en un área de 9599,4 m<sup>2</sup> (una hectárea que 1 ha), correspondiente al año de estudio.

Cuadro 1. Especies examinadas, familia a la que pertenecen, y número de árboles a los que se les realizaron mediciones fisiológicas.  $\Psi_h$  = potencial hídrico de las hojas,  $\Psi_t$  = potencial hídrico de los troncos, TDR = reflectometría del dominio del tiempo, Granier = técnica de dispersión térmica de Granier (1985).

Especies estudiadas	Familia	Fenología	$\Psi_h$	$\Psi_t$	TDR	Granier	Número de árboles	
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	4	-	3	3	-		
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	9	2	3	5	3		
<i>Bursera tomentosa</i>	Burseraceae	4	-	3	3	-		
<i>Luehea speciosa</i>	Tiliaceae	6	2	3	3	2		
<i>Dilodendron costaricense</i>	Sapindaceae	4	2	3	3	-		
<i>Lysiloma auitum</i>	Mimosaceae	4	2	3	3	1		
<i>Guettarda macrosperma</i>	Rubiaceae	4	-	3	3	-		
<i>Quercus oleoides</i>	Fagaceae	5	2	3	3	2		
<i>Hymenaea courbaril</i>	Caesalpinaceae	5	2	3	3	2		
<i>Tabebuia ochracea</i>	Bignoniaceae	5	2	3	3	2		
<i>Manilkara chicle</i>	Sapotaceae	7	2	3	3	2		

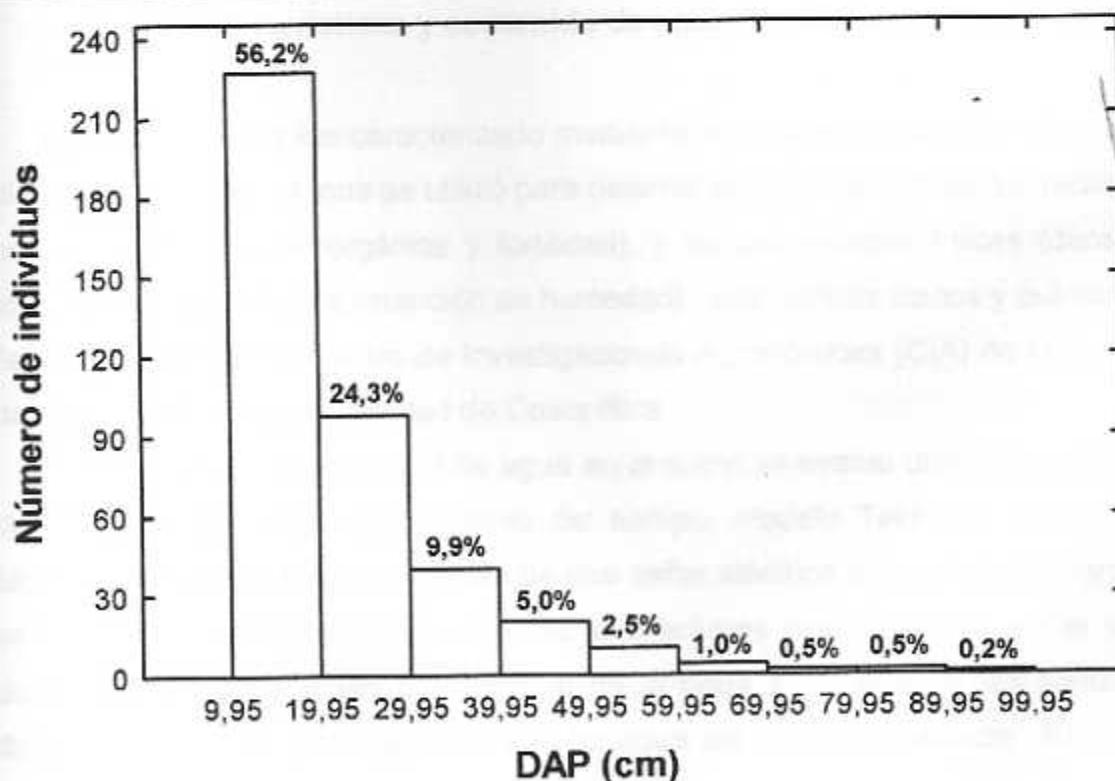


Figura 1. Distribución de los individuos de acuerdo a su DAP, se realizó un inventario de todos los árboles con diámetros mayores a 10 cm en un área de 9599.4 m<sup>2</sup> (poco menos que 1 ha), correspondiente al sitio de estudio.

## 2. Ambiente aéreo

Las variables más importantes del ambiente aéreo se midieron mediante la operación de una estación meteorológica automática instalada aproximadamente a 1393 m del sitio experimental, equipada con un sensor de quanta (modelo LI200S Li-Cor, Lincoln, Nebraska) para medir PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), un anemómetro (modelo Campbell 014A, Campbell Scientific, Logan, Utah) para medir la velocidad del viento ( $\text{m s}^{-1}$ ), un pluviómetro (modelo Campbell TE525), un sensor de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) y humedad relativa (%) (modelo Campbell 41002 Gill), operada bajo el control de un datalogger (modelo Campbell CR10X), programado para obtener promedios de todas las variables climáticas cada quince minutos.

Los datos de temperatura del aire correspondientes al periodo comprendido entre el 1 de enero y el 25 de marzo de 2000 se obtuvieron de la estación meteorológica ubicada en Guajiniquil, debido a que la estación de Santa Rosa presentó problemas técnicos durante dicho periodo.

## 3. Características y contenido de agua del suelo

El perfil del suelo fue caracterizado mediante la excavación de una calicata con dimensiones 1x1x1 m, que se utilizó para determinar las propiedades químicas (pH, porcentaje de materia orgánica y fertilidad), y las propiedades físicas (densidad, textura y 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.

El contenido volumétrico de agua en el suelo se evaluó utilizando la técnica del TDR (reflectometría del dominio del tiempo, modelo Tektronix 1502B). La técnica relaciona el tiempo de vuelo de una señal eléctrica propagada a lo largo de varillas de acero inoxidable insertadas a diferentes profundidades en el suelo, donde el tiempo de vuelo bidireccional de la onda a lo largo de las sondas es directamente proporcional al contenido de agua del material evaluado. El método

utiliza la constante dieléctrica del agua para calcular su contenido a través de un modelo conocido como la ecuación universal de suelos (Topp, 1987).

Se instalaron 10 estaciones de TDR en el sitio de estudio, distribuidas a distancias semejantes una de la otra, para muestrear el área total del sitio. Se hicieron mediciones del contenido de agua del suelo a cuatro profundidades (15 y 60 cm), para lo cual se utilizaron sondas de acero inoxidable insertadas verticalmente en el suelo. Observaciones preliminares en el sitio de estudio demostraron que la inserción de sondas de más de 60 cm de largo era imposible debido a la alta rocosidad del suelo. En cada estación de TDR, el contenido de agua fue evaluado utilizando un juego de tres varillas para cada una de las profundidades indicadas. Las mediciones de TDR se realizaron cada 2 semanas desde el 1 de diciembre de 1998 hasta el 28 de junio de 2000.

#### 4. Fenología y producción de mantillo

La fenología se evaluó utilizando el método semicuantitativo desarrollado por Fournier (1974) y Fournier y Charpantier (1975). Los eventos fenológicos evaluados fueron:

- a) la producción de hojas (brotación),
- b) la caída del follaje y el período de caída de las hojas,
- c) la floración (período desde la visualización de las botones florales hasta la senectud de las flores), y
- d) la fructificación.

La técnica aplica una escala a los eventos fenológicos evaluados comprendida entre 0 y 4; en la cual, 0 representa ausencia del fenómeno, 1 su presencia en un rango de 1 a 25% de la copa del árbol, 2 entre 26 y 50%, 3 entre 51 y 75%, y 4 representa la presencia del fenómeno entre 76% y 100% de la copa del árbol.

Las observaciones fenológicas se realizaron cada quince días desde el 21 de octubre de 1998 hasta el 11 de julio de 2000, utilizando binoculares. Se

evaluaron 57 árboles correspondientes a 11 especies, las cuales representan a 10 familias (Cuadro 1) y 66% de las especies presentes en el sitio (Figura 2).

La producción de mantillo se evaluó mediante la instalación de 10 trampas de hojarasca de 0,5 x 0,5 x 0,5 m, distribuidas en un patrón correspondiente con la abundancia de los árboles estudiados y fueron recolectadas bisemanalmente desde el 17 de diciembre de 1998 hasta el 28 de junio de 2000. El material recolectado en las trampas fue clasificado en ramitas, hojas, y material reproductivo (flores, frutos y semillas) y posteriormente se pesó en una balanza analítica. Los resultados de cada colecta se normalizaron por el número de días comprendidos entre cada muestreo y se extrapolaron a 1 ha.

## 5. Variables fisiológicas

### a). Potencial hídrico de las hojas

El potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) se midió con una cámara de presión de Scholander (modelo PMS-100, PMS, Logan, Utah), siguiendo las recomendaciones descritas por Ritchie y Hinckley (1975). La técnica mide la presión necesaria para balancear la tensión existente en el xilema de la hoja antes del corte de la muestra (Melcher *et al.*, 1998; Taiz y Zeiger, 1998, Holbrook *et al.*, 1995). Se muestrearon hojas jóvenes completamente expandidas, ubicadas en secciones variadas de la copa de cada árbol en estudio. Dadas las dificultades involucradas en la obtención de las muestras debidas a la altura de los árboles estudiados (Cuadro 2), se realizaron mediciones de  $\Psi_h$  solo en 2 árboles por especie. Se midió el  $\Psi_h$  de 4 a 5 hojas de cada árbol, recolectadas mediante la utilización de una escalera extensible de 6,4 m de largo y tijeras de podar o podadora de extensión. En el caso de los individuos más altos fue necesario escalar el árbol y obtener las muestras manualmente. Las hojas fueron separadas de la planta, colocadas en bolsas plásticas herméticamente cerradas y transferidas a la oscuridad en una hielera hasta su medición, la cual se realizó antes de 1 hora después del corte. Las

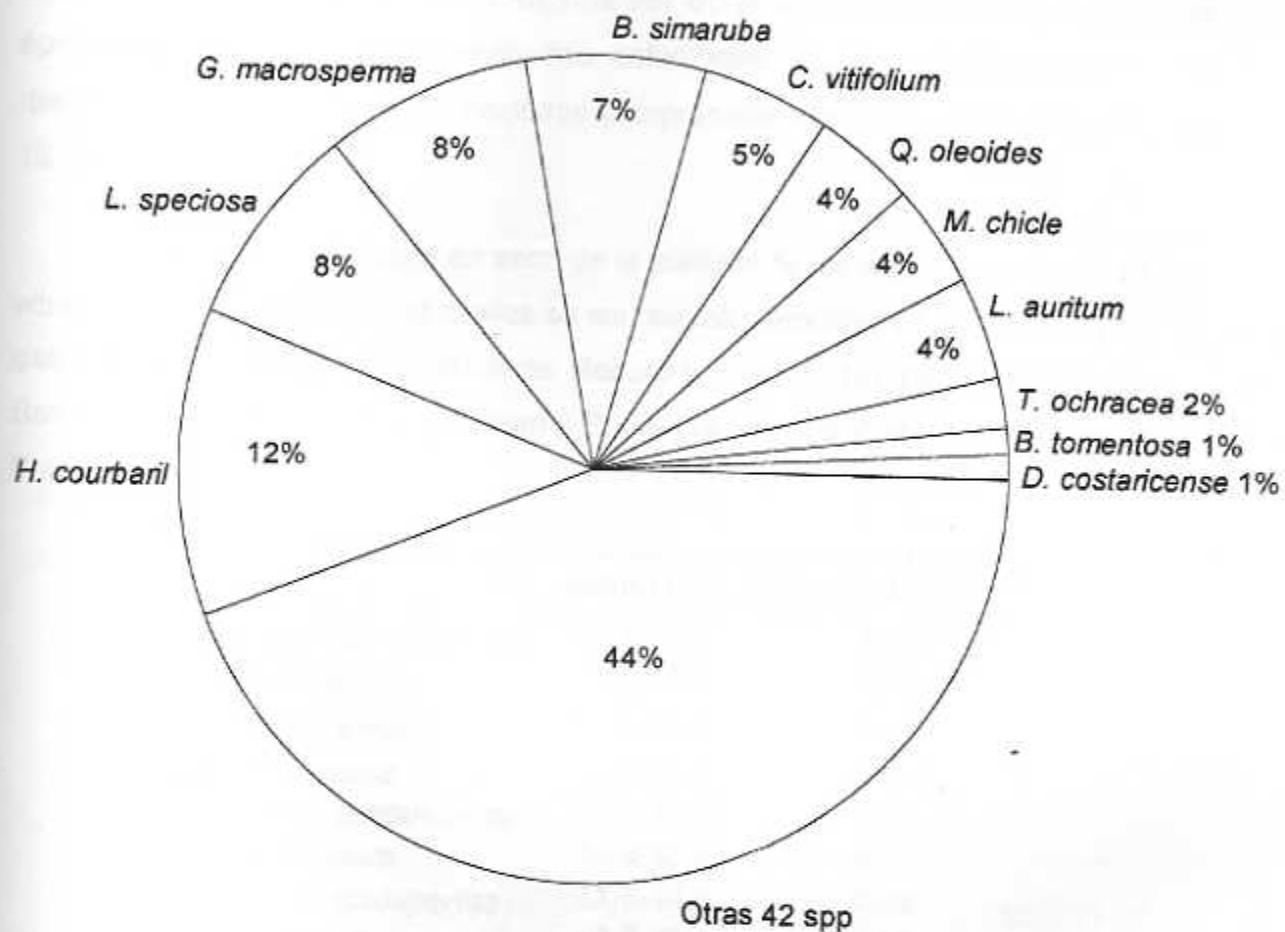


Figura 2. Abundancia relativa de las 11 especies estudiadas dentro de la parcela de estudio (9599.4 m<sup>2</sup>). Se incluyeron los árboles con DAP mayores a 10 cm.

muestras fueron insertadas en la cámara de presión y su presión de balance medida cuando el agua líquida apareció en la superficie del corte.

Las mediciones se realizaron desde el 24 de noviembre de 1998 hasta el 29 de junio de 2000 en fechas determinadas de acuerdo con el desarrollo de las estaciones seca y lluviosa, al menos una vez durante cada estación, y durante las épocas de transición entre estas dos estaciones. Las mediciones de  $\Psi_h$  se realizaron 2 veces por día, en periodos comprendidos entre las 6 am a 9 am y las 12 md a 3 pm.

Cuadro 2. Densidades en seco de la madera de las especies y rango de alturas de los individuos a los cuales se les realizó mediciones fisiológicas. Los datos de densidad fueron tomados de Record y Hess (1949); Acosta (1967); De San Roman, *et al.*, (1981); Marinieri y Peres (1989) y Laboratorio de Productos Forestales.

Especie	Altura (m)	Densidad (g cm <sup>-3</sup> )
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	13,4-20,0	0,17
<i>Bursera simaruba</i>	9,3-14,6	0,49
<i>Bursera tomentosa</i>	11,5-15,7	0,55
<i>Luehea speciosa</i>	7,0-12,2	0,61
<i>Dilodendron costaricense</i>	12,6-18,0	0,73
<i>Lysiloma auritum</i>	10,5-23,4	0,77
<i>Guettarda macrosperma</i>	11,7-15,5	0,79
<i>Quercus oleoides</i>	13,7-20,4	0,86
<i>Hymenaea courbaril</i>	11,8-24,3	0,87
<i>Tabebuia ochracea</i>	11,1-14,8	1,01
<i>Manilkara chicle</i>	10,9-20,0	1,04

#### b). Potencial hídrico de los troncos

El potencial hídrico de los troncos ( $\Psi_t$ ) fue medido utilizando el método de tinción de Shardakov (Knipling, 1967; Salisbury y Ross, 1991). El método se basa en la determinación del potencial hídrico de muestras de xilema funcional (albura),

obtenidas mediante la utilización de un barreno de troncos tipo Haglof (modelo 63332 Forestry Suppliers), de 25,4 cm de largo y diámetro interno de 5,15 mm. Consiste en la determinación del  $\Psi_t$  a través de la medición del intercambio osmótico de agua entre las muestras de tejido y una serie de soluciones de sacarosa de potencial hídrico ( $\Psi_w$ ) conocido. Luego de un tiempo de equilibrio de 120 minutos, el cambio en la densidad de las soluciones de prueba es evaluado utilizando soluciones testigo; aquella solución que no registre ningún cambio en su densidad corresponde al  $\Psi_t$ .

Los troncos muestreados fueron tratados con compuestos químicos que se utilizan para impermeabilizar las heridas, prevenir infecciones y facilitar el proceso de cicatrización.

Las mediciones se realizaron en 3 individuos de cada una de las 11 especies (Cuadro 1), en fechas determinadas de acuerdo con la estacionalidad del clima. Las mediciones de  $\Psi_t$  se realizaron desde el 1 de diciembre de 1998 y el 13 de mayo de 2000.

### c). Contenido de agua de los troncos

El contenido volumétrico de agua de los troncos fue medido utilizando la técnica de reflectometría del dominio del tiempo (TDR, ver sección 2). Se insertaron dos sondas de acero inoxidable de 15 cm de largo, en tres árboles de cada una de las once especies estudiadas, con excepción de *B. simaruba* (Cuadro 1), que se hizo con cinco árboles. Las sondas se instalaron en el interior de orificios perforados en los troncos con la ayuda de un taladro de baterías recargables y un martillo. Las mediciones se realizaron bisemanalmente a lo largo del período de estudio (desde el 9 de diciembre de 1998 hasta el 28 de junio de 2000).

En el caso de órganos vegetales tales como los troncos, el contenido de agua fue calculado utilizando el modelo de Wullschleger *et al.* (1996):

$$\theta = -0,251 + 4,66 \times 10^{-2} Ka - 4,93 \times 10^{-4} Ka^2$$

donde  $\theta$  es el contenido de agua del tallo ( $\text{g cm}^{-3}$ ) y  $K_a$  es la constante dieléctrica aparente del agua.

#### d). Flujo de savia en el xilema

El flujo de savia se midió utilizando la técnica de disipación térmica de Granier (1985). La cual mide la temperatura de una fuente de calor implantada en el xilema conductor del árbol, en referencia a la temperatura medida 15 centímetros por debajo de la sonda caliente. La sonda mide la disipación de calor en el xilema conductor, la cual se incrementa con el flujo de savia y resulta en el enfriamiento de la fuente de calor. Cuando la velocidad del flujo de la savia es mínima la diferencia en temperatura ( $dT$ ), entre los dos sensores, es máxima ( $dTM$ ). Cuando el flujo de savia se incrementa, la  $dT$  entre los dos sensores disminuye.

Esta técnica permite la medición de la velocidad del flujo de la savia a partir de una relación conocida entre  $dT$  y la velocidad de la savia (Granier, 1985). Granier definió un parámetro sin dimensiones  $K$  como:

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

Granier (1995) también encontró empíricamente que la velocidad promedio del flujo de savia  $V$  ( $\text{cm s}^{-1}$ ) está relacionada con  $K$  a través de la expresión exponencial:

$$V = 0,000119 \times K^{1,231}$$

Para convertir la velocidad a tasa de flujo de savia se utiliza la expresión:

$$Fs = As \times V \times 3600 \text{ s/h} \times 100 \text{ cm m}^{-1}$$

en donde  $Fs$  es el flujo de savia en  $\text{mL h}^{-1}$  y  $As$  es el área de xilema conductor en  $\text{cm}^2$ .

Esta obra es propiedad del  
Sistema de Bibliotecas, Documentación e Información  
— B. C. R. —

Cada sensor fue construido con dos agujas de 0.158 x 3.81 cm (16 x 1½ pulgadas) de uso veterinario. La temperatura requerida se generó mediante el paso de una corriente constante por un alambre de alta resistencia (California Fine Wire Company) insertado en la sonda caliente; la corriente se originó en un circuito que produjo una corriente constante. Este circuito fue ajustado para disipar 0,2 W de poder y aproximadamente 55 mA. El termopar diferencial fue construido con Cobre y Constantán. Las uniones entre los dos metales se localizan a un centímetro del extremo distal de cada aguja, las cuales posteriormente fueron infiltradas con resina de fibra de vidrio. Los sensores fueron conectados a un sistema automático de recolección de datos, consistente de un colector de datos (modelo CR10X, Campbell Scientific) equipado con un multiplicador de canales (modelo AM416, Campbell Scientific), programado para tomar datos cada minuto y obtener promedios cada 30 minutos. La energía necesaria para la operación del sistema fue suministrada por baterías recargables de 12 voltios.

Se implantaron dos sensores por árbol y en los casos necesarios se removió una pequeña porción de la corteza en el punto de inserción, para exponer la parte más externa del xilema conductor.

Se recolectaron datos desde el 9 de noviembre de 1998 al 28 de junio del 2000. Se evaluaron dieciséis árboles de siete especies con diferentes hábitos fenológicos.

Para calcular el flujo de savia se asumió que las sondas se encontraban completamente insertadas dentro de tejido funcional, para lo cual se consideró que la profundidad del xilema conductor era de dos cm en cada uno de los árboles. Los flujos de savia presentados en este estudio fueron normalizados por el área del xilema conductor para eliminar la variabilidad debida a la diferencia en el tamaño de los árboles examinados.

Estudios recientes indican que existe una relación simple y robusta entre el DAP y el área del xilema conductor de veintisiete especies tropicales (Meinzer *et al.*, 2001), por lo que la determinación de los valores totales diarios de flujo de savia podría ser realizada fácilmente sin practicar operaciones invasivas adicionales a los árboles. Los objetivos del presente estudio y el método utilizado para analizar los

flujos, permiten comparar las tendencias fenológicas del flujo de la savia y las características del uso de agua de estas especies

Diversos problemas técnicos (patrones anómalos de dT causados por insuficiencia de poder, cambios repentinos en el voltaje de las baterías, cortos circuitos en las resistencias de las sondas, así como otros imposibles de determinar) fueron encontrados principalmente durante la estación lluviosa, por lo cual fue necesario descartar mayor cantidad de datos de flujo de savia durante la estación lluviosa que en la seca.

**6. Análisis Estadístico:**

Se utilizó el paquete estadístico SAS para analizar los datos colectados. Se utilizó el procedimiento de GLM (General Lineal Models) para probar la significancia estadística de los resultados obtenidos principalmente a través de mediciones repetidas en el tiempo.

## RESULTADOS

### 1. Condiciones microclimáticas

#### a. Ambiente aéreo

La estacionalidad climática anual del bosque seco de Santa Rosa se manifestó en el desarrollo de estaciones seca y lluviosa bien definidas, con variaciones en la velocidad del viento y humedad atmosférica (Fig. 3). La estacionalidad climática anual en la distribución de las lluvias fue acompañada por cambios significativos en el contenido de agua del suelo (Fig. 4).

La estación lluviosa de 1998 concluyó el 21 de noviembre y se midieron 2180 mm de lluvia. La estación lluviosa siguiente se inició el 25 de abril de 1999 y concluyó el 9 de noviembre del mismo año, se registraron 2767,3 mm de precipitación (Fig. 3). La estación seca 1998/1999 se extendió desde el 22 de noviembre de 1998 hasta el 24 de abril. La segunda parte de la estación lluviosa de 1999 fue especialmente intensa a causa de una depresión tropical que afectó a Costa Rica al final de septiembre e inicios de octubre. Ninguna de las dos estaciones secas observadas fueron interrumpidas por eventos de precipitación importantes; sólo se detectaron lluvias menores a 10 mm durante los dos primeros meses de ambas. La estación lluviosa de 1999, la única medida en su totalidad, presentó una reducción en la cantidad mensual de lluvia en julio, resultado del llamado "Veranillo de San Juan" (Fig. 3).

La transición de la estación lluviosa a la seca coincidió con el incremento en la velocidad de los vientos alisios (Fig. 3), reducciones en la humedad atmosférica, e incrementos en la demanda evaporativa de la atmósfera. Las temperaturas más altas se experimentaron durante las últimas semanas de la estación seca, y las más bajas a finales de cada estación lluviosas e inicios de cada estación seca, con la llegada de masas de aire frío provenientes del Noreste. Los datos de radiación

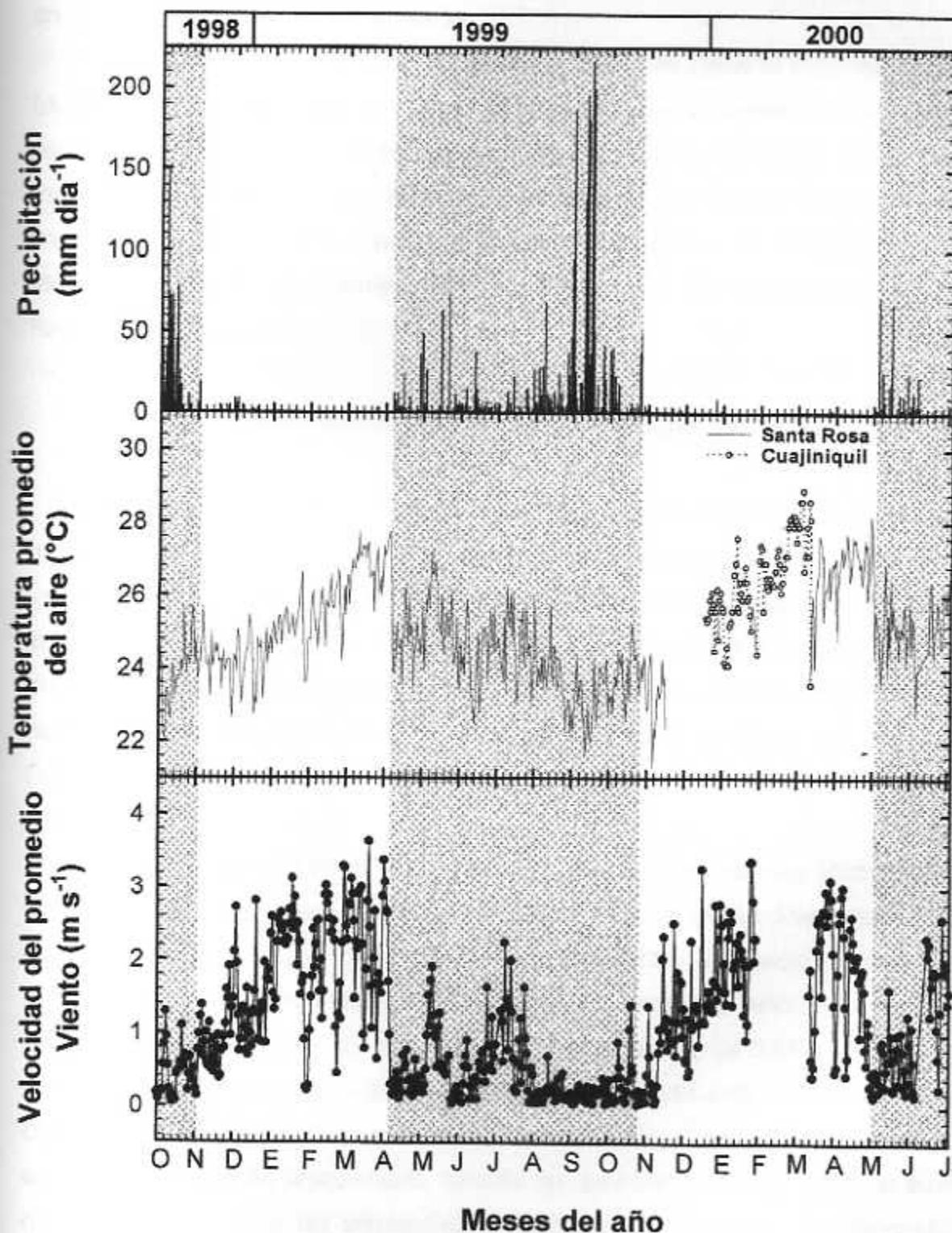


Figura 3. Condiciones ambientales predominantes en el sector Santa Rosa, Área de Conservación Guanacaste, durante el período comprendido entre el 21 de octubre de 1998 y el 15 de julio de 2000. Las barras, que indican la estación lluviosa, se extienden desde la primera precipitación mayor o igual a 10 mm, hasta la última mayor o igual a 10 mm.

solar y humedad relativa no pudieron ser obtenidos debido a problemas técnicos en la estación meteorológica utilizada.

Cambios anuales en otras variables ambientales como el ciclo fotoperiódico (duración relativa del día y la noche) también ocurrieron durante el desarrollo de esta investigación, y aunque su papel en el control de la fenología de los árboles tropicales se desconoce con certeza, diversos estudios indican que podrían ser importantes (Njoku, 1958; Lawton y Akpan, 1968; Stiles, 1978; Bullock y Solis-Magallanes, 1988; Daubenmire, 1971; Cannell, 1972; Borchert y Rivera, 2001; Rivera y Borchert, 2001).

TFG  
20407

#### b. Características y contenido de agua del suelo

El sitio en el que se realizó el estudio exhibió una superficie plana sin obstáculos ni irregularidades apreciables, un suelo rocoso clasificado como Inseptisol, de poca profundidad, fertilidad moderada, pH ligeramente ácido (5,90 en la superficie y 5,39 a mayor profundidad), y contenidos medianos de materia orgánica (9,32%) en los estratos superficiales (Anexo 2). Curvas de retención de humedad indicaron que el contenido de agua del suelo a capacidad de campo (-0,03 MPa) es de 47,81%, y de 28,79% en el punto de marchites permanente (1,5 MPa).

El agua del suelo en el sitio del estudio se distribuyó estratigráficamente a lo largo del ciclo climático anual, y 45-60 cm fue la profundidad que mostró consistentemente mayor contenido. Se detectaron diferencias significativas ( $p < 0,01$ ) en el contenido de agua del suelo a lo largo del año y entre las dos profundidades evaluadas. El valor máximo observado fue de  $0,65 \text{ g cm}^{-3}$  el 20 de octubre de 1999. Las capas superficiales del suelo (0-15 cm) mostraron el menor contenido de agua,  $0,02 \text{ g cm}^{-3}$ , el 21 de abril de 1999. Dicha distribución estratigráfica fue más pronunciada durante las estaciones secas, y con el avance de la estación lluviosa las diferencias tendieron a ser menores. El contenido de agua del suelo se uniformó a lo largo de la porción evaluada del perfil a finales de la estación lluviosa de 1999, y también a inicios de las estaciones lluviosas de 1999

490058

y de 2000, como resultado del rápido humedecimiento de las capas superficiales del suelo con la caída de las primeras lluvias.

La superficie del suelo perdió agua rápidamente después de que terminó la estación lluviosa de 1999, secándose casi completamente, aproximadamente un mes después de que se inició el período de sequía. A mayor profundidad, el contenido de agua del suelo fue muy constante a lo largo del año y cambió de forma importante cuando las lluvias aumentaron como resultado de una depresión tropical que afectó Costa Rica a finales de septiembre y principios de octubre de 1999.

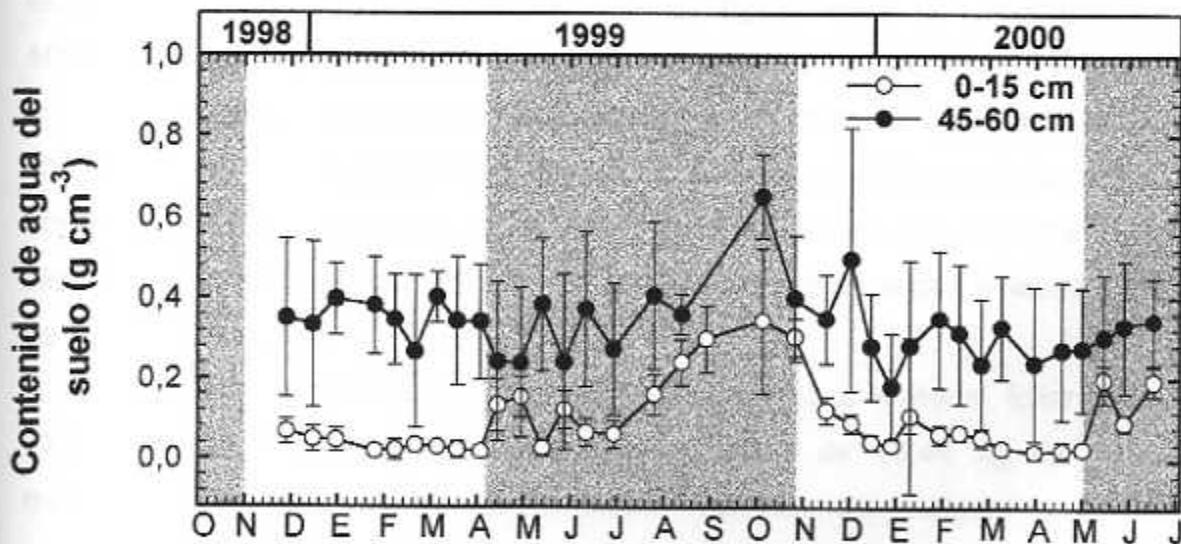


Figura 4. Cambios estacionales en el contenido volumétrico de agua del suelo a 2 profundidades en el sitio de investigación, Área de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa. Cada punto representa el promedio de 2 a 12 mediciones +/- la desviación estándar. El área sombreada indica la estación lluviosa.

## 2. Mediciones fisiológicas

### a. Fenología

El fragmento de bosque seco examinado en este estudio se caracterizó por la mayor abundancia de especies deciduas con longevidad foliar menor que la de las especies siempre verdes, y por la rapidez con la que ocurrieron los cambios de fase fenológica, especialmente durante la estación seca. Además, varios eventos sobresalientes como la brotación anticipada del follaje y la caída temprana de las hojas de las especies de tronco succulento fueron también observados.

#### Caída del follaje y período de caída de las hojas

La caída del follaje se observó con mayor frecuencia e intensidad durante la estación seca en la mayoría de las especies examinadas, con la excepción de *Manilkara chicle* y *Quercus oleoides*, que mostraron intensidades altas de caída del follaje en diferentes épocas del año, incluido el inicio de la estación lluviosa (*M. chicle*) (Fig. 5). Las mediciones de producción de mantillo en el fragmento de bosque evaluado (Fig. 6) respaldan este patrón, e indican que la caída de follaje alcanzó tasas máximas a mediados de ambas estaciones secas evaluadas, luego de 3 meses sin lluvia.

La mayor proporción del mantillo correspondió a material foliar (44,11 a 63,57 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), seguido por ramitas (menos de 16,44 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>) y estructuras reproductivas. La cantidad máxima de material reproductivo recolectado en las trampas durante la segunda estación seca de 1998 (13,97 kg ha<sup>-1</sup>) fue muy superior a la cantidad máxima recolectada durante la estación seca de 2000 (3,13 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>). La caída de mantillo en los bosques secos varía ampliamente, y se ha encontrado que existe una relación positiva y estadísticamente significativa entre el total de caída de mantillo y el promedio de precipitación anual (Martínez-Yrizar, 1995). Se recolectó un promedio total de 8,4 ton ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>; este valor fue muy cercano al reportado para Palo Verde (8,2 ton

ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) Martínez-Yrizar (1995), lo cual tiene mucho sentido si se toma en cuenta que el bosque y las condiciones climáticas de estos dos sitios son muy parecidos.

La caída del follaje fue observada en todos los individuos de las 11 especies estudiadas, en intensidades variables entre los individuos y entre las especies examinadas. Las 11 especies evaluadas en este estudio fueron clasificadas en primer lugar por la duración de su período de caída de las hojas, es decir, según el tiempo que permanecieron sin follaje, y en segundo lugar por la duración del proceso de abscisión (Fig. 5). La duración del período de caída de las hojas fue determinada también por la fecha de la brotación, lo que permitió la clasificación de las especies utilizando el resultado de ambos eventos fenológicos.

Esta clasificación permitió diferenciar cuatro grupos de patrones fenológicos en los árboles: 1) **deciduos de reducida longevidad foliar** (2 a 7 meses de caída de las hojas), 2) **deciduos de longevidad foliar intermedia** (2 a 4 meses de caída de las hojas), 3) **brevi-deciduos** o intercambiadores de follaje (2 meses o menos de caída de las hojas), y 4) **siempreverdes**, que se caracterizaron por la presencia casi permanente de follaje, excepto dos individuos de *M. chicle* que alcanzaron más de un 75% de defoliación, uno en la estación lluviosa de 1998 y el otro en la del 2000).

Las 3 especies deciduas con tronco suculento (*B. simaruba*, *B. tomentosa*, *C. vitifolium*) permanecieron sin follaje durante el mayor tiempo. La caída de las hojas en estas especies ocurrió rápidamente durante la transición de la estación lluviosa a la seca, antes de la conclusión formal de las lluvias y de que se detectaran reducciones importantes en el contenido de agua del suelo. Las especies de tronco suculento produjeron las hojas de menor longevidad (6 a 8,5 meses), coincidiendo con o sobrepasando ligeramente la duración de la estación lluviosa. La caída del follaje se inició a partir del 11 de noviembre y se extendió hasta el 17 de enero durante la estación seca 1998/1999, esta variabilidad se debió a la falta de sincronía entre los individuos evaluados; sin embargo, la mayoría de los árboles iniciaron la caída del follaje durante el mes de noviembre de 1998. En contraste con el comportamiento de *B. simaruba* y *B. tomentosa*, la caída del follaje en *C. vitifolium* mostró un alto grado de sincronía.

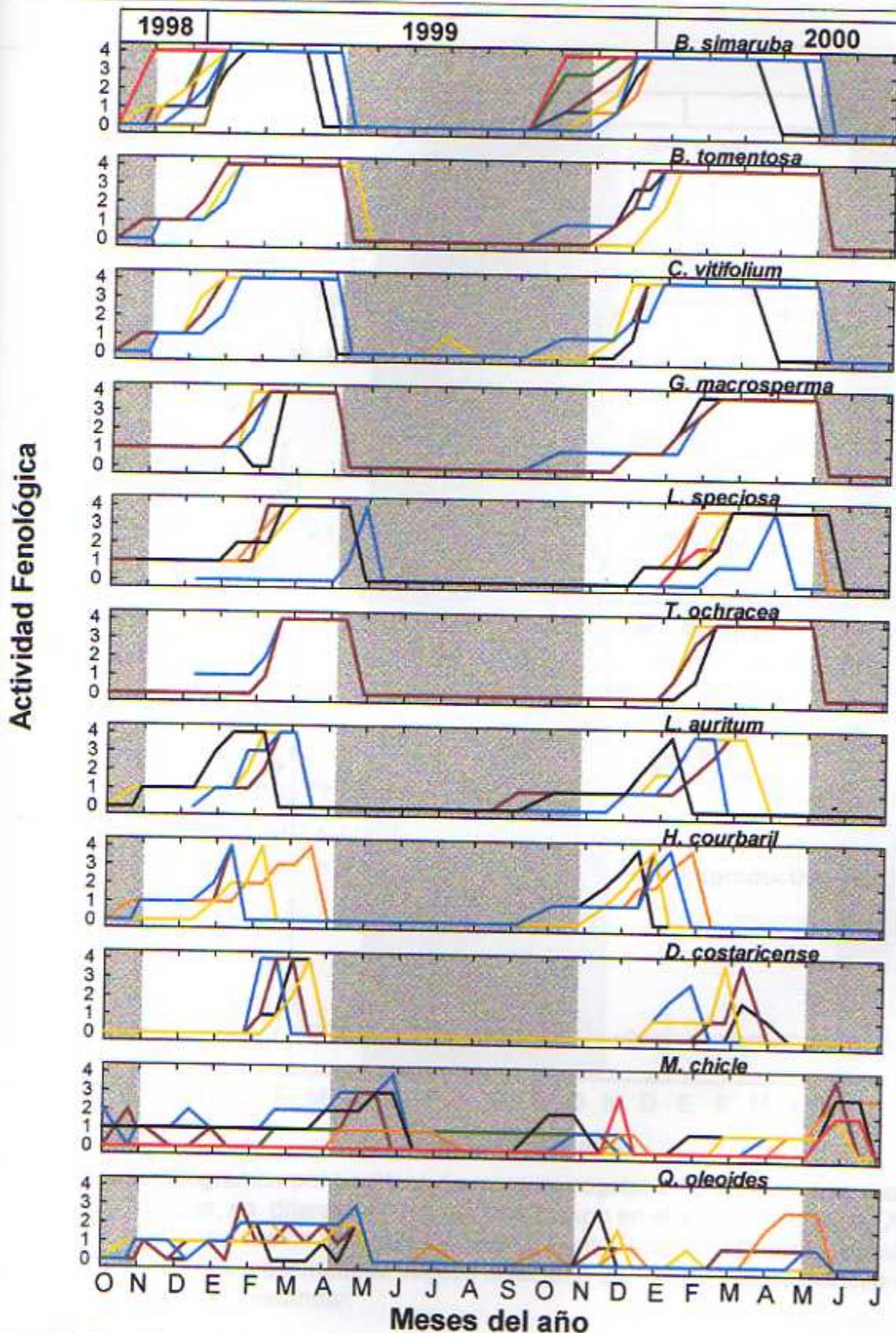


Figura 5. Cambios estacionales en la caída de las hojas de las 11 especies en estudio. Área de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa. Según escala semicuantitativa de Fournier (0 representa la ausencia del evento, 1 a 4 rangos de 25% de la manifestación de éste). El área sombreada indica la estación lluviosa. Las líneas en cada panel representan diferentes individuos.

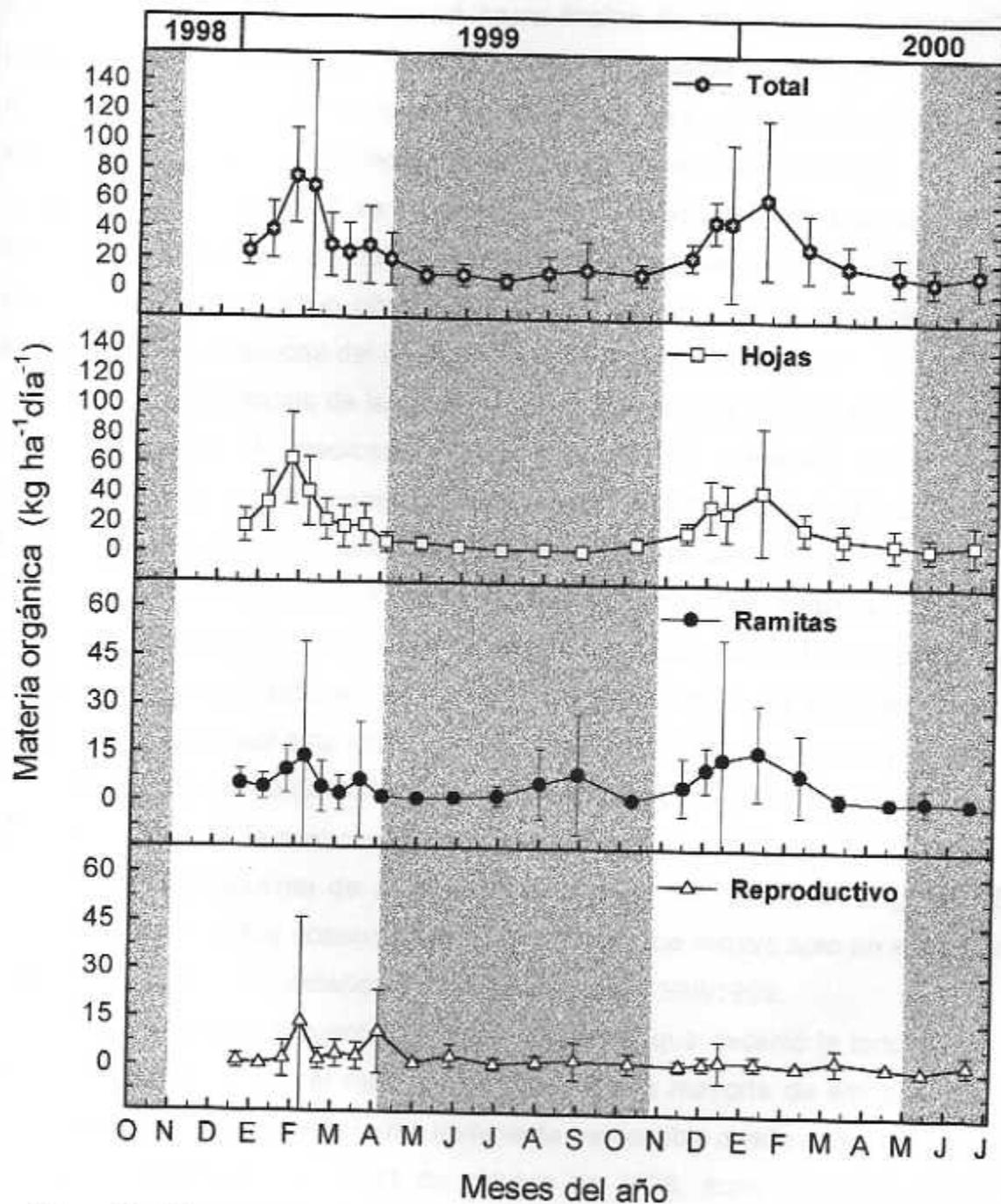


Figura 6. Kilogramos por hectárea de material vegetal interceptado por las trampas, en diferentes intervalos de tiempo en el sitio experimental, Area de Conservación Guanacaste, Sector Santa Rosa. Cada punto representa el promedio del material vegetal colectado en 10 trampas de mantillo +/- la desviación estándar.

La caída del follaje durante la estación seca 1999/2000 se inició a partir de mediados de octubre y se extendió hasta finales de noviembre. En general, los individuos que se defoliaron primero durante la estación seca 1998/1999 también lo hicieron durante la estación seca 1999/2000. La caída de las hojas de las especies de tronco suculento terminó con la brotación del follaje, que en *B. simaruba* y en *C. vitifolium* se inició a finales de la estación seca, en ausencia de lluvias esporádicas y antes del inicio formal de la estación lluviosa. Este fenómeno de brotación temprana fue observado más claramente durante la transición de la estación seca a la lluviosa del año 2000 que en la de 1999 (Fig. 7).

La caída del follaje de las especies deciduas con longevidad foliar intermedia (9 a 10 meses; *G. macrosperma*, *L. speciosa*, *T. ochracea*) se inició más tardíamente que en las especies suculentas, usualmente a partir de enero o febrero. Los árboles permanecieron sin follaje por un período de 3,5 a 4 meses, aunque hubo un individuo de *L. speciosa* que permaneció sin follaje por un período de aproximadamente dos semanas, comportó más bien como brevi-deciduo; este comportamiento excepcional fue probablemente debido a las características del micrositio ocupado por este árbol, cercano a un parche de bosque siempre verde.

El período de caída de las hojas de estas especies concluyó con el inicio de la estación lluviosa, la cual causó la apertura masiva de las flores de *T. ochracea* y la brotación subsecuente de nuevos tallos y hojas en expansión (Fig. 7). Ese comportamiento no fue observado en *L. speciosa*, que mostró solo un evento muy reducido de antesis a mediados de la estación seca 1998/1999.

Estas especies presentaron longevidad foliar que excedió la longitud de las estaciones lluviosas por al menos 3 meses. En la mayoría de estos árboles la caída del follaje comenzó de forma levemente perceptible desde antes del inicio del período de observaciones el 21 de octubre de 1998, aunque la defoliación fue evidente (valores mayores a 75%) solo después de 3 meses de sequía en ambas estaciones secas. En la estación seca 1999/2000, la caída del follaje se extendió desde el 19 de octubre de 1999 hasta el 10 de febrero del 2000, y se caracterizó por la alta sincronización entre los árboles dentro de las especies, la excepción fue el individuo de *L. speciosa* mencionado anteriormente, el cual intercambió sus

hojas viejas por nuevas durante la estación lluviosa de 1999 y el año siguiente durante la estación seca.

Las especies brevi-deciduas (*L. auritum*, *H. courbaril*, *D. costaricense*) produjeron hojas con longevidad cercana a 1 año (10-11,5 meses, 10,5-12 meses, y mayor que 11,5 meses, respectivamente). Los árboles permanecieron sin follaje por períodos menores a 1,5 meses, con excepción de un individuo de *L. auritum*, el cual mostró una defoliación superior a 75% durante 2 meses de la estación seca 1999/2000. La caída masiva del follaje (más que 75%) de *L. auritum* e *H. courbaril* se inició durante la primera mitad de ambas estaciones secas y se extendió hasta por 3 meses. A diferencia de las 2 especies anteriores, la caída masiva del follaje de *D. costaricense* se inició en la mayoría de los casos en la segunda mitad de ambas estaciones secas y se extendió hasta por 2 meses.

Aunque el proceso de abscisión foliar de árboles individuales de las especies brevi-deciduas estudiadas fue muy corto, (menos de 2 semanas en la mayoría de los árboles), el proceso de defoliación a nivel de especie se extendió hasta por 6 semanas debido a la evidente asincronía entre árboles de una misma especie. Este proceso se llevó a cabo usualmente en un solo episodio, terminado por la rápida brotación de nuevo follaje, el cual fue acompañado por la diferenciación y la apertura de las flores.

Las especies siempre verdes produjeron hojas de mayor longevidad, difícil de determinar con el método empleado para evaluar fenología, pero probablemente mayor a 2 años. La cronología de la defoliación en estas especies fue difícil de determinar y no mostró un patrón claro parcialmente debido a alto grado de asincronía intraespecífica y aún entre ramas de un mismo individuo (Fig. 13).

### Brotación

La brotación (Fig. 7) (extensión de los brotes y expansión de las hojas) de las especies deciduas con reducida e intermedia longevidad foliar se concentró en las primeras semanas de la estación lluviosa, y se caracterizó por la iniciación sincronizada y episódica de la producción de hojas, con excepción de *C. vitifolium*

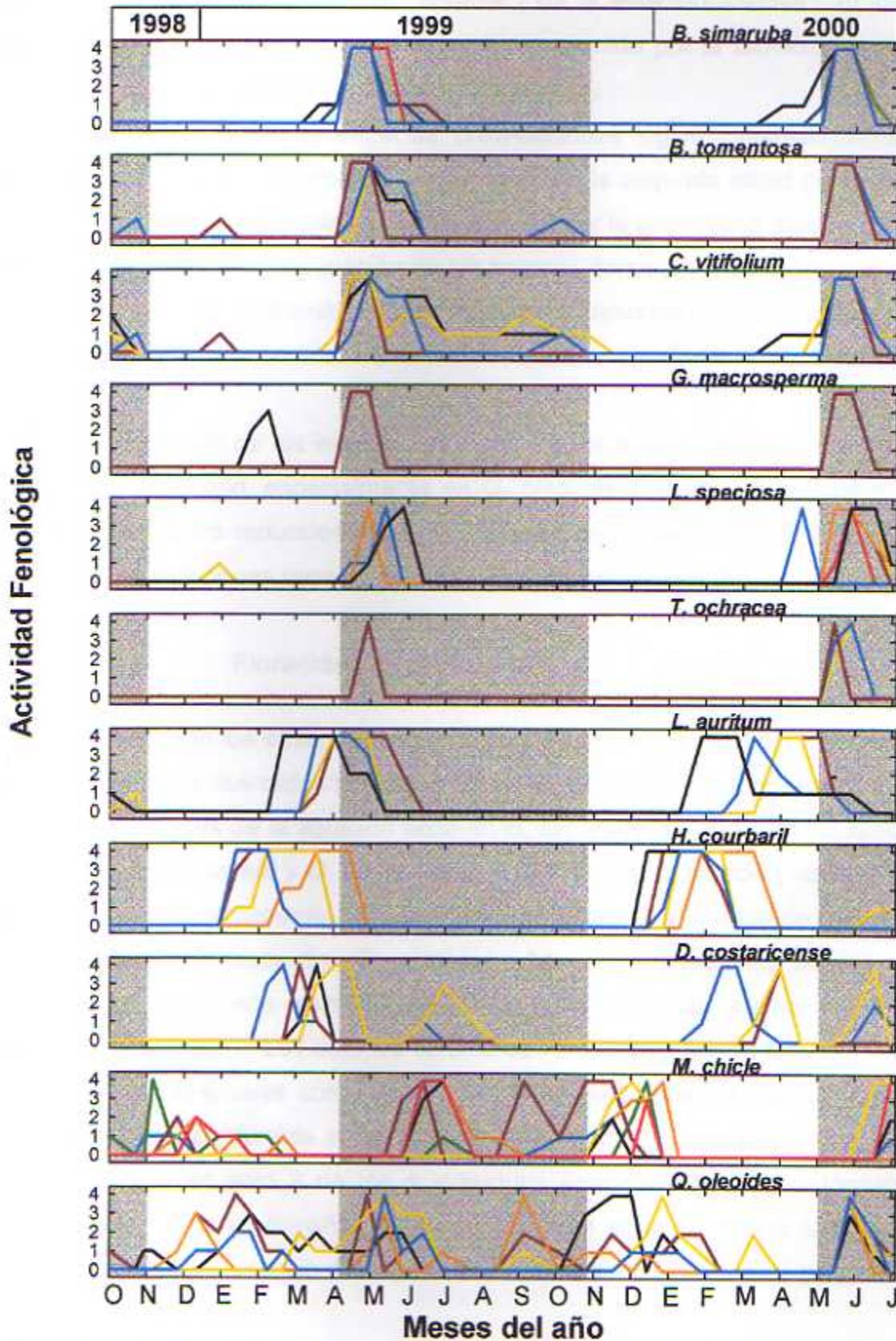


Figura 7. Cambios estacionales en la brotación de las 11 especies en estudio. Área de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa. Según escala semicuantitativa de Fournier. El área sombreada indica la estación lluviosa. Las líneas en cada panel representan diferentes individuos.

que produjo follaje continuamente durante toda la estación lluviosa. El inicio de ambas estaciones lluviosas observadas fue precedido por la brotación anticipada de 2 especies deciduas (*B. simaruba* y *C. vitifolium*).

La brotación de las especies brevi-deciduas siguió inmediatamente a la defoliación rápida de los árboles, concentrada en la segunda mitad de la estación seca, y en *Lysiloma* e *Hymenaea* se caracterizó por la producción masiva de hojas, que concluyó con la diferenciación de los botones florales, lo mismo ocurrió con *G. macrosperma*. En *Dilodendron*, la antesis ocurrió después de la caída de las hojas y antes de la brotación, de manera similar al comportamiento observado en *T. ochracea*.

La brotación de las especies siempre verdes ocurrió de forma irregular a lo largo de todo el año, especialmente en *Q. oleoides* y en menor extensión en *M. chicle*, que mostró reducciones en la actividad de brotación durante la segunda mitad de las estaciones secas e inicio de las estaciones lluviosas.

### Floración y Fructificación

La floración fue observada en todas las especies estudiadas y su intensidad difirió durante los dos ciclos fenológicos evaluados (Fig. 8). La antesis se inició a mediados o finales de la estación seca en *B. simaruba*, *C. vitifolium*, *L. speciosa*, *L. auritum*, *H. courbaril* y *D. costarricense*, al inicio de la estación lluviosa en *B. tomentosa*, *G. macrosperma*, *T. ochracea* y *M. chicle*, y a lo largo de todo el año en diferentes individuos de *Q. oleoides*. La floración fue muy escasa en *L. speciosa* y observada solo durante el segundo año de mediciones en *D. costarricense* (Fig. 8). Los botones florales de *H. courbaril* fueron abortados en su mayoría, probablemente como consecuencia de herbivoría, lo que se reflejó en ausencia de frutos durante el período de observación. En *L. auritum*, la antesis fue observada en solo 2 de los 4 individuos examinados; los 2 individuos no reproductivos eran de tamaño pequeño y pudieron estar en estado juvenil. Esto podría explicar la ausencia de reproducción en los individuos más pequeños de otras especies también.

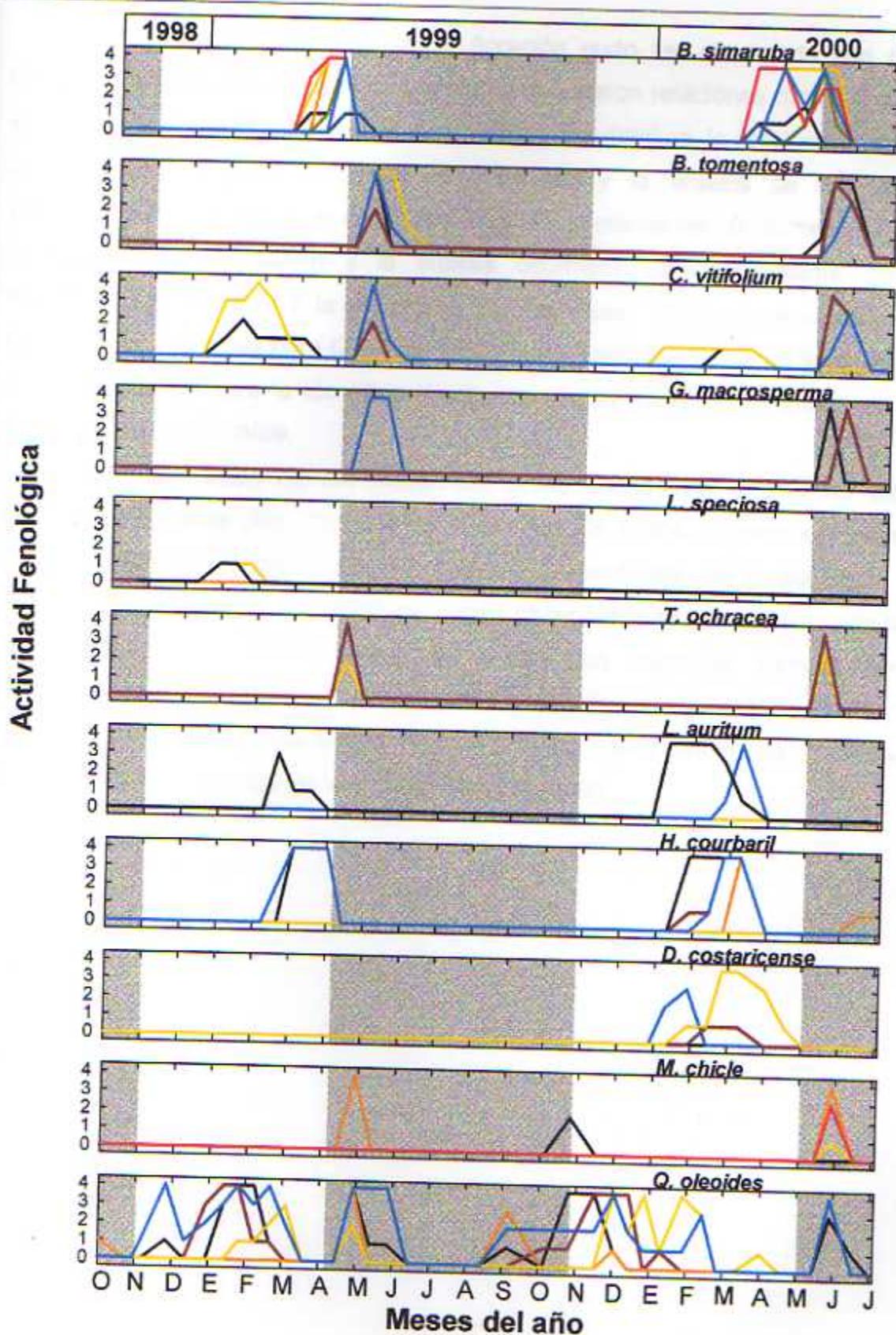


Figura 8. Cambios estacionales en la floración de las 11 especies en estudio. Área de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa. Según escala semicuantitativa de Fournier. El área sombreada indica la estación lluviosa. Las líneas en cada panel representan diferentes individuos.

En las especies en las que la floración pudo ser observada con algún detalle, la antesis y el crecimiento vegetativo mostraron relaciones morfogenéticas y cronológicas. En *T. ochracea*, *B. simarouba* y *C. vitifolium*, la defoliación pareció ser un requisito para completar el desarrollo y la antesis de las yemas reproductivas, mientras que en *H. courbaril*, *D. costaricense*, *B. tomentosa* y *G. macrosperma*, la floración y la antesis ocurrieron simultáneamente con la extensión de los tallos y la expansión de las hojas. Estas observaciones no pudieron ser obtenidas para *Q. oleoides* ni para *L. speciosa*, debido a la escasez o a las dificultades para la identificación de las yemas, respectivamente, y no fue determinada en *M. chicle*.

La fructificación no fue observada o fue escasa en la mayoría de las especies evaluadas (Fig. 9), y el desarrollo de los frutos, cuando se presentó, ocurrió durante la estación seca o lluviosa, dependiendo de la especie. Los eventos de fructificación más intensos fueron observados en las especies con tallos suculentos, en *G. macrosperma*, y en las dos especies siempre verdes examinadas. *T. ochracea* y *H. courbaril* no fructificaron durante el período de observaciones, y *D. costaricense* mostró solo un ligero evento de fructificación durante la segunda mitad de la estación seca de 2000.



Fig. 9. Intensidad de la fructificación de las 5 especies en estudio. Área de estudio: San Juan de los Rios, sector Santa Rosa. Según escala semicuantitativa (Fig. 1) el área sombreada indica la estación lluviosa. Las líneas en cada gráfico representan diferentes individuos.

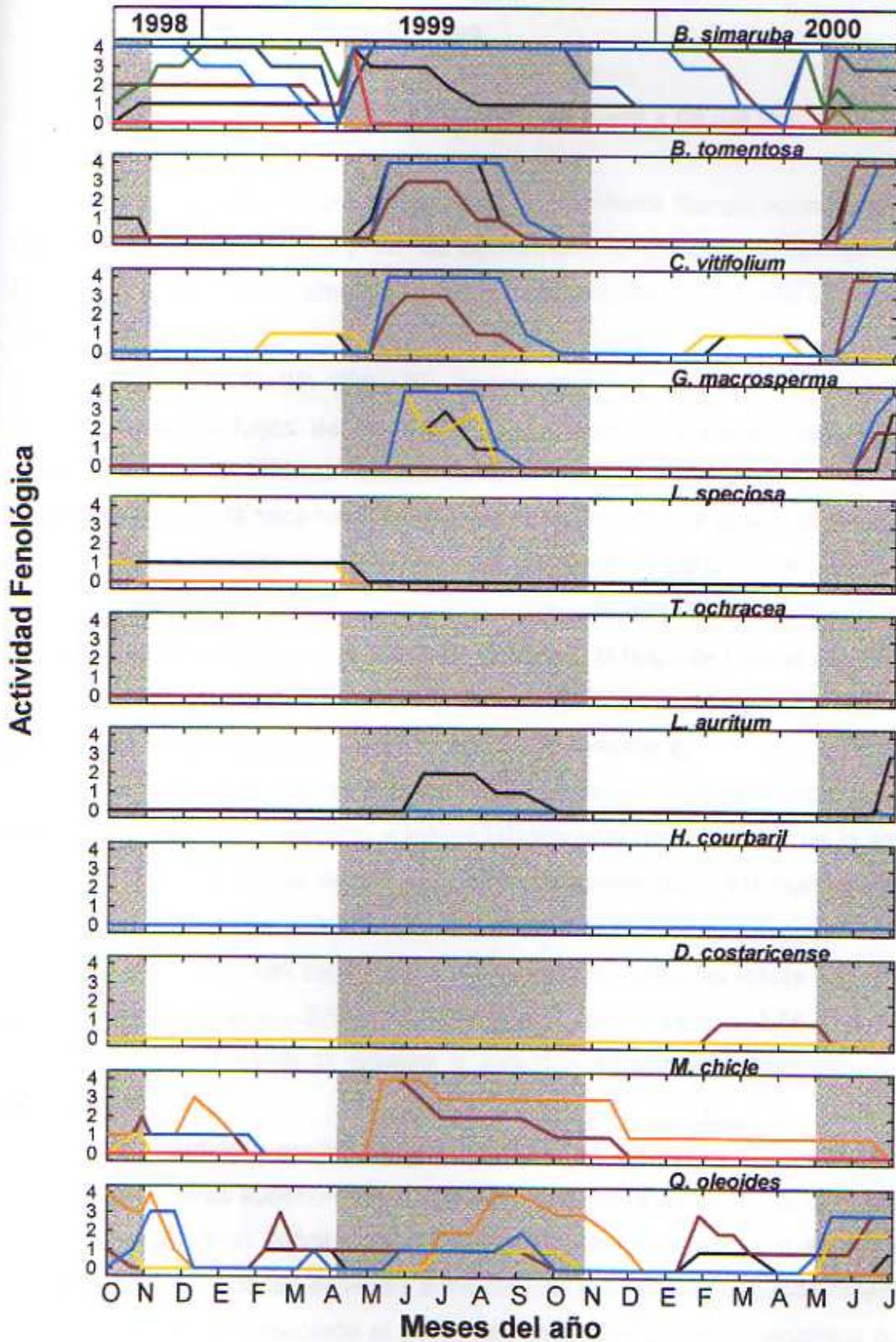


Figura 9. Cambios estacionales en la fructificación de las 11 especies en estudio. Área de Conservación Guanacaste, sector Santa Rosa. Según escala semicuantitativa de Fournier. El área sombreada indica la estación lluviosa. Las líneas en cada panel representan diferentes individuos.

## b. Relaciones hídricas

### Potenciales hídricos de las hojas y de los tallos

Los patrones fenológicos descritos anteriormente fueron acompañados por cambios estacionales en  $\Psi_h$  y  $\Psi_t$ . Se detectaron diferencias significativas ( $p < 0,01$ ) (Anexo 3) en el comportamiento anual de estas variables, y entre las diferentes especies evaluadas.

En el caso de  $\Psi_h$  (Fig. 10), se observó una marcada diferencia en la capacidad de las hojas de los árboles de diferentes especies para tolerar el desarrollo del estrés hídrico. Los cambios climáticos típicos de la transición de la estación lluviosa a la seca fueron suficientes para impulsar la abscisión de las hojas de la especie suculenta *B. simaruba*, en la que no se registraron valores de  $\Psi_h$  al medio día menores a  $-0,73$  MPa. Esta respuesta permitió el mantenimiento de altos valores de  $\Psi_t$  típicos de la estación lluviosa a lo largo de todo el año (Fig. 11), inclusive durante la estación seca, y durante la ocurrencia de otras actividades fenológicas importantes (reproducción, brotación temprana).

*L. speciosa* y *T. ochracea* presentaron valores altos de  $\Psi_h$  medido al medio día durante la estación lluviosa, y mayor tolerancia al estrés hídrico de la estación seca (Fig. 10). Las hojas de estas especies experimentaron  $\Psi_h$  menores que los observados en la especie suculenta, y se mantuvieron transpirando hasta mediados de la estación seca (Fig. 13), cuando la caída del follaje ocurrió y  $\Psi_h$  (pm) había decrecido a  $-2,58$  y  $-1,57$  MPa en *L. speciosa*, y a  $-2,36$  y  $-1,14$  MPa en *T. ochracea*, durante la primera y segunda estaciones secas examinadas, respectivamente.

El  $\Psi_h$  medido a medio día en *L. auritum*, *H. coubaril* y *D. costaricense* se mantuvo en valores superiores a  $-1,58$  MPa durante la estación lluviosa, pero las hojas experimentaron déficit hídrico creciente conforme la estación seca avanzó. La caída del follaje de las especies brevi-decíduas durante la segunda mitad de la estación seca estuvo asociada al desarrollo de  $\Psi_h$  mucho más negativos que los observados en la estación lluviosa. Los valores de  $\Psi_h$  medidos durante la primer



estación seca fueron menores que  $-2,7$  MPa en *H. courbaril* y que  $-3,43$  MPa en *L. auritum*, mientras que en la segunda estación seca los valores observados antes de la caída del follaje fueron más altos, probablemente debido a que las mediciones de  $\Psi_h$  fueron realizadas antes que en la estación seca del primer año.

Las hojas pertenecientes a nuevas generaciones producidas durante la estación seca también exhibieron valores muy negativos de  $\Psi_h$ . Estos valores fueron de  $-2,69$ ,  $-2,80$  y  $-1,82$  MPa en *L. auritum*, *H. courbaril* y *D. costaricense*, respectivamente, al final de la primera estación seca, y de  $-2,69$ ,  $-2,95$  y  $-2,12$  en las mismas especies al final de la segunda estación seca. A pesar de esto, las 3 especies exhibieron tasas de uso de agua considerables (Fig. 13) a lo largo de todo el año, incluida la estación seca. Estas hojas toleraron el estrés hídrico severo típico del final de la estación seca, y se recuperaron con el inicio de las lluvias, para mostrar valores de  $\Psi_h$  mucho más altos durante la estación lluviosa.

Las hojas de las especies siempre verdes toleraron el estrés hídrico. Estas hojas de gran longevidad experimentaron fluctuaciones muy amplias en su  $\Psi_h$  a lo largo del año, sin mostrar signos de marchitamiento o de abscisión inducida por el déficit hídrico. Los valores de  $\Psi_h$  medidos al medio día durante las estaciones lluviosas fueron comúnmente superiores a  $-1$  MPa, y decrecieron conforme se desarrolló la estación seca hasta alcanzar valores inferiores a los  $-3$  y  $-4$  MPa en *Q. oleoides* y *M. chicle*, respectivamente.

Las mediciones realizadas en horas de la mañana, cuando las plantas se comportan como tensiómetros y  $\Psi_h$  puede ser utilizado para medir el  $\Psi_w$  del suelo (Ritchie y Hinckley, 1975), revelaron que los árboles examinados experimentaron un alto grado de recuperación de su estado hídrico durante las horas de la noche a lo largo de la estación lluviosa, y que la capacidad de recuperación disminuyó conforme avanzó la estación seca, a mediados o finales de la cual se registraron los valores de  $\Psi_h$  am menores (Fig. 13).

Las variaciones en el potencial hídrico de los troncos ( $\Psi_t$ ) (Fig. 11) se asemejaron en su patrón general a las variaciones observadas en  $\Psi_h$ , principalmente a lo largo del primer año de observaciones. Sin embargo, éstas fueron menores, especialmente en el caso de las especies con tronco succulento, y



$\Psi_t$  fue típicamente mayor que  $\Psi_h$ , consistente con la teoría de la tensión-cohesión (Meinzer *et al.*, 2001). Las especies que permanecieron más tiempo sin hojas mostraron variaciones similares en el rango de  $\Psi_t$ , el cual fue de -0,27 a -1,37 MPa. Por otro lado, las que presentaron períodos de defoliación más cortos o ausentes, mostraron mayor variación en  $\Psi_t$ , y éste fluctuó dentro de un rango mucho más amplio (se -0,53 a -2,00 MPa). *M. Chicle* y *Q. oleoides* fueron las que presentaron los menores valores de  $\Psi_t$  y ambas se comportaron como siempre verdes. Por otro lado, *B. simaruba* fue la especie que presentó los  $\Psi_t$  más altos y la que permaneció más tiempo defoliada.

### Contenido de agua de los troncos

El contenido de agua de los troncos también mostró tendencias estacionales claras (Fig. 12), que difirieron significativamente entre las especies y a lo largo de los 2 ciclos anuales evaluados ( $p < 0,01$ ). Entre las especies deciduas, el contenido de agua del tallo mostró una reducida variación y un alto grado de sincronización en las variaciones observadas, con excepción de *T. ochracea*, la especie con mayor densidad de madera (Cuadro 2). Las especies más siempre verdes también mostraron sincronía en la variación del contenido de agua, el cual se mantuvo en un rango muy estrecho (de 0,12 a 0,57 g cm<sup>-3</sup>) con la excepción de *D. costaricense*, la especie con menor densidad de la madera dentro de este subgrupo, la cual mantuvo el mayor contenido de agua durante la estación seca y *T. ochracea* los menores.

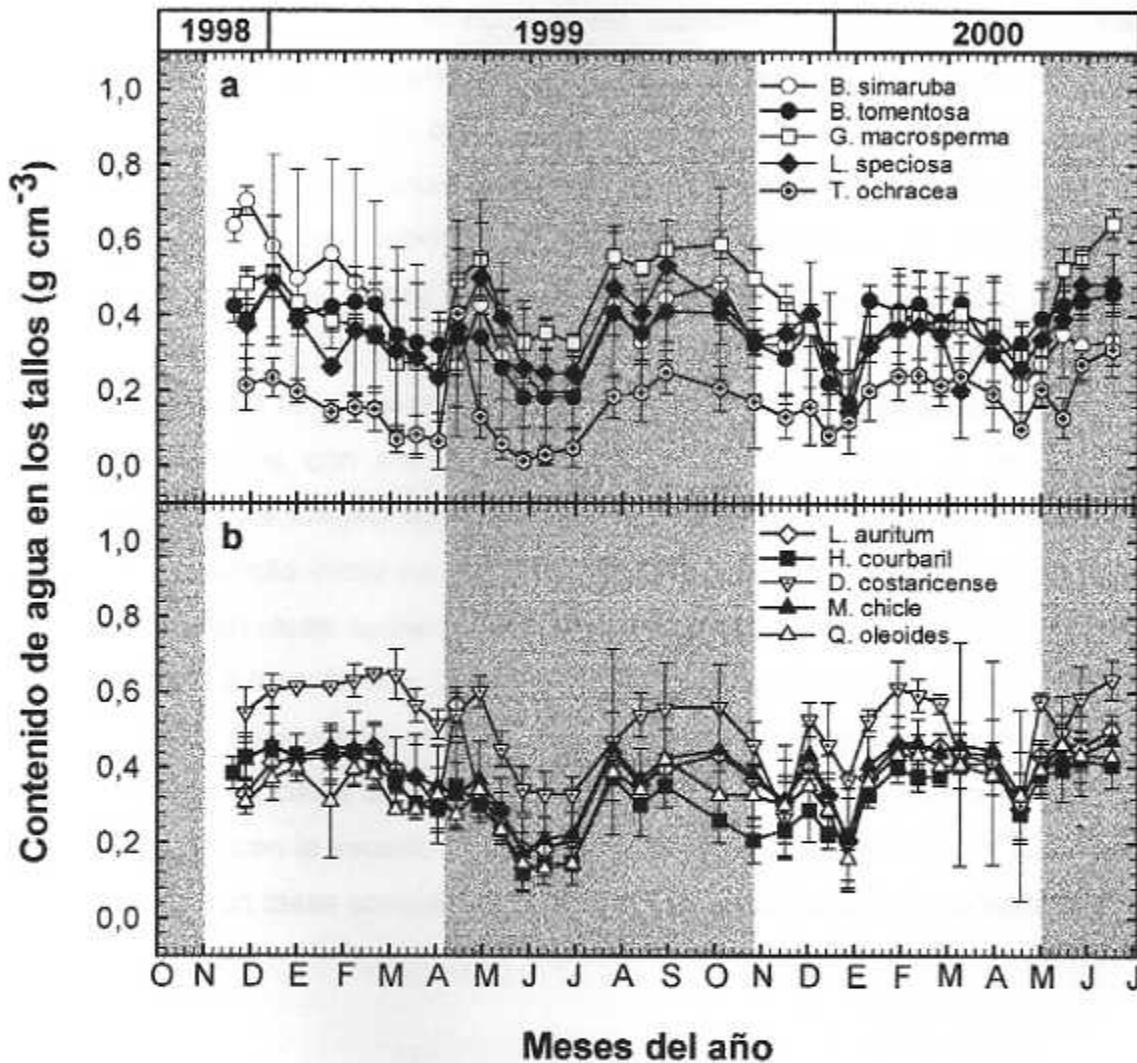


Figura 12. Cambios estacionales en el contenido volumétrico de agua en el tallo de 11 especies perennes en el Área de Conservación Guanacaste, Sector Santa Rosa. Cada punto representa el promedio de tres mediciones  $\pm$  la desviación estandar. Los calculos se realizaron utilizando el modelo matemático de Wullschleger et al. (1996). El área sombreada indica la estación lluviosa.

## Flujo de savia en el xilema

Las estrategias fenológicas identificadas también pudieron reconocerse en los patrones anuales del uso del agua de las especies estudiadas (Fig. 13). Estos patrones fueron controlados principalmente por el clima, la longevidad foliar, y la duración de los períodos de caída de las hojas. La mayoría de las especies estudiadas mostraron las tasas máximas de uso de agua durante la estación lluviosa. Las especies deciduas suculentas (*B. simaruba*, *B. tomentosa*, *C. vitifolium*) evadieron el estrés hídrico mediante la rápida abscisión del follaje durante la transición de la estación lluviosa a la seca, manteniendo un alto potencial hídrico en el tallo suculento pero restringiendo su intercambio gaseoso a los meses lluviosos con menor radiación solar. Las hojas de las especies deciduas con mayor longevidad foliar (*G. macrosperma*, *L. speciosa*, *T. ochracea*) toleraron el desarrollo inicial del estrés hídrico impuesto por la estación seca, y los árboles mostraron tasas sustanciales de uso de agua durante la primera parte de esta estación. La tasa de uso de agua de las especies brevi-deciduas (*L. auritum*, *H. courbaril*, *D. costarricense*) fue notable durante todo el año, excepto en los breves períodos de caída de las hojas. Las especies siempre verdes (*Q. oleoides* y *M. chicle*) toleraron la sequía, y a pesar del estrés hídrico medido en sus hojas y troncos, mostraron tasas considerables de uso de agua durante la estación seca.

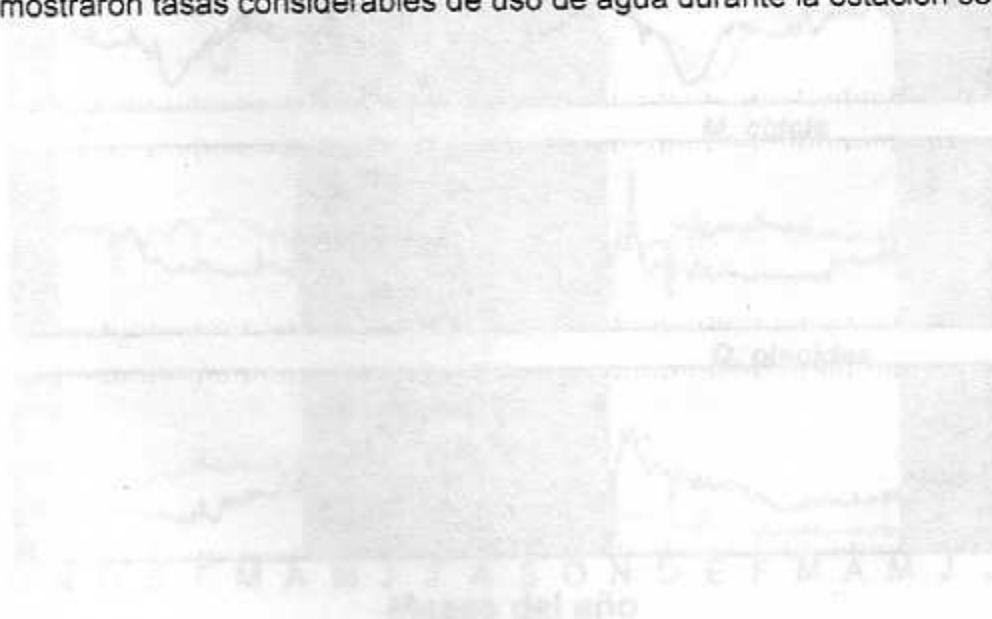


Fig. 13. Patrones anuales en el flujo de savia en 11 especies por un mes. El flujo de savia se relaciona con la máxima de dispersión de calor de la zona (1985). Área de Conservación Guanacaste, Sector Santa Rosa. Una rotación indica la estación lluviosa. Las líneas en cada panel muestran el promedio mensual.

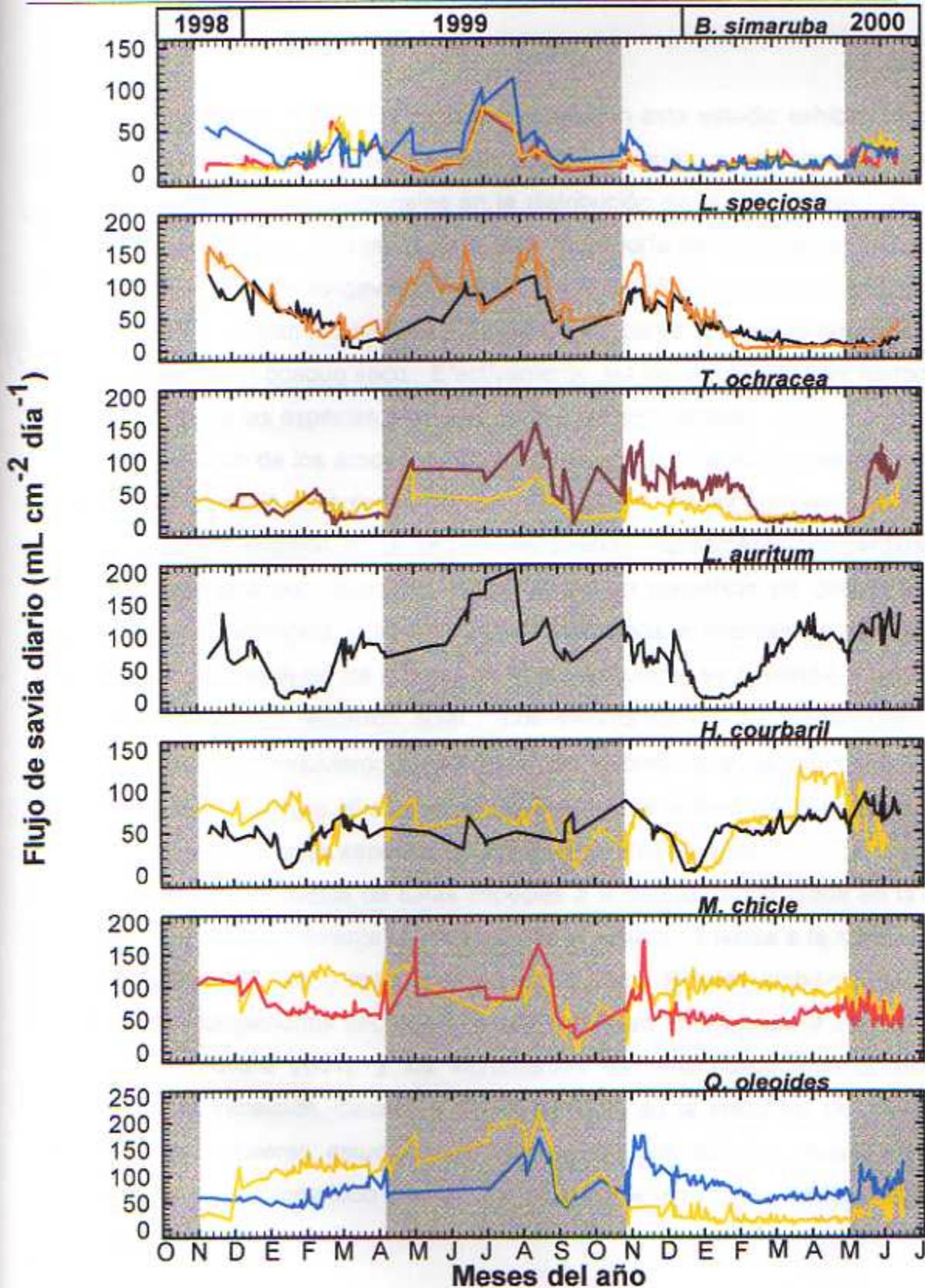


Figura 13. Variaciones estacionales en el flujo de savia en 11 especies perennes, las mediciones se hicieron con la técnica de disipación de calor de Granier (1985). Área de Conservación Guanacaste, Sector Santa Rosa. El área sombreada indica la estación lluviosa. Las líneas en cada panel representan diferentes individuos.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El fragmento de bosque seco examinado en este estudio exhibió un patrón fenológico afectado por el régimen climático anual, principalmente por las marcadas variaciones estacionales en la distribución de la lluvia y otras variables climáticas asociadas. En respuesta a esto, la mayoría de las especies estudiadas produjeron hojas con longevidad inferior o ligeramente mayor a un año, lo cual indica que el intercambio anual del follaje puede conferir ventajas adaptativas en este micrositio del bosque seco. Efectivamente, las especies deciduas fueron más abundantes que las especies brevi-deciduas y siempre verdes.

En el caso de los árboles deciduos de tronco suculento, la intensa caída de las hojas permitió desplegar en el campo un comportamiento fenológico conservador de evasión de la sequía, reduciendo rápidamente las pérdidas del agua almacenada por medio de la defoliación en presencia de déficit hídricos. Como una consecuencia de esta estrategia fenológica, el intercambio gaseoso y la actividad fotosintética de los árboles de tronco suculento se restringió a los meses lluviosos, de menor radiación solar. Los valores de  $\Psi_h$  se mantuvieron altos mientras las hojas estuvieron presentes, y los valores de  $\Psi_t$  se mantuvieron muy altos a lo largo de todo el año, y se redujeron más al final de la estación seca, cuando algunas de estas especies de tronco suculento brotaron.

La rápida respuesta de estas especies a la sequía, evidenciada en la caída del follaje, a menudo durante la transición de la estación lluviosa a la seca, sugiere que la defoliación puede responder también a otros factores ambientales. Estos incluyen los fotoperiodos decrecientes que "anuncian" el inicio de la estación seca (Borchert y Rivera 2001), y los incrementos en VPD típicamente observados durante esta transición, causados por el aumento en la velocidad de los vientos alisios. Se requieren estudios que demuestren una relación causal entre las variaciones en el fotoperiodo y en VPD y los eventos fenológicos de los árboles del bosque seco.

Las especies deciduas con longevidad foliar intermedia produjeron hojas capaces de tolerar el estrés hídrico impuesto, sólo durante la primera mitad de la estación seca. Éstas realizaron un intenso intercambio gaseoso durante estos primeros meses de alta radiación y abundante agua en el suelo, que cayó progresivamente conforme se estableció la estación seca, y culminó con la caída de las hojas, cuyo  $\Psi_h$  había decrecido a valores muy negativos. La defoliación más tardía de estas especies no fue suficiente para evitar el desarrollo de  $\Psi_t$  muy bajos a finales de las estaciones secas.

Los resultados ofrecen evidencia que respaldan la hipótesis de que la rehidratación de los árboles del bosque seco, específicamente de las yemas, reflejado en nuestro caso en aumentos rápidos y sensibles en el contenido de agua de los troncos al inicio de la estación lluviosa, es un requisito para la brotación del follaje y la reanudación de un nuevo ciclo fenológico (Borchert 1994b). Esta situación no pareció operar en aquellas especies en las que se observó la brotación temprana del follaje.

La caída del follaje pareció ser una consecuencia de reducciones importantes en el estado hídrico de los árboles conforme se desarrolló la estación seca, aunque es difícil establecer relaciones causales con base en los datos recolectados. A diferencia de las hojas de mayor edad que sufrieron abscisión en respuesta al déficit hídrico a inicios de la estación seca, las hojas jóvenes de las especies brevi-deciduas, producidas cerca del final de esta estación, experimentaron  $\Psi_h$  más negativos que los medidos al inicio de la sequía, pero en contraste con sus contrapartes más viejas, las hojas jóvenes no sufrieron abscisión.

Estos resultados podrían ser interpretados en el sentido de que la edad de la hoja es un factor determinante en la respuesta de las mismas al estrés hídrico (Borchert 1994). Sin embargo, resultados experimentales recientes proveen evidencia de que las hojas de diferentes edades, tanto de especies deciduas como brevi-deciduas, responden de manera estadísticamente igual al estrés hídrico, y sufren abscisión simultáneamente (Pacheco, 2001). Los resultados más bien indican que la longevidad potencial de las hojas tolerantes al estrés hídrico es el

factor más importante en el control del ciclo fenológico anual de las especies brevi-decíduas y siempre verdes.

Las especies brevi-decíduas difirieron de las decíduas fundamentalmente en el hecho de que funcionalmente se comportaron como siempre verdes, reduciendo significativamente sus tasas de uso de agua únicamente durante los breves períodos de intercambio del follaje. Las brevi-decíduas mostraron una serie de rasgos estructurales y funcionales típicos de los hábitos fenológicos deciduo y siempre verde.

El ciclo fenológico de las especies siempre verdes pareció desarrollarse casi independientemente de los marcados cambios anuales en las condiciones ambientales, y la evidente asincronía en el ritmo fenológico de diferentes individuos podría ser una consecuencia de que las especies siempre verdes tienen acceso a fuentes de agua a lo largo de todo el año, de manera que su ciclo fenológico es controlado fundamentalmente por factores bióticos como la longevidad de las hojas, y en menor extensión por variables del ambiente físico como el contenido de agua del suelo.

En el fragmento de bosque evaluado, la brotación del follaje pareció estar bajo control directo del inicio de la estación lluviosa en la mayoría de las especies decíduas, aunque algunas mostraron brotación temprana del follaje antes del inicio de las lluvias, lo cual sugiere de nuevo la intervención de otras señales ambientales distintas al régimen anual de lluvias, en el control de la fenología de estas especies, en este caso de su brotación.

Los mecanismos fisiológicos y los cambios en las relaciones hídricas involucrados en el control de la brotación temprana han sido poco estudiados (Braun, 1984; Fallas-Cedeño, 2001; Rojas, 2001), y el significado ecológico de esta respuesta es aún incierto, aunque podría reducir la lixiviación de minerales del follaje y los riesgos de herbivoría mediante la producción de hojas en la estación seca, las cuales estarán completamente desarrolladas al inicio de la estación lluviosa, cuando los riesgos de herbivoría y de lixiviación son mayores. Los beneficios potenciales de la brotación durante la estación seca son también

experimentados por las especies brevi-decíduas, que realizan la renovación de su follaje durante la segunda mitad de esta estación.

La floración y la fructificación fueron escasas en una proporción importante de las especies evaluadas, pero los pocos estudios a largo plazo disponibles (Bullock, 1990) indican que este comportamiento puede ser muy general. La producción masiva de frutos solo cada cierto número de años parece ser un comportamiento común de muchas especies del bosque seco, y puede resultar en la saciedad de los consumidores de frutos en el bosque de manera que el costoso esfuerzo reproductivo sea exitoso (Janzen, 1967).

Se observaron relaciones morfogenéticas y cronológicas entre el desarrollo vegetativo y reproductivo de las especies evaluadas. En muchas especies, la brotación episódica concluyó con la producción de botones florales que permanecieron inactivos durante una parte sustancial de la estación lluviosa y toda la extensión de la estación seca. La antesis ocurrió en árboles defoliados únicamente después de la rehidratación de los árboles a causa de las primeras lluvias. En otros casos, las flores se diferenciaron y abrieron simultáneamente con la brotación en las axilas de las hojas. La brotación fue terminada por la diferenciación del meristemo apical en una flor. En ambos casos, la reanudación del crecimiento vegetativo ocurrió gracias a la activación de yemas vegetativas remanentes en las partes basales de los nuevos brotes. Los aspectos morfogenéticos y fisiológicos de la diferenciación de las flores de los árboles del bosque seco constituyen un campo inexplorado.

Los resultados obtenidos en este fragmento homogéneo de bosque seco, caracterizado por alta diversidad de hábitos fenológicos y gran asincronía en el desarrollo fenológico detectada entre especies, entre individuos de una misma especie, y entre ramas de un mismo individuo, indican que los hábitos fenológicos no se encuentran ligados a micrositios con características específicas en el bosque, y no son consistentes con algunas de las conclusiones alcanzadas en otros estudios ecofisiológicos del bosque seco (Borchert, 1994).

El ciclo fenológico de las especies perennes pareció estar determinado por un reloj biológico cuyo comportamiento cíclico es controlado por la longevidad

potencial de las hojas, un rasgo genéticamente determinado, pero modificable a partir del inicio de la construcción de las hojas por la interacción de múltiples factores bióticos y abióticos. Es difícil asegurar cuál evento fenológico restablece este reloj biológico en cero. La caída del follaje podría desempeñar esta función, y nuestros resultados sugieren además que el momento de la producción de las hojas marca, el inicio del ciclo anual de desarrollo determinado inicialmente por la longevidad de las hojas.

Adicionalmente, los árboles tropicales presentan una gran diversidad de tamaños, tipos de troncos, sistemas radicales, y otras propiedades bióticas con una base genética aún desconocida pero probablemente muy amplia (Rocha, 2001, comunicación personal), cuyo comportamiento anual puede modificar también el desarrollo fenológico de los árboles.

Solo para explicar los cambios en la calidad y la longevidad de generaciones sucesivas de hojas, comúnmente anuales en Santa Rosa, se requeriría la medición simultánea y a varios niveles de observación de múltiples eventos genéticos, fisiológicos durante ciclos fenológicos consecutivos, y de procesos como el régimen de radiación solar (van Schaik, *et al.*, 1993; Wright y van Schaik, 1994), la disponibilidad de nutrientes, agua y otros recursos (Bazzaz y Grace, 1997), la severidad de la estación seca (Holbrook, *et al.*, 1995), la ocurrencia de herbivoría (Wright y van Schaik, 1994), y los eventos cataclísmicos (inundaciones, huracanes, terremotos).

Parece poco probable que el comportamiento fenológico de los árboles, pueda ser explicado solo por los cambios en sus relaciones hídricas. Los fenómenos observados en este fragmento homogéneo del bosque seco de Santa Rosa, como la gran asincronía intra e interespecífica en la ocurrencia de los eventos fenológicos, la brotación temprana de muchas especies pertenecientes a diversos grupos funcionales, y la caída del follaje durante la transición de la estación lluviosa a la seca, sugieren que otros procesos fisiológicos como la fotosíntesis, el balance de carbono y minerales (Mulkey y Wright, 1996; Bazzaz y Grace, 1997), los aspectos bioquímicos de la removilización de reservas probablemente involucrados en la brotación temprana (Braun 1994, Fallas-Cedeño,

2001), los mecanismos alternativos de adquisición y transporte de agua, incluido el levante hidráulico ("hydraulic lift") (Meinzer *et al.*, 2001), y la respuesta fenológica de los árboles a factores ambientales considerados de poca importancia en el trópico, como el fotoperíodo y la diferencia en presión de vapor entre las hojas y el aire (Wright y Cornejo, 1990), deben ser también considerados...

La coexistencia de diversos comportamientos fenológicos en un fragmento relativamente pequeño y homogéneo de bosque seco sugiere que los modelos basados en la especificidad de los microsítios para explicar la distribución de los árboles pueden ser insuficientes, y que otros factores tales como la historia previa del uso de la tierra, las características de la vegetación circundante, y el estado de sucesión del bosque, pueden también estar involucrados (Pacheco, 1998).

- Meinzer, R. 2001. Evolution of hydraulic lift and its role in water uptake in deciduous trees of a tropical dry forest of Costa Rica. *Trees* 15:3-204.
- Meinzer, R. y Ryan, G. 2001. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical semi-deciduous trees. *Tree Physiology* 21:213-221.
- Wright, H. 1984. The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water uptake as the second principle of water deficit, with some thoughts concerning the evolution of trees. *JAWA Bulletin* n.º 1: 275-284.
- Wright, S. H. 1995. Plant regeneration in neotropical dry forests. in: S. H. Wright, R. A. Moiny, and E. Medina (Eds). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press. EEUU. p.277-303.
- Wright, S. y Dale-McGibbons, A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22: 22-35.
- Wright, M. G. R. 1972. Phytosociologic response of mature trees of *Acacia tortilis*. *Turkica* 12: 196-200.
- Costa Rica. Área de Conservación Guanacaste - Ministerio de Ambiente y Energía. 1995. Nomination for inclusion in the world heritage list of natural properties. Manuscrito.
- Wright, S. R. 1971. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *J. Ecology* 59: 147-

## LITERATURA CITADA

- Acosta, I. 1967. Descripción anatómica, propiedades físicas y algunos usos de 25 maderas de Costa Rica. IICA, Turrialba, Costa Rica. 192 p.
- Bazzaz, F. A. y Grace, J. (Eds). 1997. Plant resource allocation. Academic Press. U.S.A.
- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. Ecology 61: 1065- 1074.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. Ecology 75: 1437- 1449.
- Borchert, R. 1994b. Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest of Costa Rica. Trees 8:198-204.
- Borchert, R. y Rivera, G. 2001. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. Tree Physiology 21: 213- 221.
- 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 Bolletijn n.s., 5: 275- 294.
- Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. In: S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina (Eds). Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge University Press. EEUU. p 277- 303).
- Bullock, S. y Solís-Magallanes, A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. Biotrópica 22: 22- 35.
- Cannell, M. G. R. 1972. Photoperiodic response of mature trees of Arabica coffee. Turrialba 22: 198- 206.
- Costa Rica, Area de Conservación Guanacaste – Ministerio de Ambiente y Energía. 1998. Nomination for inclusion in the world hereditage list of natural properties. Mimeografiado.
- Daubenmire, R. 1971. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. J. Ecology 60: 147- 170.

- 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. CATIE-UCR-MAG. 221 p.
- Fallas-Cedeño, L. 2001. Almacenamiento de recursos y relaciones hídricas de *Cochlospermum vitifolium* (Willdenow) Sprengel, (Cochlospermaceae). Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad de Costa Rica. 77 p.
- Fournier, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. Turrialba 24: 422 – 423.
- Fournier, L. A. y Charpantier, C. 1975. El tamaño de la muestra y el tamaño de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. Turrialba 25: 45-48.
- Goldstein, G.; Andrade, J. L.; Meinzer, F. C.; Holbrook, N. M.; Cavellier, J.; Jackson, P. y Celis, A. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment* 21: 397- 406.
- Granier, A. 1985. Une nouvelle methode pour la mesure du flux de seve brute dans electronic des arbers. *Ann. Sci. For.* 42: 81–88.
- Hartshorn, G. S. 1991. Plantas. En: D. H. Janzen (ed). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. p 120 – 130.
- Herrera, F. 1999. Inventario florístico durante la sucesión del bosque tropical seco. I. Estación lluviosa. Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste. Práctica de especialidad, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 114p.
- Holbrook, N. M. y Sinclair T. R. 1992. Water balance in the arborescent palm, *Sabal palmetto*. II. Transpiration and stem 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, and E. Medina (eds). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press. EEUU. p 243-276.
- Holdridge, L. R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José.

- Janzen, D.H. 1988. Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystems. In: E.O. Wilson (ed.). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington. p. 130-137.
- Janzen, D. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620- 637.
- Jackson, P. C.; Meinzer, F. C.; Bustamante, M.; Goldstein, G.; Franco, A.; Rundel, P. W.; Caldas, L.; Iglar, E.; Causin, F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19: 717 – 724.
- Knipling, E. B. 1967. Measurement of leaf water potential by the dye method. *Ecology* 48: 1038 – 1041.
- Laboratorio de Productos Forestales. Fichas técnicas de las maderas de Costa Rica, Base de datos LPF; INII, Universidad de Costa Rica.
- Laurance, W. F. y Bierregard, R. O. (Eds). 1997. *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press. 616 p.
- Laurance, W. F.; Ferreira, L.V.; Rankin-De Merona, J. M. y Laurance, S. G. 1998a. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032- 2040.
- Laurance, W. F.; Laurance, S. G.; Ferreira, L.V.; Rankin-De Merona, J. M.; Gascon, C. y Lovejoy, T.E. 1998b. Biomass Collapse in Amazonian Forest Fragments. *Science* 278: 1117- 1118.
- Lawton, J. R. S. y Akpan, E. E. J. 1968. Periodicity in *Plumeria*. *Nature* 218: 384- 386.
- Leigh, E. G.; Stanley, A. y Windsor, D. (Eds). 1990. *Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Press. p 179-190.
- Marinieri, C. y Peres, J. 1989. Fichas de características das maderas brasileiras. p 70- 73, 108- 112.
- Martínez-Yrizar, A., 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical rain forests. In: S. H. Bullock, H. A.; Mooney, and E. Medina (eds). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press. EEUU. p 243-276.
- Meinzer, F.C.; Goldstein, G. y Andrade, J.L. 2001. Regulation of water flux

- through tropical forest canopy trees: Do universal rules apply? *Tree Physiology* 21: 19- 26.
- Melcher, P., Meinzer, F., Yount, D., Goldstein G. y Zimmermann, M. H. 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* 49: 1757- 1760.
- Mulkey, S. S. y Wright, S. J. 1996. Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical forest plants. In: *Tropical forest plant ecophysiology*. Mulkey, S. S.; Chazdon, R. L. y Smith, A. P. (Eds.) Chapman y Hall. p 187- 216.
- Murali, K. S. y Sukumar, R. 1993. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia* 94: 114- 119.
- Murphy, P. G. y Lugo, A. E. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. In: S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press. EEUU. p 243- 276.
- Njoku, E. 1958. The photoperiodic response of some Nigerian plants. *J. West Africa. Sci. Assoc.* 4: 99- 111.
- Pacheco, A. 1998. Inventario florístico durante la sucesión del bosque tropical seco. II. Estación seca. Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste. *Práctica de especialidad, Instituto Tecnológico de Costa Rica*. 114p.
- Pacheco, A. 2001. Efecto de la edad de la hoja sobre el inicio de la caída del follaje en dos especies del bosque tropical seco con fenología contrastante, *Bombacopsis quinata* (Bombacaceae) y *Astronium graveolens* (Anacardiaceae). Tesis M.Sc. Biología. Sistema de estudios de posgrado, Universidad de Costa Rica. 57p.
- Record, S. y Hess, R. 1949. *Timbers of the New World*. Yale University Press. 623 p.
- Reich, P. B., y Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61- 74.
- Reich, P. B., y Borchert, R. 1988. Changes with leaf age in stomatal function and water status of several tropical tree species. *Biotropica* 20: 60- 69.

- Reich, P. B. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Can. J. Bot.* 73: 164- 174.
- Ritchie, G. y Hinckley, T. (1975). The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv. Ecol. Res.* 9: 165- 224.
- Rivera, G. y Borchert, R. 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology* 21: 201- 212.
- Rojas, K. 2001. Fenología de la copa y del sistema de raíces finas y relaciones hídricas de *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) un árbol de brotación temprana en el bosque tropical seco. Tesis M.Sc. Biología, Sistema de estudios de posgrado, Universidad de Costa Rica. 66p.
- Sakai, S.; Momose, K.; Yumoto, T.; Nagamitsu, T.; Nagamitsu, H.; Hamid, A. A.; Nakashizuka, T. y Inoue, T. 1999. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *American Journal of Botany* 86: 1414- 1436.
- Salisbury F. B. y Roos, C. W. 1991. Fisiología Vegetal. 4ta ed. Grupo Editorial Iberoamérica. p 56- 58.
- Sobrado, M.A. 1986. Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecología* 68: 413- 416.
- Sobrado, M. A. 1991. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology* 5: 608- 616.
- Sobrado, M. A. 1993. Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecología* 96: 19- 23.
- Sobrado, M. A. y Cuenca, G. 1979. Aspectos del uso de agua de especies deciduas y siempre verdes en un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta Cient. Venezuela.* 30: 302- 308.
- Stiles, G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotrópica* 10: 194- 210.
- Sullivan, J. J. 1997. El árbol corteza amarilla (*Tabebuia ochracea*) y su

- vida con un gusano barrenador. Revista informativa Rothschildia, Área de Conservación Guanacaste 4: 3- 5.
- Taiz, L. y Zeiger, E. 1998. Plant physiology. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Massachusetts. p 72- 73.
- Topp G. C. 1987. The application of time-domain reflectometry (TDR) to soil water content measurement. Proceedings of the International Conference on the Measurement of Soil and Plant Water Status, Logan Utah 1: 85- 93.
- Valerio, C. E. 1991. La Diversidad Biológica de Costa Rica. Editorial Heliconia Fundación Neotrópica. San José, Costa Rica. p 102-113.
- van Schaik, C. P.; Terborgh, J. W. y Wright, S. J. 1993. The Phenology of Tropical Forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. Annu. Rev. Ecol. Syst. 24: 353- 377.
- Wright, S. J. y Comejo, F. H. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. Ecology 71: 1165- 1175.
- Wullschlegel, S., Hanson, P. y Todd, D. 1996. Measuring stem water content in four deciduous hardwoods with a time-domain reflectometer. Tree Physiology 16: 809- 815.
- |    |                              |                |       |
|----|------------------------------|----------------|-------|
| 1  | <i>Acacia mangium</i>        | Fabaceae       | 170.1 |
| 2  | <i>Albizia saman</i>         | Fabaceae       | 220.0 |
| 3  | <i>Albizia saman</i>         | Fabaceae       | 100.4 |
| 4  | <i>Chrysobothris bicolor</i> | Cerambycidae   | 110.0 |
| 5  | <i>Handleya macrocarpa</i>   | Flacourtiaceae | 257.5 |
| 6  | <i>Miconia delectata</i>     | Clusiaceae     | 340.0 |
| 7  | <i>Stylobanania</i>          | Elmocarpaceae  | 100.0 |
| 8  | <i>Sida sp.</i>              | Malvaceae      | 221.0 |
| 9  | <i>Tabebuia</i>              | Bignoniaceae   | 140.0 |
| 10 | <i>Alseodaphnophora</i>      | Ardisiaceae    | 380.0 |
| 11 | <i>P. lutea</i>              | Vernoniaceae   | 440.0 |
| 12 | <i>Sida sp.</i>              | Fabaceae       | 400.0 |
| 13 | <i>Alseodaphnophora</i>      | Fabaceae       | 320.0 |
| 14 | <i>Miconia delectata</i>     | Clusiaceae     | 400.0 |
| 15 | <i>Gladiolus coccineus</i>   | Scitaceae      | 210.0 |
| 16 | <i>Berberis</i>              | Berberidaceae  | 300.0 |
| 17 | <i>Cordia</i>                | Boraginaceae   | 300.0 |
| 18 | <i>Sida sp.</i>              | Malvaceae      | 140.0 |
| 19 | <i>Sida sp.</i>              | Malvaceae      | 300.0 |
| 20 | <i>Alseodaphnophora</i>      | Fabaceae       | 400.0 |
| 21 | <i>Handleya macrocarpa</i>   | Fabaceae       | 200.0 |
| 22 | <i>Miconia delectata</i>     | Rubiaceae      | 300.0 |
| 23 | <i>Alseodaphnophora</i>      | Bignoniaceae   | 100.0 |

## ANEXOS

Anexo 1. Cuadro 3. Resultado del inventario de especies realizado en el sitio de estudio, se incluyeron los individuos con DAP superiores a 10 cm, en un área de aproximadamente una hectárea.

Número de individuos por especie	Especie	Familia	Área basal por especie (cm <sup>2</sup> )
1	<i>Albizia guachapele</i>	Mimosaceae	368.0
1	<i>Allophylus occidentalis</i>	Sapindaceae	81.5
1	<i>Apeiba tibourbou</i>	Tiliaceae	223.5
1	<i>Casearia praecox</i>	Flacourtiaceae	132.5
1	<i>Casearia silvestris</i>	Flacourtiaceae	103.1
1	<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae	1243.4
1	<i>Diospyrus nicaraguensis</i>	Ebenaceae	147.1
1	<i>Erblichia odorata</i>	Turneraceae	87.7
1	<i>Miconia argentea</i>	Melastomataceae	84.6
1	<i>Myrospermum frutescens</i>	Papilionaceae	165.5
1	<i>Ocotea veraguensis</i>	Lauraceae	175.8
1	<i>Roupala montana</i>	Proteaceae	144.4
1	<i>Saprantus palanga</i>	Annonaceae	92.0
1	<i>Simaruba glauca</i>	Simarubaceae	118.6
1	<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	235.5
1	<i>Swartzia cubensis</i>	Papilionaceae	709.1
1	<i>Zuelania guidonia</i>	Flacourtiaceae	220.2
2	<i>Acosmium panamensis</i>	Papilionaceae	1984.4
2	<i>Chrysophyllum brenesii</i>	Sapotaceae	1185.4
2	<i>Karwinskia calderonii</i>	Rhamnaceae	2575.5
2	<i>Maytenus cegoviarum</i>	Celastraceae	246.5
2	<i>Sloanea terniflora</i>	Elaeocarpaceae	707.5
2	<i>Swietenia macrophylla</i>	Meliaceae	2213.6
2	<i>Tabebuia</i> sp.	Bignoniaceae	425.8
3	<i>Annona purpurea</i>	Annonaceae	356.2
3	<i>Bauhinia unguolata</i>	Caesalpiniaceae	449.2
4	<i>Gliricidia sepium</i>	Papilionaceae	4042.1
4	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculiaceae	524.3
4	<i>Machaerium biovulatum</i>	Papilionaceae	481.8
5	<b><i>Dilodendron costaricense</i></b>	Sapindaceae	2510.8
6	<b><i>Bursera tomentosa</i></b>	Burseraceae	3000.0
6	<i>Cordia panamensis</i>	Boraginaceae	691.4
6	<i>Schoepfia schreberi</i>	Olacaceae	1450.8
6	<i>Sebastiania pavoniana</i>	Euphorbiaceae	689.6
8	<i>Ateleia Herbert-Smithii</i>	Papilionaceae	4997.9
8	<i>Lonchocarpus felipeii</i>	Papilionaceae	2625.1
8	<b><i>Tabebuia ochracea</i></b>	Bignoniaceae	3423.0
9	<i>Chomelia spinosa</i>	Rubiaceae	2681.8
9	<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	1692.6

## Continuación Cuadro 3.

9	<i>Stemmadenia obovata</i>	Apocynaceae	1227.4
10	<i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae	1850.3
11	<i>Rehdera trinervis</i>	Verbenaceae	5807.5
12	<i>Exostema mexicana</i>	Rubiaceae	2357.4
13	<i>Genipa americana</i>	Rubiaceae	2800.3
15	<b><i>Lysiloma auritum</i></b>	Mimosaceae	11427.6
15	<b><i>Quercus oleoides</i></b>	Fagaceae	35339.4
18	<b><i>Manilkara chicle</i></b>	Sapotaceae	9449.6
20	<b><i>Cochlospermum vitifolium</i></b>	Cochlospermaceae	8769.2
20	<i>Semialarium mexicanum</i>	Hippocrateaceae	4842.8
28	<b><i>Bursera simaruba</i></b>	Burseraceae	9038.7
32	<b><i>Guettarda macrosperma</i></b>	Rubiaceae	19488.6
33	<b><i>Luehea speciosa</i></b>	Tiliaceae	11098.2
48	<b><i>Hymenaea courbaril</i></b>	Caesalpinaceae	45795.5
<b>TOTAL</b>			
<b>404</b>	<b>53 Especies</b>	<b>31 Familias</b>	<b>212580.28</b>

Anexo 2. Cuadro 4. Análisis químicos del pedón en el sitio de estudio. Sector Santa Rosa, Área de Conservación Guanacaste.

Hori	cmol(+)/L					mg/L							M.O. %
	Zonte	PH	Ca	Mg	K	ACIDEZ	CICE	P	Cu	Fe	Mn	Zn	
A	5.90	8.30	1.91	0.25	0.21	10.67	3.6	16	74	58	0.50	9.32	
B	5.39	3.13	1.52	0.24	0.34	5.23	3.14	14.5	33.6	3.8	0.40	0.53	

## Anexo 3. Resultados estadísticos

Cuadro 5. Contenido de agua del suelo (TDR Suelo)

Variable	Valor de F	Valor de P
Profundidad	357.92	0.0001
Fecha	5.08	0.0001
Prof * fecha	1.64	0.0168

Cuadro 6. Contenido de agua de los troncos (TDR Troncos)

Variable	Valor de F	Valor de P
Especie	29.181	<0.0001
Fecha	16.474	<0.0001

Cuadro 7. Potencial hídrico de los troncos ( $\Psi_t$ )

Variable	Valor de F	Valor de P
Especie	76.06	0.0001
Fecha	107.90	0.0001
Especie * fecha	3.01	0.0001

Cuadro 8. Potencial hídrico de las hojas,  $\Psi_h$ ) de *B. simaruba*

Variable	Valor de F	Valor de P
Fecha	20.87	0.0001
Árbol	63.42	0.0001
Hora	23.68	0.0001
Fecha * hora	3.66	0.0024

Cuadro 9. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de *L. speciosa*

Variable	Valor de F	Valor de P
Fecha	269.64	0.0001
Árbol	7.84	0.0063
Hora	93.56	0.0001
Fecha * hora	9.67	0.0001

Cuadro 10. Potencial hídrico de las hojas, ( $\Psi_h$ ) de *T. ochracea*

Variable	Valor de F	Valor de P
Fecha	97.12	0.0001
Árbol	24.39	0.0001
Hora	98.67	0.0001
Fecha * hora	4.31	0.0015

Cuadro 11. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de *L. auritum*

Variable	Valor de F	Valor de P
Fecha	205.34	0.0001
Árbol	10.79	0.0013
Hora	194.10	0.0001
Fecha * hora	7.83	0.0001

Cuadro 12. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de *H. courbaril*

Variable	Valor de F	Valor de P
Fecha	130.81	0.0001
Árbol	17.80	0.0001
Hora	273.27	0.0001
Fecha * hora	13.66	0.0001

Cuadro 13. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de *D. costaricense*

Variable	Valor de F	Valor de P
Fecha	58.19	0.0001
Árbol	5.96	0.0161
Hora	123.90	0.0001
Fecha * hora	10.58	0.0001

Cuadro 14. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de *M. chicle*

Variable	Valor de F	Valor de P
Fecha	159.9	0.0001
Árbol	76.09	0.0001
Hora	74.30	0.0001
Fecha * hora	4.12	0.0001

Cuadro 15. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_h$ ) de *Q. oleoides*

Variable	Valor de F	Valor de P
Fecha	70.86	0.0001
Árbol	45.69	0.0001
Hora	28.10	0.0001
Fecha * hora	5.06	0.0001