

**INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA  
ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL  
Centro de Investigación en Innovación Forestal (CIF)**

**Informe final del proyecto**

**Documento 1**

Estudios sobre aspectos hidráulicos de árboles en el trópico americano y su efecto en el crecimiento

Ph.D. Dagoberto Arias Aguilar

Ing. Marvin Castillo Ugalde

Máster. Juan Carlos Valverde Otárola

Ing. Nelson Zamora Villalobos

Vicerrectoría de Investigación y Extensión

2019

## Contenido

<b>1. Información general</b> .....	3
<b>2. Resumen</b> .....	4
<b>3. Introducción y objetivos</b> .....	5
3.1 <i>Objetivo general</i> .....	6
3.2 <i>Objetivos específicos</i> .....	6
<b>4. Marco teórico</b> .....	7
4.1 <i>Los ecosistemas de bosques tropicales frente al cambio climático</i> .....	7
4.2 <i>Rasgos funcionales clave que determinan la resistencia a la sequía: densidad de la madera versus la altura del árbol</i> .....	8
4.3 <i>Influencia del estrés hídrico sobre el balance de carbono y el agua de árboles tropicales</i> .....	10
4.4 <i>Estudios en Costa Rica</i> .....	12
<b>5. Metodología</b> .....	12
5.1 <i>Los sitios de estudio</i> .....	12
5.2 <i>Estudios a nivel de rodal</i> .....	14
5.3 <i>Estudios específicos por especie</i> .....	15
5.4 <i>Análisis de datos</i> .....	21
<b>6. Resultados</b> .....	23
6.1 <i>Resultados del objetivo 01: “Definir la relación entre la eficiencia hidráulica y el crecimiento de árboles en bosque natural en función de la arquitectura hidráulica relacionada con el tamaño del árbol y densidad de la madera”</i> .....	23
6.2 <i>Resultados del objetivo 02: “Examinar la influencia de la altura de los árboles, la densidad de la madera y las características anatómicas e hidráulicas en la vulnerabilidad a la cavitación”</i> .....	38
6.3 <i>Resultados del objetivo 03: “Crear capacidades nacionales mediante la capacitación de investigadores en las nuevas técnicas y protocolos de estudio”</i> .....	121
<b>7. Principales conclusiones</b> .....	178
<b>8. Recomendaciones</b> .....	180
<b>9. Referencias</b> .....	180

## 1. Información general

### 1.1 Código y título del proyecto

*Código VIE:* 1401069

*Título del proyecto:* Estudios sobre aspectos hidráulicos de árboles en el trópico americano y su efecto en el crecimiento.

### 1.2 Investigadores

<b>Nombre y grado</b>	<b>Condición</b>	<b>Dirección electrónica</b>
Ph.D. Dagoberto Arias Aguilar	Coordinador	darias@tec.ac.cr
Ing. Marvin Castillo Ugalde	Investigador	jcvalverde@tec.ac.cr
Máster. Juan Carlos Valverde Otárola	Investigador	mcastllo@tec.ac.cr
Ing. Nelson Zamora Villalobos	Investigador	nzamora@tec.ac.cr

## 2. Resumen

Este documento presenta los resultados de investigación de un proyecto con contrapartes de la Universidad de Göttingen y atiende a la generación de información ecofisiológica que para la región del trópico americano y para el grupo de especies estudiadas, no existe y no ha sido validada para árboles creciendo en los bosques naturales de región del trópico mesoamericano. Las investigaciones tuvieron como punto de partida la falta de evidencia científica y de campo sobre la interrelación de las interacciones entre los rasgos anatómicos, hidráulicos y la productividad en árboles y bosques tropicales.

Investigaciones similares en otros ecosistemas han abierto más interrogantes sobre el uso de características que se relacionen con el potencial hídrico de las especies y dimensiones y la productividad del ecosistema. El entendimiento de los resultados aquí expuestos y sus interacciones permiten relacionar los resultados con los escenarios de cambio climático, resultando en la clave para simular y estudiar los efectos del déficit o superávit del agua en el suelo, sus relaciones ecológicas y la productividad de los bosques. Como resultado, el equipo de investigadores de Alemania y Costa Rica hemos generado las primeras evidencias en especies tropicales en diferentes categorías de vulnerabilidad y el efecto de las condiciones ambientales en Costa Rica.

El trabajo resume la relación directa entre el crecimiento de las especies arbóreas y el estudio de las variables ambientales en especial con la precipitación y temperatura, encontrando una correlación alta con especies de densidad de madera baja, también se determinó que la cavitación, el embolismo y la capacidad de retención de agua de una especie en respuesta al cambio climático se debe a su crecimiento diámetro y a la longitud de vasos en conjunto a la densidad de vasos. Se encontró que el movimiento de flujo de savia bruta tendió a ser mayor en función a la densidad de la madera y a la altura del árbol. Finalmente, este proyecto permitió la construcción de una infraestructura, equipo y conocimientos propios a través del laboratorio ECOPLANT que ahora se dedica al estudio de la ecofisiología forestal y a la generación de las primeras aplicaciones ecofisiológicas de conocimientos y estudios en árboles aislados e invernaderos, la capacitación y organización de talleres. El investigador principal Dr. Dagoberto Arias es en la actualidad miembro del grupo de trabajo sobre “Monitoring Global Tree Mortality Patterns and Trends” <https://www.iufro.org/science/task-forces/tree-mortality-patterns/members/> de la IUFRO.

### **3. Introducción y objetivos**

Los bosques lluviosos tropicales acaparan casi la mitad de la producción primaria neta (PPN) terrestre a escala global (Meister et al. 2012), pero son sensibles a la muerte regresiva inducida por el clima (Lewis et al. 2011, Corlett 2012). La disponibilidad de agua puede ser el factor climático más decisivo no sólo para la productividad primaria neta de los ecosistemas tropicales, sino también para la distribución y abundancia de especies de plantas en el bioma del bosque tropical (Engelbrecht et al. 2007). El calentamiento global podría conducir a climas más extremos y variables en los trópicos durante las próximas décadas y siglos (Dai 2012), causando sequías más frecuentes e intensas en algunas partes de América del Sur, África tropical y Asia Sudoriental (Timmermann et al. 1999, Williams et al. 2007, Li et al. 2008, Bates et al. 2008, Sheffield et al. 2008).

Se ha encontrado que las sequías severas reducen la PPN así como el intercambio neto de CO<sub>2</sub> en el ecosistema de los bosques tropicales y subtropicales (Granier et al. 2007, Feeley et al. 2007, Zhao y Running 2010), y con frecuencia ha conducido a una mayor mortalidad de los árboles, como se observó y documentó recientemente para bosques neotropicales y Paleotropicales (Clark 2004, McDowell et al. 2008, Allen et al. 2010). Esto sugiere que las sequías pueden provocar cambios importantes en la composición de la comunidad forestal y el funcionamiento de los ecosistemas de los bosques tropicales en el futuro (Itoh et al. 2012). Si bien los mecanismos que conducen a la mortalidad causada por la sequía en los árboles están muy lejos de ser comprendido (Sala et al. 2010), parece que los árboles maduros y aquellos individuos muy altos tienen un riesgo desproporcionadamente más alto de mortalidad por la sequía que los árboles más pequeños o los que se encuentran en el sotobosque, tanto en un ambiente estacionalmente seco, así como en entornos tropicales perhúmedos (Slik et al. 2004, Nepstad et al. 2007, da Costa et al. 2010, Phillips et al. 2010, Granzow-de la Cerda et al. 2012).

Si el riesgo de mortalidad depende principalmente del tamaño del árbol y el dosel superior sufre cambios o inclusive desaparece primero, esto va a cambiar la estructura de la cobertura y de las condiciones microclimáticas de los árboles restantes, probablemente causando alteración persistente de la estructura del bosque y la composición de especies (Saatchi et al.

2013). Los árboles tropicales de maderas livianas (Balsa, Cebo, Anonillo, y muchas otras) parecen estar en mayor riesgo de muerte regresiva inducida por sequía, pero los hallazgos relacionados son menos consistentes que los relativos a la muerte regresiva por tamaño (por ejemplo, Phillips et al. 2010, Russo et al. 2010). Tanto la altura de los árboles y densidad de la madera se cree que son los rasgos funcionales clave que influyen en el crecimiento y la supervivencia, pero rara vez se han realizado estudios en árboles adultos a lo largo de gradientes ambientales en combinación con mediciones hidráulicas y de esta manera predecir la susceptibilidad de los árboles a la falta de humedad en el suelo.

El presente estudio fue llevado a cabo en varios sitios de monitoreo forestal distribuidos en la vertiente del Pacífico de Costa Rica, con especies seleccionadas y considerando su variación en dimensiones. Mediciones de

Objetivos del proyecto:

### *3.1 Objetivo general*

Evaluar los rasgos funcionales (hidráulicos) de fácil medición que ayuden en la caracterización del efecto actual y futuro del estrés hídrico de las especies de árboles tropicales que crecen en climas desde perhúmedos hasta estacionalmente secos (semi-húmedo).

### *3.2 Objetivos específicos*

3.2.1 Definir la relación entre la eficiencia hidráulica y el crecimiento de árboles en bosque natural en función de la arquitectura hidráulica relacionada con el tamaño del árbol y densidad de la madera.

3.2.2 Examinar la influencia de la altura de los árboles, la densidad de la madera y las características anatómicas e hidráulicas en la vulnerabilidad a la cavitación.

3.2.3 Crear capacidades nacionales mediante la capacitación de investigadores en las nuevas técnicas y protocolos de estudio.

## 4. Marco teórico

### *4.1 Los ecosistemas de bosques tropicales frente al cambio climático*

Los bosques lluviosos tropicales acaparan casi la mitad de la producción primaria neta (PPN) terrestre a escala global (Meister et al. 2012), pero son sensibles a la muerte regresiva inducida por el clima (Lewis et al. 2011, Corlett 2012). La disponibilidad de agua puede ser el factor climático más decisivo no sólo para la productividad primaria neta de los ecosistemas tropicales, sino también para la distribución y abundancia de especies de plantas en el bioma del bosque tropical (Engelbrecht et al. 2007). El calentamiento global podría conducir a climas más extremos y variables en los trópicos durante las próximas décadas y siglos (Dai 2012), causando sequías más frecuentes e intensas en algunas partes de América del Sur, África tropical y Asia Sudoriental (Timmermann et al. 1999, Williams et al. 2007, Li et al. 2008, Bates et al. 2008, Sheffield et al. 2008). Se ha encontrado que las sequías severas reducen la PPN así como el intercambio neto de CO<sub>2</sub> en el ecosistema de los bosques tropicales y subtropicales (Granier et al. 2007, Feeley et al. 2007, Zhao y Running 2010), y con frecuencia ha conducido a una mayor mortalidad de los árboles, como se observó y documentó recientemente para bosques neotropicales y Paleotropicales (Clark 2004, McDowell et al. 2008, Allen et al. 2010). Esto sugiere que las sequías pueden provocar cambios importantes en la composición de la comunidad forestal y el funcionamiento de los ecosistemas de los bosques tropicales en el futuro (Itoh et al. 2012). Si bien los mecanismos que conducen a la mortalidad causada por la sequía en los árboles están muy lejos de ser comprendido (Sala et al. 2010), parece que los árboles maduros y aquellos individuos muy altos tienen un riesgo desproporcionadamente más alto de mortalidad por la sequía que los árboles más pequeños o los que se encuentran en el sotobosque, tanto en un ambiente estacionalmente seco, así como en entornos tropicales perhúmedos (Slik et al. 2004, Nepstad et al. 2007, da Costa et al. 2010, Phillips et al. 2010, Granzow-de la Cerda et al. 2012). Si el riesgo de mortalidad depende principalmente del tamaño del árbol y el dosel superior sufre cambios o inclusive desaparece primero, esto va a cambiar la estructura de la cobertura y de las condiciones microclimáticas de los árboles restantes, probablemente causando alteración persistente de la estructura del bosque y la composición de especies (Saatchi et al. 2013). Los árboles tropicales de maderas livianas (Balsa, Cebo, Anonillo, y muchas otras) parecen estar

en mayor riesgo de muerte regresiva inducida por sequía, pero los hallazgos relacionados son menos consistentes que los relativos a la muerte regresiva por tamaño (por ejemplo, Phillips et al. 2010, Russo et al. 2010). Tanto la altura de los árboles y densidad de la madera se cree que son los rasgos funcionales clave que influyen en el crecimiento y la supervivencia, pero rara vez se han realizado estudios en árboles adultos a lo largo de gradientes ambientales en combinación con mediciones hidráulicas y de esta manera predecir la susceptibilidad de los árboles a la falta de humedad en el suelo.

#### *4.2 Rasgos funcionales clave que determinan la resistencia a la sequía: densidad de la madera versus la altura del árbol*

La densidad de la madera está típicamente correlacionada inversamente con la tasa de crecimiento de los árboles; especies de árboles tropicales de crecimiento rápido por lo general tienen menores densidades de madera y conductividades hidráulicas más altas que las especies de crecimiento lento (Bucci et al 2004, Maharjan et al 2011), pero estas especies no pueden soportar las tensiones negativas del xilema, que pueden causar pérdidas de conductividad hidráulica (Tyree et al. 1994, Hacke et al. 2001). Esta disyuntiva es evidente al comparar las especies de árboles de hoja perenne y de hoja caduca en los trópicos estacionalmente secos, y aparece cuando se comparan especies pioneras y esciófitas en los trópicos per-húmedos. En este contexto, se encontró que la tasa de crecimiento y la densidad de la madera son buenos predictores de la tasa de mortalidad en árboles tropicales (Kraft et al. 2010, Wright et al. 2010), lo que complica la separación entre la mortalidad natural de los árboles y la sequía inducida. Parece que la relación entre la tasa de crecimiento y la eficiencia hidráulica con la densidad de la madera se pierde en climas con una estación seca menos marcada. En climas húmedos y perhúmedo tropicales, se encontró que la densidad de la madera es un determinante marginal o insignificante de la productividad sobre el suelo como se muestra en trabajos anteriores (Poorter et al. 2010, Fan et al. 2012). Esto sugiere que una alta conductividad hidráulica es un requisito previo esencial para una alta productividad en los árboles tropicales de climas húmedos, lo que representa a su vez una debilidad desde el punto de vista de la resistencia a la sequía. Consecuentemente, en los bosques húmedos tropicales, el consumo de agua incrementa con la altura del árbol, independientemente de la especie (Meinzer et al. 2005, Zach et al. 2010a, Horna et al. 2011). La relación observada entre el tamaño de los árboles y el agua podría explicar lo siguiente: ¿por qué los árboles



altos de la selva tropical tienen un desproporcionado mayor riesgo de mortalidad por causa de la sequía que los árboles más pequeños del sotobosque? En consecuencia, en los bosques tropicales húmedos, la mortalidad es principalmente una función de la cantidad de radiación y la exposición a la alta demanda de evaporación, que está directamente relacionada con el tamaño del árbol determinando de esta manera el área foliar total de la copa y la resistencia al flujo en el sistema de conducción del árbol. Esta conclusión tiene implicaciones importantes que se ponen a prueba en el presente proyecto. Una de las consecuencias es que los árboles más altos deben tener un mayor riesgo de fallo hidráulico, es decir, ser más vulnerables a la cavitación, pero esto aún no ha sido investigado y no hay reportes en la literatura especializada.

El efecto de la densidad de madera contrasta con la estrecha relación entre la anatomía de la madera y los rasgos hidráulicos con el tamaño del árbol y por lo tanto inciden en la productividad. Por consiguiente, Zanne et al. (2010) hizo hincapié en que la mejora de la teoría y cuantificación de los efectos son necesarios para una mejor comprensión de los costos y beneficios ecológicos de la densidad de la madera en relación con los rasgos anatómicos del xilema, es decir, la relación entre la resistencia mecánica de la madera, el almacenamiento de agua del tallo y los costos de construcción de biomasa. Los tres rasgos dependientes de la densidad de madera influyen en el crecimiento y en la resistencia a la sequía de los árboles. Concluyendo sobre las relaciones entre la anatomía y la productividad, la PPN parece estar directamente relacionados con la tasa de mortalidad de los árboles (Stephenson et al. 2011) y la eficiencia hidráulica (Tyree 2003). La eficiencia hidráulica propiamente relacionada con el tamaño de los árboles y los rasgos anatómicos de la madera (Zach et al. 2010a, Schuldt et al. 2013, Figura 4). Los rasgos anatómicos de la madera a su vez guardan relación con la resistencia a la sequía (Maherali et. al 2006, Awad et al. 2010, Domec et al. 2010).

Por lo tanto, una alta conductancia hidráulica como un requisito previo de las altas tasas de crecimiento se logra principalmente por los ajustes anatómicos, es decir, más y más vasos conductores grandes a lo largo de la trayectoria de flujo. El aumento de tamaño de los vasos, por otro lado, está directamente relacionado con un mayor riesgo de embolia inducida por la sequía. Mayor precipitación típicamente conduce a tamaños de vasos más grandes en el

xilema en las especies que son típicas a lo largo de gradientes de precipitación (Machado et al. 2007, DeMicco et. Al 2008, Martínez-Cabrera 2009), ofreciendo así una explicación funcional de la relación positiva ampliamente observada entre precipitación y productividad.

#### *4.3 Influencia del estrés hídrico sobre el balance de carbono y el agua de árboles tropicales*

El transporte de agua a través de la longitud del fuste en los árboles, se debe a presiones negativas establecidas en columnas de agua continuas en los conductos del xilema desde la raíz hasta las hojas. Agua bajo tensión está en un estado meta-estable y es propenso a la cavitación y la embolia, que durante la sequía conduce a la pérdida de la conductancia hidráulica, lo cual reduce la productividad y, finalmente, ocasiona la muerte de la planta (Choat et al. 2012). La vulnerabilidad a la cavitación se expresa con más frecuencia por la presión del xilema en la pérdida de 50% de la conductividad hidráulica (P50) y varía enormemente entre las diferentes especies (Maherali et al. 2004). El valor P50 se obtiene a partir de las curvas de vulnerabilidad del xilema; un enfoque es la técnica de centrifugación rápida y fiable (Cavitron; Cochard et al 2005), pero su aplicabilidad es incierto para las especies tropicales con los vasos del xilema largos, como se encuentran en la mayoría de los árboles tropicales. Sin embargo, la pendiente y la forma de las curvas de vulnerabilidad generadas a partir de muestras de especies con vasos largos, muestran una clara relación con la densidad de la madera. Esta relación ofrece la posibilidad de combinar la información extraída de las llamadas curvas de vulnerabilidad anómalas con datos P50 obtenidas a través de la técnica de la manga de la presión de dos extremos (Cochard et al 1992) y de montar conjuntos de datos completos sobre la vulnerabilidad de la cavitación en las especies de árboles tropicales, que se necesitan con urgencia para entender la sensibilidad a la sequía de los bosques tropicales.

El aumento observado en la mortalidad de los árboles tropicales durante las sequías podría ser una consecuencia de una falla hidráulica o privación de carbono (C). La hipótesis de privación de carbono (McDowell et. al, 2008) predice un eventual agotamiento de las reservas de C como resultado de la sequía inducida por el cierre de los estomas y la asimilación insuficiente de C para satisfacer la demanda de carbono para el mantenimiento de los tejidos. Esto implica, que las especies con un amplio margen de seguridad, es decir,

que cierran sus estomas en un estado relativamente bien hidratado (estrategia isohídrica), desarrollan un balance de C negativo relativamente temprano durante la sequía, por lo que pueden verse obligadas a confiar en las reservas de carbono (Hartmann 2011). Insuficiencia hidráulica debido a una disfunción del xilema también debería dar lugar a la privación de carbono, ya sea debido directamente al cierre de los estomas causada por el deterioro del estado hídrico de la hoja o después de que las reservas de C se agotan o no pueden movilizarse durante sequías prolongadas. Correspondientemente, Sala et al. (2012) han propuesto recientemente que los árboles grandes y de larga duración pueden requerir inversiones mayores de C en los tejidos de almacenamiento como margen de seguridad para mantener el funcionamiento hidráulico, en particular, durante los episodios de sequías severas. Esta hipótesis se relaciona con el mecanismo propuesto de la reparación de la embolia. Estudios recientes demostraron que la embolia del xilema puede ser reversible en cuestión de horas después que el agua adicional ha alcanzado la célula embolizada (Zwieniecki y Holbrook 2009, Brodersen et al. 2010). Azúcares de bajo peso molecular parecen ser activas en la recarga del principio osmótico (Nardini et al. 2011, Secchi y Zwieniecki 2011).

El metabolismo del carbono y el sistema hidráulico están acoplados a través de múltiples interacciones, pero ninguna prueba de una falla hidráulica ha excluido explícitamente a la privación de carbono (u otros procesos) como mecanismo causante de la muerte (Phillips et al. 2010, McDowell 2011). El debate sobre las causas de la mortalidad de los árboles centrado en el acoplamiento de los ciclos del carbono y el agua se ha sugerido sólo recientemente (McDowell et al. 2011, Wang et al. 2012), pero las hipótesis relacionadas siguen esperando las pruebas empíricas. Para ello, el incremento de la biomasa, el tamaño de las reservas de carbohidratos no estructurales, consumo de agua, la arquitectura hidráulica y la vulnerabilidad a la cavitación tienen que ser medido sincrónicamente en una amplia gama de especies de árboles bajo una creciente escasez de agua. Idealmente, la muestra de árboles debe incluir especies con estrategias isohídrico o anisohídrico, densidades variables madera y tamaños de los árboles y de hojas caducas o fenología hoja perenne. En este sentido los bosques en la vertiente del pacífico de Costa Rica constituyen el laboratorio ideal.

#### *4.4 Estudios en Costa Rica*

En Costa Rica son limitados los estudios sobre los aspectos hidráulicos en árboles y no se cuenta con estudios comparativos a lo largo de gradientes ambientales, especialmente relacionados con estrés hídrico. Generar nuevo conocimiento sobre las respuestas de las especies de árboles a los cambios graduales de condiciones especialmente de humedad en el suelo puede permitir la identificación de los rasgos funcionales que determinan la sensibilidad a la sequía. A pesar de que existe una considerable investigación sobre las diferencias en los patrones de distribución de las especies de árboles a lo largo de gradientes ambientales en los trópicos, los mecanismos que causan estos patrones no se conocen bien (Engelbrecht et al. 2007). Por otra parte, la mayoría de los estudios relacionados con la sensibilidad a la sequía de árboles tropicales se llevaron a cabo con árboles jóvenes (por ejemplo, Kursar et al. 2009, Wright et al. 2010, Markesteijn et al. 2011) porque son más accesibles y la respuesta a la sequía se muestran más rápido. Sin embargo, la estructura y el funcionamiento de los bosques son controlados en su mayoría por árboles adultos que rara vez se estudian en este sentido.

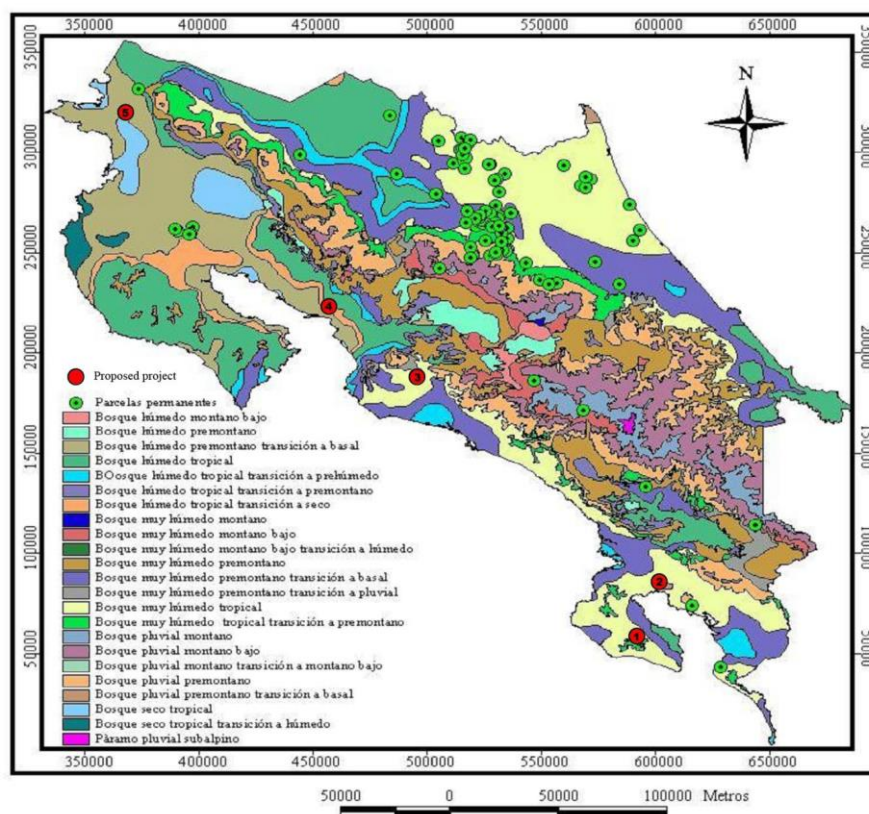
La distribución de los árboles tropicales a lo largo de una gradiente de precipitación y la estacionalidad debe reflejar en gran parte su sensibilidad a la sequía (Phillips et. Al 2009) lo que implica que los árboles (de hoja caduca o perenne) de climas estacionalmente secos deben ser más resistentes a la sequía y tener un uso más eficiente del agua en relación con ganancias de C que los árboles de climas tropicales húmedos o perhúmedo. Una cuestión de gran importancia práctica es sí los rasgos funcionales utilizados para caracterizar la resistencia a la sequía, es decir, la densidad de la madera, el tamaño del árbol, la masa foliar por unidad de superficie y la tasa de crecimiento, son indicadores adecuados de la respuesta a la sequía de los árboles tropicales.

### **5. Metodología**

#### *5.1 Los sitios de estudio*

Se establecieron cinco sitios de estudio que coinciden con parcelas permanentes establecidas por el ITCR años atrás (figura 1) y que abarcaron un gradiente de humedad a lo largo de la costa del Pacífico de Costa Rica, extendiéndose desde Corcovado (perhúmedo) en el sur

hasta los bosques semi-húmedos en Guanacaste (Figura 1). Previamente se visitaron las parcelas permanentes y se seleccionaron los sitios más representativos.



**Figura 1.** Sitios de estudio (puntos rojos) seleccionados para el desarrollo de la investigación a partir de los datos de las parcelas permanentes

Estas parcelas fueron seleccionadas a partir de un conjunto más amplio de parcelas permanentes que se establecieron y son supervisadas por el Instituto Tecnológico de Costa Rica (TEC). Los datos previos de inventario sobre la composición de las especies de árboles están disponibles para el proyecto. Los tres sitios seleccionados difirieron en la cantidad de precipitación anual (desde 1750 hasta 4250 mm) y también en la duración y severidad de la estación seca. Todas las parcelas se situaron en las tierras bajas <400 metros de altitud, que excluye la variación de la temperatura. La riqueza de especies a nivel de parcela disminuyó con el aumento de duración de la estación seca.

## 5.2 Estudios a nivel de rodal

### a. Mediciones micro-climáticas

Sensores de temperatura y humedad se instalaron en cada sitio de estudio para monitorear temperatura del aire y la humedad relativa del aire dentro del rodal a lo largo del perfil vertical del bosque. En cada lugar de estudio se instalaron 6 sondas de medición de humedad (TDR, CS616, Campbell Scientific, Logan, Utah, EE.UU.) a 10, 20 y 40 cm de profundidad del suelo. La temperatura del aire y la humedad relativa del aire se midieron con un combinado de temperatura y sonda de humedad (CS 215, Campbell Scientific) a 2 m de altura en el rodal y los datos se almacenaron usando un registrador de datos Campbell CR800. Para la caracterización de los cambios verticales de microclima, en particular el aumento del déficit de presión de vapor y temperatura con la altura del bosque, dos cuerdas de 40 m de largo se instalaron por sitio de estudio de la parte superior del dosel hasta el suelo del bosque y se equiparon con sensores de temperatura y humedad del aire (iButton Hygrochron, Dallas Semiconductor, Dallas, TX) en 8 alturas diferentes (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 y 40 m).

### b. Las propiedades del suelo

En todos los cinco sitios se realizó un muestreo de suelo con el fin de investigar las propiedades físicas y químicas del suelo a 10, 20, 40 y 75 cm profundidad del suelo, produciendo  $6 \times 3 \times 5 = 90$  muestras de suelo en total. Los parámetros incluirán la textura del suelo, densidad aparente, la relación potencial hídrico - contenido de agua (suelo curva pF), SOC y nitrógeno total, la capacidad efectiva de intercambio catiónico, curvas de difusión de oxígeno y el pH, densidad aparente, textura. Las curvas de pF y el pH se analizaron en el laboratorio del TEC, el material de suelo restante se mantuvo a  $4^{\circ}\text{C}$  y se enviaron a la Universidad de Göttingen para el análisis adicional utilizado todo el equipo analítico disponible. Repeticiones de las curvas de textura y pF suelo se midieron en colaboración con el Departamento de Ciencias del Suelo de Ecosistemas Tropicales y Subtropicales (Dr. Oliver van Straaten de la Universidad de Göttingen).

### 5.3 Estudios específicos por especie

#### a. Selección de Árboles

Se seleccionaron 40 árboles de 8 especies en cada sitio, para una muestra total de al menos 200 árboles en los 5 sitios de estudio. En cada sitio se seleccionaron especies de árboles de diferentes tamaños (pequeños y árboles altos), que abarcó una gama densidad de la madera desde 0,3 a 1,0 g cm<sup>-3</sup> con 5 individuos de cada especie. Sólo se estudiaron árboles adultos, para evitar ontogénica y sesgo de los datos relacionados con el tamaño. En el proceso de selección, se tendrá cuidado de incluir ambos grupos ecológicos (esciófitas y heliófitas) que comprende desde las especies tolerantes a la sombra de crecimiento lento con la madera más densa y las especies de crecimiento más rápido con la madera más liviana que requieren más luz. Para los cinco sitios ya se tenía disponibles inventarios de árboles completos y listas de especies, los cual ayuda con el inicio del proyecto propuesto. Para todas las especies de árboles que se estudiaron, ya se disponían datos de laboratorio de la densidad de madera. Se seleccionaron especies de valor económico (uso potencial en reforestación o manejo de bosque) y de valor ecológico (especies endémicas o especies en peligro de extinción o especies clave para la sobrevivencia de otros organismos).

#### b. Medición de la altura de los árboles y el crecimiento radial

Dendrómetros se instalaron para controlar incremento en todos los 200 árboles a intervalos mensuales, usando para ello cintas dendrométricas en total. Si es necesario, cintas incrementales fueron montadas en la superficie del tallo debajo de lianas o arriba de gambas. La producción anual de biomasa de madera se calcula mediante la ecuación alométrica para los bosques tropicales húmedos dadas por Chave et al. (2005) y otras disponibles Ortiz (1988).

Las lecturas bimensuales ser realizaron por el personal de TEC durante el tiempo propuesto y posteriormente dando participación también a estudiantes (contratados como asistentes de investigación). Además, se llevó una remediación de la parcela permanente. La altura del

árbol y de la longitud del tallo (es decir, a base de la copa) se midió una vez utilizando el hipsómetro láser disponible en el TEC. Cuando las parcelas se situaron en pendiente, el ángulo del tronco se tomó en cuenta en el cálculo de la longitud total del tallo.

A continuación, se mencionana las especies estudiadas por sitio de investigación.

Cuadro 1. Lista de especies empleadas en el estudio

Sitio	Nombre científico	Cantidad individuos
Miramar	<i>Bravaisia integerrima</i>	5
	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	5
	<i>Heisteria concinna</i>	5
	<i>Pouteria reticulata</i>	5
	<i>Quararibea asterolepis</i>	5
	<i>Terminalia oblonga</i>	5
	<i>Trichilia pleeana</i>	5
	<i>Vatairea sp.</i>	5
EEFH	<i>Albizia niopoides</i>	5
	<i>Bursera simaruba</i>	5
	<i>Cordia alliodora</i>	5
	<i>Cordia panamensis</i>	6
	<i>Hymenaea courbaril</i>	5
	<i>Luehea speciosa</i>	5
	<i>Machaerium biovulatum</i>	5
	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	5
Cangreja	<i>Virola sebifera</i>	5
	<i>Vochysia megalophylla</i>	5
	<i>Lecythis mesophylla</i>	5
	<i>Gustavia brachycarpa</i>	5
	<i>Carapa nicaraguensis</i>	5
	<i>Calatola costaricensis</i>	5
	<i>Garcinia madruno</i>	5
	<i>Goethalsia meiantha</i>	5
San Juan	<i>Pausandra trianae</i>	5
	<i>Symphonia globulifera</i>	5
	<i>Qualea polychroma</i>	5
	<i>Guatteria amplifolia</i>	5
	<i>Virola koschnyi</i>	5
	<i>Trichospermum galeottii</i>	5
	<i>Peltogyne purpurea</i>	5



	<i>Compsonaura sprucei</i>	5
	<i>Dialium guianense</i>	5
	<i>Croton schiedeanus</i>	5
	<i>Copaifera camibar</i>	5
Mogos	<i>Trattinnickia aspera</i>	5
	<i>Vochysia allenii</i>	5
	<i>Simarouba amara</i>	5
	<i>Apeiba membranacea</i>	5
	<i>Guarea kunthiana</i>	5

c. Densidad de la madera y la determinación del contenido de agua saturada

La densidad de la madera y el contenido de agua saturada se determinó para todos los 60 individuos a través de extracción de muestras de árboles de madera a la altura del pecho con un barreno de incremento (5 mm de diámetro, longitud de la base: 50 mm; Haglöf, Langsele, Suecia). Directamente después del muestreo, se midió el peso fresco en el campo con una balanza de precisión de 10 mg y los núcleos almacenados se ponen en agua destilada durante 24 horas. El volumen de los núcleos de madera se determinó gravimétricamente por desplazamiento de agua de acuerdo con el principio de Arquímedes en una precisión de 0,1 mg, y las muestras secadas al horno a 70 ° C durante 48 h donde se pesaron para calcular el contenido de agua (%) y la densidad específica de la madera como materia seca por unidad de volumen de madera fresca. Además de los núcleos de madera, se muestreó una rama por árbol (diámetro de 25 mm, longitud de 100 mm). Después de la eliminación de la médula y la corteza, las muestras de ramificación se trataron de la misma manera que los núcleos madre para determinar el volumen fresco y el peso seco.

d. Determinación de la zona de albura y el uso diario del agua

Se llevaron a cabo campañas de medición con sensores de flujos de savia (Sap Flow, ICT, Australia) para cuantificar el uso diario de agua en la estación de crecimiento (húmedo), la determinación de la zona de albura hidroactiva y su relación a la productividad y las propiedades hidráulicas y anatómicas. Perfiles de flujo de savia radiales se establecieron para una muestra de árboles por especie y el sitio, al menos 60 árboles. Se usaron sensores

comercialmente disponibles de campo de disipación de calor multipunto de 10 cm (HFD) de largo (Nadezhdina et al. 1998, HFD 100, ICT, Australia) para registrar el perfil radial de flujo de savia en el tallo, y la superficie total hidroactiva en la albura para luego calcular el consumo de agua diario por árbol. El flujo total por árbol se graficó contra el déficit de saturación de la atmósfera, y la pendiente de esta relación y la máxima densidad de flujo se compararon entre los sitios y especies. Debido al número limitado de sensores HFD disponibles, las medidas de caudal se llevaron a cabo en las campañas de 10 días con 12 sensores. Por lo tanto, para toda la campaña se requirió por lo menos 30 días.

e. Recolección de muestras para la medición hidráulica en ramitas

Para determinar la longitud máxima de vasos, la conductividad hidráulica axial y la vulnerabilidad a la cavitación, ramas de la corona superior (segmento de diámetro c. 5 a 10 mm, la longitud del segmento c. 50-200 cm) expuestas al sol se recogieron a partir de todos los árboles con equipo de escalamiento (sistema de cuerdas). Se colectaron 3 segmentos largos (c. 200 cm) y 2 segmentos de longitud media (c. 50 cm). Además, un segmento de rama de la parte superior de la copa se utilizó para la determinación de la densidad de la madera, representando  $1 \times 40 \times 5 = 200$  muestras de ramificación.

f. Determinación de la longitud máxima de vasos en las ramas

Se usará el método de la infiltración de aire (Ewers y Fisher 1989) para la medición de longitud de vasos máxima de las muestras por rama (c. 200 cm) en el laboratorio. Se utilizará una muestra por árbol. Aire forzado a través de la madera recién cortada a bajas presiones pasa sólo a través de los vasos abiertos, ya que el flujo de aire a través de las paredes de los vasos es bloqueado por membranas húmedas. Las muestras de rama estarán conectadas a un cilindro de presión con una presión ajustable y establecido en 100 kPa, y las muestras serán sumergidas bajo el agua hasta que las burbujas de aire se presenten en el corte transversal, lo que indicó la longitud máxima del vaso.

g. Conductividad hidráulica empírica en las ramas

Ramas de la copa superior expuestas al sol con longitudes de segmento de 50 cm se usaron para la medición de la conductividad hidráulica máxima con el aparato XYLEM (Bronkhorst, Montigny-les-Cormeilles, Francia), que se basa en un medidor de flujo de masa líquida de alta resolución (Cochard et al. 2000). Se realizó una medición por árbol. En el laboratorio, las muestras se cortaron a una longitud de segmento de 30 cm y conectados al aparato de XYLEM. Las ramas laterales se cortaron en el segmento principal y se cerraron con pegamento instantáneo (Loctite 431, Henkel, Düsseldorf, Alemania). Se utilizó agua desgasificada y filtrada (0,2 micras), con 10 mM KCl y 1 mM CaCl<sub>2</sub> para mediciones hidráulicas. Para la determinación de la conductividad hidráulica máxima (kh<sub>max</sub>), las muestras se lavarán tres veces durante 10 min a una presión de 120 kPa, y después de cada lavado, la conductividad hidráulica (KH) se midió con una diferencia de presión de 6 kPa. kh<sub>max</sub> fue utilizado para la determinación de la conductividad hidráulica específica empírica de albura (kSemp), y también para la hoja. Después de las mediciones, las muestras se almacenaron en etanol al 70% hasta el análisis anatómico de madera. No se llevó a cabo la determinación del grado natural de la embolia, que es de poco interés para el estudio propuesto debido a la alta variación diurna y estacional en el grado de embolia.

h. La vulnerabilidad a la cavitación de las ramas

Una muestra de rama por árbol de la copa superior con una longitud de segmento superior a la longitud máxima de vaso se usó para la determinación de las curvas de vulnerabilidad (VC) utilizando el método de la manga de presión de doble extremo. Cámaras de cavitación en los segmentos de rama se conectaron a una cámara de presión (PMS M1505-EXP, Albany, EE.UU.) por el cual la presión de aire dentro de la cámara es incrementada de forma gradual para medir la embolia inducida de forma simultánea. La conductividad hidráulica se puede medir mediante la conexión de un extremo de la muestra a un tubo vertical de plástico llena con la misma solución filtrada y desgasificada utilizado para las mediciones XYLEM. La presión del agua en el tubo se ajusta a 6 kPa, y el flujo de agua a través del segmento de rama se mide continuamente por gravimetría, se recoge el efluente en una balanza de laboratorio conectado a una computadora, que registra al mismo tiempo la presión de la

cámara. Después de las mediciones, las muestras se almacenaron en etanol al 70% hasta que se realicen los análisis adicionales anatómicas de la madera. Estas mediciones se realizaron en el laboratorio del TEC. Debido a que los vasos generalmente son largos y anchos en especies de árboles tropicales, el método de centrifugación rápida y fiable establecido (Cochard et al. 2005) lo más probable es sólo producir VC en forma de r, que puede no ser comparable con conjuntos de datos existentes debido a la abierta- artefacto recipiente.

i. Morfología de las hojas, contenido de nutrientes foliares

En las ramas utilizaron para las mediciones de conductividad hidráulica o para la determinación de la vulnerabilidad a la cavitación, todas las hojas recolectadas fueron analizados para obtener la superficie total y la media de la hoja con el software WinFolia 2005b (Regent Instruments, Quebec, Canadá), este software y la última versión ya fue adquirida por el TEC. Después de la digitalización, las hojas serán secadas al horno a una masa constante a 70 ° C durante 48 h para la determinación de área foliar específica.

Concentraciones foliares de C, N, P, Ca, K, Mg, Fe y Mn en masa de hojas secas fueron analizadas por ICP-OES (Optima 5300 DV, PerkinElmer Inc., EE.UU.) y se expresan en masa y la base de la superficie foliar.

j. Rasgos hidráulicos derivados y anatómicos de la madera del tallo y ramas

Se parte del supuesto que los aspectos anatómicos de la madera y los rasgos hidráulicos derivados estarán relacionados con el tamaño del árbol en todos los sitios de estudio a lo largo del gradiente, pero la relación con la densidad de la madera se obtendrá solo cuando la estación seca supera un cierto umbral. Ambos núcleos madera de tronco y segmentos de rama serán analizados por sus aspectos anatómicos y rasgos hidráulicos derivados. Después de las mediciones hidráulicas y determinación de la densidad de la madera de los núcleos de madera del tronco, las muestras se almacenaron en etanol al 70%. Se usó un micrótopo de deslizamiento (GSL1, WSL, Birmensdorf, Suiza) para obtener secciones transversales semi-finas (10-20 micras) y digitalizar automáticamente la sección transversal completa con un aumento de 150x usando un microscopio de luz (Estéreo V20, Zeiss, Jena, Alemania). Las

imágenes se analizarán con el software WinCell 2011 (Regent Instruments, Quebec, Canadá) para estimar el área vascular, frecuencia de vasos y diámetros de los vasos agrupados de mayor y menor radio, y posteriormente calcular la albura del área de la conductividad hidráulica específico teórico ( $k_{stheo}$ ) de la sección transversal completa de acuerdo con la ecuación de Hagen-Poiseuille. En total se analizarán al menos 200 muestras de madera.

#### *5.4 Análisis de los datos*

Todos los parámetros examinados se combinaron en el análisis con el objetivo de probar si la resistencia a la sequía de los árboles como se determina por el valor P50 de ramas expuestas al sol puede ser suficientemente predicho a partir del análisis de los núcleos de madera de tronco y las mediciones de altura de los árboles. El objetivo fue evitar la toma de muestras de la copa, que es logísticamente difícil. Una prueba de campo confiable requirió el muestreo a través de una amplia variedad de especies de árboles que contrastan con las estrategias de respuesta a la sequía como está previsto aquí. Se determinaron los núcleos del tronco, la densidad de la madera, madera de albura de conductividad teórica área específica en el tallo, tamaño y distribución de recipiente, y la cantidad de células madre neurales en la madera del tronco. La conductividad derivada teóricamente en la base del tronco (Hagen-Poiseuille ecuación, zona de albura) se relacionó con el uso diario de agua determinado empíricamente con sensores de flujo de savia (HFD). El flujo de agua diaria estaba relacionado con la productividad a través de los datos de incremento radiales, esto permite investigar el acoplamiento del crecimiento y el uso del agua a través del gradiente de precipitación. Debido al número limitado de sensores HFD que tienen que ser utilizados en un esquema de rotación en condiciones climáticas variables, las tasas de flujo de savia se pudieron escalar a déficit de presión de vapor (VPD). Para probar si la disponibilidad de la luz y VPD y por lo tanto la altura del árbol son los principales factores que influyen en el crecimiento en los sitios perhúmedos, se realizaron mediciones en el rodal de IAF en combinación con los cambios verticales en condiciones micro-climáticas que fueron relacionados con la producción de madera. El elemento foliar y datos de la firma de isótopos serán analizados por la disminución de la conductancia de la hoja y la creciente escasez de nutrientes en rodales más secos. La relación entre los rasgos anatómicos, hidráulicos y

relacionado con el crecimiento fue investigado con técnicas de análisis de regresión múltiple verificando todos los supuestos. Posteriormente para someter a prueba las hipótesis, se desarrollará un modelo fisiológico teórico (software SIMILE disponible en el TEC, para probar las posibles interacciones entre los factores relevantes y los modelos de ecuaciones estructurales (MES).

El tratamiento estadístico de los datos implica el uso de técnicas convencionales de análisis de correlación, análisis multivariado de los datos y técnicas de modelaje no lineal. El software escogido fue R.

## 6. Resultados

En esta sección se presentan los resultados del proyecto, obtenidos a partir de la investigación de campo y laboratorio. La manera de presentar estos resultados está sistematizada y ordenada en artículos científicos y resultados de investigación que se han preparado específicamente para este informe técnico.

*6.1 Resultados del objetivo 01: “Definir la relación entre la eficiencia hidráulica y el crecimiento de árboles en bosque natural en función de la arquitectura hidráulica relacionada con el tamaño del árbol y densidad de la madera”*

El cumplimiento de este objetivo se logró mediante los siguientes resultados, que fueron resumidos en publicaciones y presentaciones: 1. Artículo de crecimiento de especies arbóreas y 2. Póster presentado a la Sociedad de Ecología Tropical (GTÖ) en Alemania.

Producto 01: Artículo de crecimiento de bosque de los sitios estudio (En etapa de edición final para ser enviado a la revista “Bosques”)

### **Efectos de la variación climática en el crecimiento diamétrico interanual de 16 especies arbóreas de bosque seco en la vertiente pacífica de Costa Rica**

### **Effects of climatic variation on the interannual diameter growth of 16 arboreal dry forest species in the Pacific slope of Costa Rica**

Juan Carlos Valverde, Marvin Castillo, Dagoberto Arias, Danilo Torres, Nelson Zamora

#### **Resumen**

Los estudios de crecimiento de bosque tropical han sido limitados y en su mayoría se ha discutido el efecto de la época seca y lluviosa en el crecimiento de los árboles. En este estudio se analizó el efecto de las variables ambientales (precipitación, temperatura y humedad relativa) y el crecimiento. Para lo cual se trabajó en dos sitios de estudio ubicados en Miramar de Puntarenas y la Estación Forestal Experimental Horizontes, se trabajó 16 especies arbóreas con densidades de madera categorizada: inferiores a  $0,5 \text{ g/cm}^3$ , de  $0,51$  a  $0,7 \text{ g/cm}^3$  y superiores a  $0,7 \text{ g/cm}^3$ . Los estudios mostraron especies con densidades menores a  $0,5 \text{ g/cm}^3$  mostraron mayores crecimientos en época lluviosa ( $2,2$  a  $3,0 \text{ mm/año}$ ), con una correlación

a precipitaciones del 88% y de temperatura y humedad relativa del 70 y 66% respectivamente. Las especies con densidades 0,51 a 0,7 g/cm<sup>3</sup> mostraron crecimientos netos anuales de 1,1 a 1,9 mm, con una correlación a precipitaciones del 91% y de temperatura y humedad relativa inferiores al 70%. Finalmente, las especies con densidades superiores a 0,7 g/cm<sup>3</sup> el crecimiento anual fue inferior a 0,08 mm con correlaciones a factores ambientales inferiores al 61%.

Palabras clave: crecimiento, bosque seco, cambio climático

### **Abstract**

Studies of tropical forest growth have been limited and the effect of the dry and lush season on the growth of trees has been discussed. In this study, the effect of environmental variables (precipitation, temperature and relative humidity) and growth was analyzed. For which work was carried out in two study sites located in Miramar de Puntarenas and the Horizons Experimental Forestry Station, 16 tree species with categorized wood densities were worked: less than 0.5 g / cm<sup>3</sup>, from 0.51 to 0.7 g / cm<sup>3</sup> and greater than 0.7 g / cm<sup>3</sup>. The studies showed species with densities lower than 0.5 g / cm<sup>3</sup> showed higher growths in the rainy season (2.2 to 3.0 mm / year), with a correlation to precipitation of 88% and of temperature and relative humidity of 70 and 66% respectively. Species with densities 0.51 to 0.7 g / cm<sup>3</sup> showed annual net growths of 1.1 to 1.9 mm, with a correlation to precipitation of 91% and relative temperature and humidity less than 70%. Finally, species with densities above 0.7 g / cm<sup>3</sup> annual growth was less than 0.08 mm with correlations to environmental factors lower than 61%.

Keywords: growth, dry forest, climate change

### **Introducción**

El crecimiento es parte fundamental el desarrollo de los árboles, es el producto de procesos fisiológicos e hidráulicos que permiten la acumulación de biomasa que incide que el tamaño del individuo se incremente con el tiempo (Braw, 2011). En el caso específico del crecimiento diamétrico se correlaciona directamente con la biomasa y por lo tanto la captación de carbono (Mark, et al. 2000), el cambium al desarrollar procesos de mitosis genera la formación de nuevas estructuras de floema y su vez xilema, partes fundamentales



para movimiento de agua y nutrientes dentro del organismo (Flower and Smith, 2009). Factores como patógenos, daños mecánicos, disponibilidad de nutrientes, salinidad, características químicas y físicas del suelo y en especial la influencia del clima, inciden en la capacidad fotosintética e hidráulica del árbol aumente o disminuye en el tiempo, lo cual incide en su desarrollo (Swah and Miller, 2001).

Múltiples estudios han mostrado una variación en los regímenes hídricos y de temperatura en varias regiones del planeta producto al cambio climático (Campos et al. 2011), las variaciones han generado un cambio en la dinámica de desarrollo y crecimiento de los bosques tropicales en los últimos 30 años (Montoya et al. 2015), encontrando cambios en la composición florística (Sall et al. 2018), cambio de la dinámica de especies (Miller et al. 2015) y específicamente en las tasas de crecimiento anual (Cambell et al. 2019). la variación de la respuesta de las especies ante cambio de condiciones climáticas se debe a aspecto genéticos, fisiológicos y de las condiciones edáficas en las que se desarrolla, que le permite soportar régimen de estrés hídrico producto de la disminución de precipitaciones y aumento de la estación seca (Flores et al. 2012). Las regiones tropicales han mostrado en las últimas décadas variaciones de temperatura, humedad relativa y precipitación producto del fenómeno del niño y a niña (Marshar et al. 2011) lo cual ha generado un cambio de distribución y mortalidad de (Will et al. 2018).

Por tanto, es necesario desarrollo investigaciones que pueda evaluar y analizar el crecimiento internual de las especies tropicales (Fishman et al. 2018), Bill (2018) menciona que el estudio de crecimiento de árboles tropicales es necesario de disponer de instrumentos de alta precisión que permitan tener datos constantes de variaciones de crecimiento en el tiempo. Por tanto, una de las técnicas que más se ha empleado es la instalación de dendrómetros, que consisten en cintas plásticas o metálicas graduadas que se colocan permanentemente en el fuste de los árboles y se monitorean en el tiempo (ya sea de forma manuela o automatizadas) (Hall et al. 2018); Brickman et al. (2017) menciona que es fundamental tener registros históricos de crecimiento de las especies arbóreas en el tiempo para poder desarrollar modelos de predicción de crecimiento, acumulación de biomasa, mortalidad y dinámica ecológica de los ecosistemas. Aspectos fundamentales para poder desarrollar políticas de

conservación y manejo sostenibles de los bosques y los recursos asociados a los mismos (Brick et al. 2018).

Actualmente, no se cuenta con información detallada del crecimiento de las especies arbóreas en el trópico, solo en Costa Rica se reportan más de 2000 especies arbóreas nativas (Law et al. 2018), de las cuales menos del 10% cuentan con información histórica de crecimiento (Marsh et al. 2012). A nivel mundial se han desarrollado varios estudios con uso de dendrómetros y su gran mayoría se han empleado con especies de clima templado, lo cual ha incidido que las principales hipótesis de crecimiento arbóreo no sean totalmente aplicables en la región tropical. Las corrientes científicas mundiales cuentan con tres grandes hipótesis para especies de la región tropical que son (Hander et al. 2017): i el crecimiento de los árboles es constante en el tiempo, no se relaciona con factores climáticos; ii. El crecimiento es pausado, pero sin decrecimientos y depende de los factores climáticos y iii. Existen épocas de crecimiento y decrecimiento de las especies, acorde a los factores climáticos.

Entre los estudios que ha permitido generar dichas hipótesis se destaca el de (Brown et al. 2005) con 20 especies del género *Pinus* que encontró después de 3 años crecimientos anuales de 0,82 mm, encontrando que la época de primavera es el momento los árboles crecen en mayor cantidad; en cambio (Dell et al. 2018) con seis especies de coníferas del norte de Dinamarca, mostraron un crecimiento constante anual de 0,10 mm que no mostró relación con las condiciones climáticas del sitio. por su parte (Marshall et al. 2017) con *Pinus tabulaeformis* en el este de China, encontraron un crecimiento anual de 2,9 mm que varió directamente proporcional a la temperatura y precipitación de la región, encontrando decrecimientos en la época de verano producto a las altas temperaturas. Caso similar a (Brenes et al. 2018) con 10 especies tropicales del Amazonas de Brasil, que encontraron correlaciones de temperatura y precipitación hasta del 65% con en el crecimiento de las especies (promedio 3,2 mm/año), siendo la época lluviosa la que se encontró mayores crecimientos y la época de verano decrecimientos de 1,2 mm/año.

Por tanto, ante el poco conocimiento del crecimiento de especies tropicales en conjunto a las variaciones climáticas es necesario entender el crecimiento de los bosques en específico al bosque seco, que en la región centroamericana han tenido un estudio limitado (Kat et al. 2018) y que cuentan con ecosistemas y dinámicas de poblaciones interesantes que son

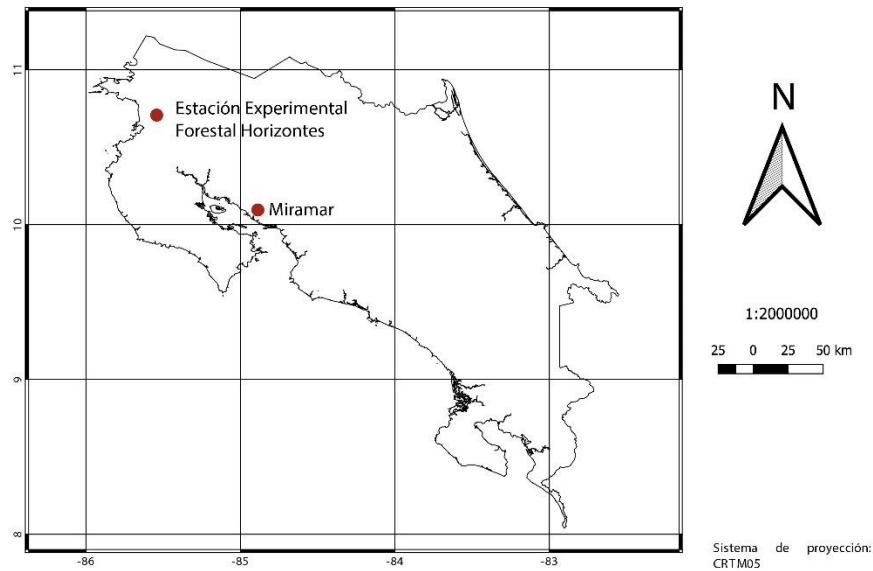
necesarias de estudiar y entender para su conservación (Andrade et al. 2016). Por ende, el objetivo planteado consistió en caracterizar los efectos de la variación climática en el crecimiento diamétrico interanual de 10 especies arbóreas de bosque seco en la vertiente pacífica de Costa Rica

## **Materiales y métodos**

### *Sitio y especies de estudio*

El estudio se realizó en dos bosques secundarios de la costa pacífica de Costa Rica (figura 1), ambos bosques se caracterizaron por ser bosques secundarios, y se de tipo seco (con periodo de estación seca claramente delimitada), además que el uso del suelo previo a la formación de bosque fue de ganadería. El primer sitio de estudio se ubicó en Miramar, Puntarenas, Costa Rica ( $10^{\circ} 05'16,32''N$ ,  $84^{\circ} 44'16,66''O$ ), se caracterizó por tener una topografía plana con pendiente inferior a 10%, por presenta un suelo franco arcilloso (55% acilla, 39% limos y 6% arenas), con un pH de 6,1 y presencia de salinidad inferior al 3%, con deficiencias de fósforo y potasio en los primeros 30 cm del suelo. El sitio además presentó un bosque de tipo secundario de 25 años aproximados de edad con presencia de árboles remanentes del uso ganadero anterior.

El segundo sitio de estudio se desarrollo en la Estación Experimental Forestal Horizontes (EEFH), en Guanacaste, Costa Rica ( $10^{\circ} 44'30,92''N$ ,  $85^{\circ} 34'18,31''O$ ), se caracterizó por tener una topografía homogénea, con una pendiente inferior al 15%, por presentar suelos franco arenosos (32% arcillas, 52% limos y 32% arena), con un pH promedio en los primero 30 cm de 5,6; con altos niveles de hierro y aluminio y deficiencias en nitrógeno y sodio. Los sitios seleccionados se caracterizaron por ser bosques secos secundarios con edades de aproximadamente 30 y 25 años de edad y con presencia de árboles remanentes del uso del suelo anterior.



**Figura 1.** Ubicación geográfica de los sitios de los bosques secos de estudio ubicados en la vertiente pacífica de Costa Rica.

Las especies seleccionadas se muestran en el cuadro 1; los individuos seleccionados se encontraron dentro de parcelas permanentes que forman parte de estudios de monitoreo de crecimiento de especies arbóreas del Tecnológico de Costa Rica, las especies seleccionadas presentaban una identificación taxonómica completa, a partir de muestras dendrológicas identificadas y validadas por profesionales del Museo Nacional de Costa Rica, además se seleccionaron a partir de su abundancia, frecuencia y dominancia dentro del bosque, presentaban individuos en todas las clases diamétricas desde 10 cm de diámetro, además que se disponía más de 10 años de información en su crecimiento otro criterio de selección consistió en la densidad de la madera, se seleccionaron especies representativas de maderas suaves, (densidad inferior de  $0,50 \text{ g/cm}^3$ ) semi duras (de  $0,51$  a  $0,70 \text{ g/cm}^3$ ) y duras (superior a  $0,71 \text{ g/cm}^3$ ). Otro criterio de selección fue que el diámetro mínimo de estudio fue de 15 cm, esto con fin trabajar con individuos posicionados en el bosque y con un grado de madurez significativo. Por cada especie se seleccionaron mínimo de 5 individuos, que ubicaron al menos 15 m de distancia con respecto al siguiente individuo de la misma especie.

**Cuadro 1.** Especies y cantidad de individuos monitoreados con dendrómetros dos bosques secos ubicados en la vertiente pacífica de Costa Rica.

Sitio	Familia botánica	Nombre científico	Cantidad individuos
Miramar	Acanthaceae	<i>Bravaisia integerrima</i>	5
	Rubiaceae	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	5
	Olacaceae	<i>Heisteria concinna</i>	5
	Sapotaceae	<i>Pouteria reticulata</i>	5
	Bombacaceae	<i>Quararibea asterolepis</i>	5
	Combretaceae	<i>Terminalia oblonga</i>	5
	Meliaceae	<i>Trichilia pleeana</i>	5
	Fabaceae	<i>Vatairea sp.</i>	5
EEFH	Fabaceae	<i>Albizia niopoides</i>	5
	Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	5
	Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i>	5
	Boraginaceae	<i>Cordia panamensis</i>	6
	Fabaceae	<i>Hymenaea courbaril</i>	5
	Malvaceae	<i>Luehea speciosa</i>	5
	Fabaceae	<i>Machaerium biovulatum</i>	5
	Bignoniaceae	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	5

#### *Medición de dendrómetros*

En cada individuo de estudio se colocó un dendrómetro a una altura promedio de 1,3 m sobre nivel de suelo (en caso de árboles que mostraron, ramas, deformidades o abultamientos, el dendrómetro se colocó a 20 cm sobre punto de finalización de la irregularidad). Se implantaron dendrómetros manuales de plástico de baja fricción y expansión térmica (coeficiente de fricción de 0,5 en corteza seca y elongación térmica de  $75 \times 10^{-6}/K$ ), marca Astralón de escala diamétrica y con vernier para tener una precisión de  $\pm 0,01mm$ . El dendrómetro se cortó acorde a la circunferencia de cada árbol y de le dejó un excedente promedio de 7 cm.

Los dendrómetros se instalaron en el mes de agosto del 2015 y se iniciaron sus mediciones dos meses después, eso con fin de que el dendrómetro se ajustara a las condiciones ambientales del bosque y evitar tener mediciones diamétricas por el periodo de adaptación. Las mediciones se desarrollaron cada 60 días entre el periodo de julio del 2015 a abril del 2018, en todo el periodo se estuvo pendiente que los dendrómetros no presentaran problemas por bejucos, o desprendimientos causados por caída de ramas, animales o viento, en caso encontrar un problema en dendrómetro se procedió a ajustarlo y re reportó el cambio realizado, con el fin mantener el punto de medición constante, previo a la instalación del

dendrómetro se pintó con pintura amarilla la circunferencia en la que se colocó el instrumento.

#### *Análisis de muestras de madera*

Complementario a la instalación del dendrómetro se colectó una muestra de madera de cada individuo con una longitud de 6 cm esto con fin tener representación del floema y de la xilema de cada árbol, para lo cual se implementó un barrenado para madera marca Haglöf de 5 mm de diámetro. Cada muestra se pesó en verde y se determinó su volumen a partir de la fórmula del cilindro, utilizando el largo del cilindro y el diámetro promedio (estimado a partir de la medición de los extremos y centro de cada pieza) y posteriormente se secó a 105 °C por un periodo de 72 horas para estimar su peso seco, a partir de ello se estimó la densidad de la madera (ecuación 1) y el contenido de humedad (ecuación 2). Los pesos se determinaron con una balanza analítica con una precisión de  $\pm 0,0001$  g.

$$p = \frac{m}{v} \quad (1)$$

Donde:  $p$  es la densidad de la madera en  $\text{g}/\text{cm}^3$ ;  $m$  es la masa de la madera en g y  $v$  es el volumen de la muestra en  $\text{cm}^3$ .

$$CH(\%) = \left( \frac{P_{verde}}{P_{seco}} - 1 \right) \cdot 100 \quad (2)$$

Donde:  $CH$  es el contenido de humedad de la madera,  $P_{verde}$  es el peso verde de la muestra en g y  $P_{seco}$  es el peso de la muestra secada por 72 horas a 105°C en g.

#### *Evaluación de variables climáticas*

La temperatura de aire y la humedad relativa se determinaron a partir de una mini estación climática automatizada (conocida como comercialmente como “ibutton” desarrollada por Maxim co.), las mediciones se realizaron cada hora por todo el tiempo del estudio, la mini estación se colocó dentro una cúpula blanca esto con fin evitar que la humedad de la mañana generara subestimaciones de temperatura. Por sitio se colocaron tres miniestaciones a una altura de 2 m sobre nivel de suelo y en sitios en los que no se diera una cobertura boscosa

(áreas dominadas de pastizales con alturas inferiores de 30 cm), esto con fin de simplificar efecto de las plantas en la medición climática.

Complementariamente se determinó la precipitación semanal. Para lo cual a la par de donde se colocaron las miniestaciones, se instalaron dos pluviómetros con una entrada cónica de 15 cm de diámetro y con un contenedor de almacenamiento con capacidad máxima de 27 litros, el contenedor se enterró con fin simplificar efecto del calor diario que podría incidir en la evaporación del agua acumulada. La medición de precipitación fue semanal el primer día de a semana entre las 06:00 y 07:00 horas (-6 GTM Central America); los volúmenes captados se midieron con una probeta plástica de 1 litro de capacidad.

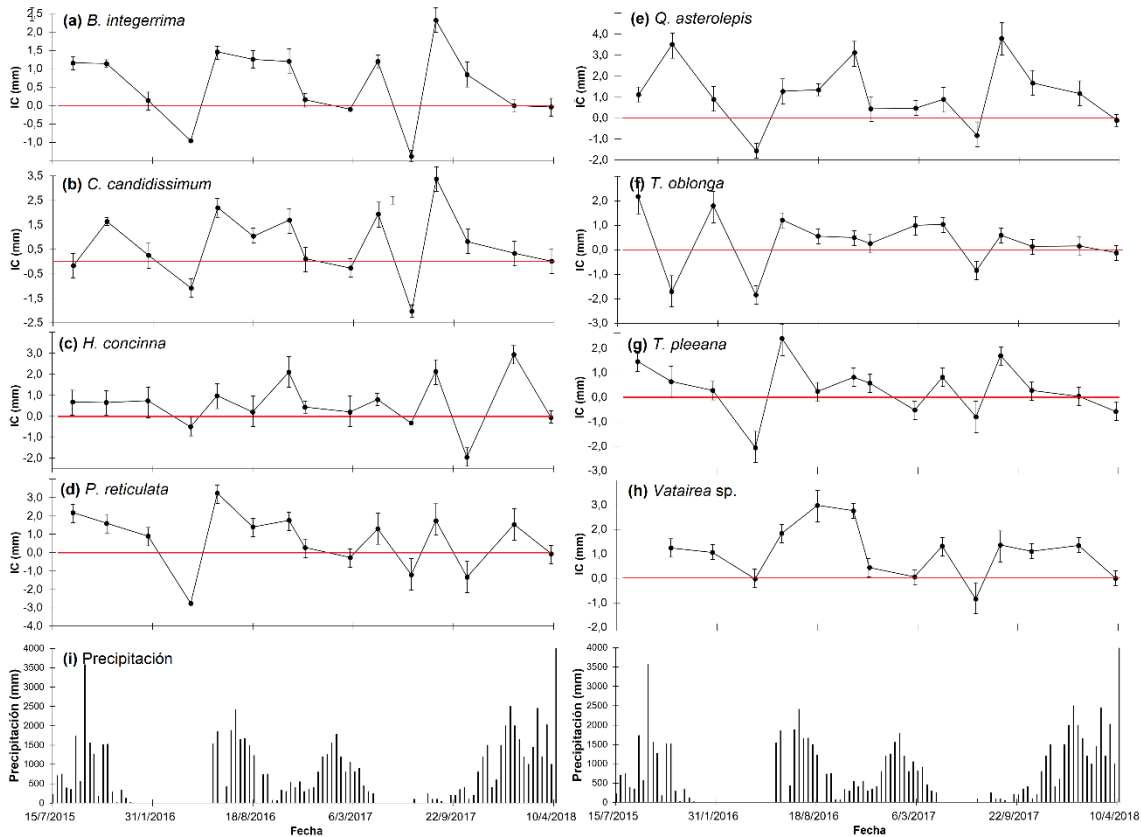
### *Análisis estadístico*

Se implementó un diseño experimental simple aleatorio, en el cual se evaluó si existen diferencias significativas entre periodos de crecimiento en cada fecha de medición para lo cual se implementó un análisis de varianza de una vía (One way ANDEVA) y las variables que mostraron diferenciaciones se les aplicó prueba de Tukey con una significancia de 0,05. Los análisis se realizaron con en el programa STATISTICA 9.0 (Statsoft, 2015). En cada análisis se verificaron los supuestos de normalidad de los residuales y la homogenización de las varianzas.

### **Resultados**

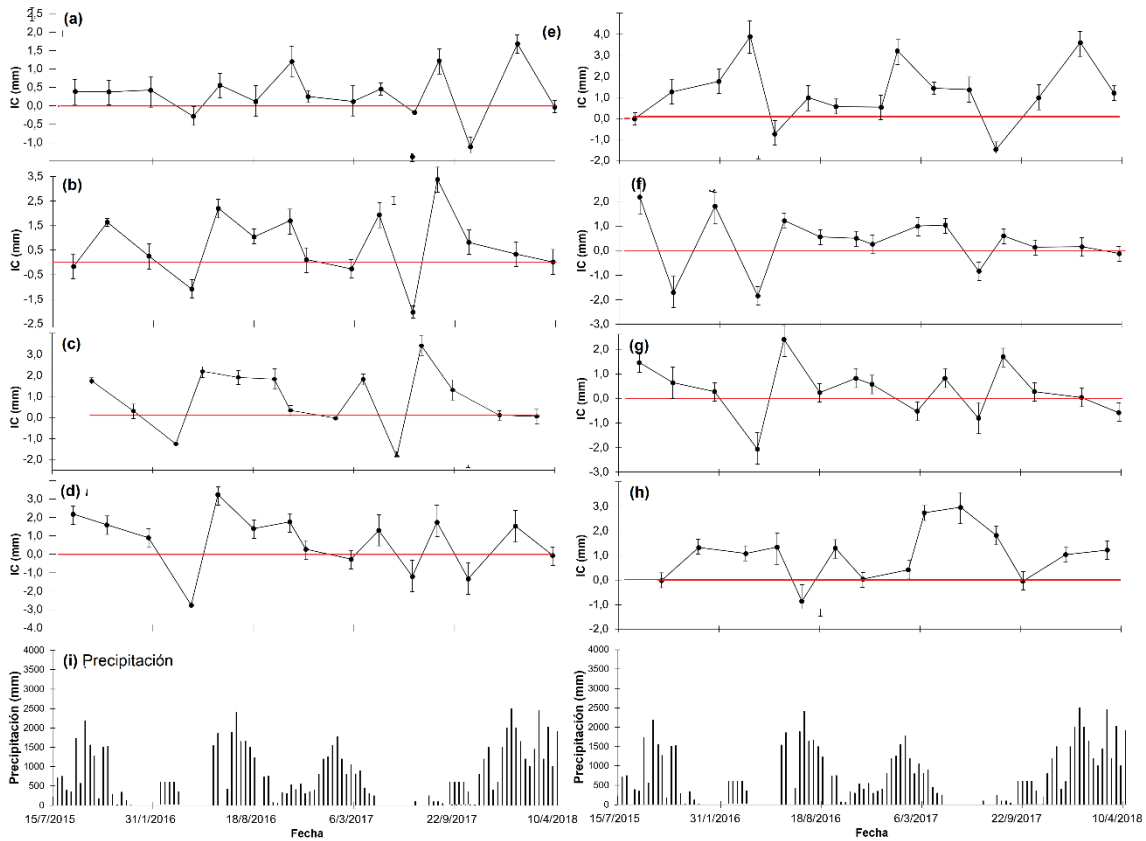
En el sitio de estudio miramar (figura 2) se identificó que el crecimiento arbóreo anual varió significativamente a las especies, se determinó una correlación del 93% entre el crecimiento neto y la densidad de la madera. Se identificó para las especies con densidades inferiores a  $0,5 \text{ g/cm}^3$  (*Q. asterolepsis*, *B. intergerima* y *P. reticulata* ) mostraron mayores crecimientos en época lluviosa (2,0 a 1,7 mm/año), con una correlación a precipitaciones del 87% y de temperatura y humedad relativa del 70 y 66% respectivamente. Las especies con densidades medias (*H. coccinia*, *T. plena* y *C. canndinium*)  $0,51$  a  $0,7 \text{ g/cm}^3$  mostraron crecimientos netos anuales de 1,0 a 1,9 mm, con una correlación a precipitaciones del 91% y de temperatura y humedad relativa inferiores al 70%. Finalmente, las especies con densidades

superiores a  $0,7 \text{ g/cm}^3$  (*T. oblonga* y *Vatairea* sp.) el crecimiento anual fue inferior a 0,08 mm con correlaciones a factores ambientales inferiores al 61%.



En el sitio de estudio EFEH (figura 3) se identificó que el crecimiento arbóreo anual varió significativamente a las especies, se determinó una correlación del 96% entre el crecimiento neto y la densidad de la madera. Se identificó para las especies con densidades inferiores a  $0,5 \text{ g/cm}^3$  (*B. simaruba*, *L. speciosa* y *H. impetiginosus*) mostraron mayores crecimientos en época lluviosa (2,0 a 1,3 mm/año), con una correlación a precipitaciones del 77% y de temperatura y humedad relativa del 60 y 56% respectivamente. Las especies con densidades medias (*C. aliadora*, *C. panamensis* y *M. biovulatum*)  $0,51$  a  $0,7 \text{ g/cm}^3$  mostraron crecimientos netos anuales de 0,9 a 1,6 mm, con una correlación a precipitaciones del 88% y de temperatura y humedad relativa inferiores al 60%. Finalmente, las especies con densidades superiores a  $0,7 \text{ g/cm}^3$  (*A. niopoides* y *H. courbaril*) el crecimiento anual fue inferior a 0,08 mm con correlaciones a factores ambientales inferiores al 66%.





**Figura 3.** Variaciones de crecimiento en función densidad madera en ocho especies arbóreas ubicadas en un bosque seco, en Horizontes, Guanacaste, Costa Rica.

## Discusión

El estudio de crecimiento arbóreo ha demostrado que los árboles con menor densidad mostraron cambios continuos durante todo el año, y por lo tanto tienen más tiempo periodo de crecimiento activo. El menor incremento de crecimiento de se creía que los árboles con mayor densidad madera mayor debido al proceso de envejecimiento. Kohyama et al. (2016) estudió la relación entre el densidad de la madera y la tasa de crecimiento, e informó que la tasa de crecimiento del diámetro del árbol disminuyó cuando el diámetro de árbol aumentado, y se encontró correlación negativa entre la tasa de crecimiento y densidad del árbol. Li et al. (2001) y Rossi et al. (2008) informaron que los árboles jóvenes tienen más crecimiento que los árboles viejos.

Estudios resultados mostraron que no todas las especies tropicales tiene el mismo patrón de crecimiento, las especies de baja densidad tienen mayor tasa de crecimiento circunferencial durante su etapa juvenil, el incremento de diámetro mensual de todos los árboles no muestra ninguna relación significativa con factores climáticos como lluvia, humedad relativa, presión de vapor. En general se mostró correlación significativa con factores climáticos. Crecimiento de las 16 especies en estudio lo cual muestra que estas especies son dependientes de lluvia. Se correlacionó significativamente con la temperatura. Estudio actual Sugirió que la temperatura es un factor climático importante.

Rahman et al. (2016) informaron que *Chukrasia tabularis* está creciendo en Bangladesh mostró una correlación negativa significativa entre el árbol en crecimiento con temperaturas medias y máximas. Vlam et al. (2016) documentaron que el mínimo mensual y la temperatura máxima se asocia significativamente negativamente con crecimiento de árboles en el oeste de Tailandia. Sass et al. (2018) informaron que *Shorea leprosula* crece en Península

Malasia bajo el débil clima estacional muestra sitios en los que la actividad cambial continua y no mostró relación con la estacionalidad de la precipitación y fenología. Resultados similares fueron reportados por Rajput y Rao (2005) y Evert (2009) que muestran árboles continuos durante todo el año o durante todo el año. Los principales meses de una temporada de crecimiento. Krepkowski et al. (2010) reportaron que los árboles caducifolios de hoja ancha de *Celtis* son sensibles a los factores climáticos, mientras que las hojas perennes coníferas y algunas especies de árboles de hoja ancha son relativamente menos sensible a la variación climática mostró que las respuestas de cambium a la variación climática son dependiente de la especie de árbol,

## **Conclusiones**

Los estudios mostraron especies con densidades menores a  $0,5 \text{ g/cm}^3$  mostraron mayores crecimientos en época lluviosa (2,2 a 3,0 mm/año), con una correlación a precipitaciones del 88% y de temperatura y humedad relativa del 70 y 66% respectivamente. Las especies con densidades  $0,51$  a  $0,7 \text{ g/cm}^3$  mostraron crecimientos netos anuales de 1,1 a 1,9 mm, con una correlación a precipitaciones del 91% y de temperatura y humedad relativa inferiores al 70%. Finalmente, las especies con densidades superiores a  $0,7 \text{ g/cm}^3$  el crecimiento anual fue inferior a 0,08 mm con correlaciones a factores ambientales inferiores al 61%.

## Referencias

- Martínez-Cabrera HI, Jones CS, Espino S, Schenk HJ. 2009. Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. *American journal of botany* 96: 1388–98.
- McCulloh KA, Meinzer FC, Sperry JS, Lachenbruch B, Voelker SL, Woodruff DR, Domec JC. 2011. Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. *Oecologia* 167: 27–37.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178: 719–739.
- McDowell N G, Beerling DJ, Breshears DD, Fisher RA, Raffa KF, Stitt M. 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in ecology & evolution* 26: 523–32.
- McDowell Nathan G. 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant physiology* 155: 1051–9.
- Meinzer FC, Bond BJ, Warren JM, Woodruff DR. 2005. Does water transport scale universally with tree size? *Functional Ecology* 19: 558–565.
- Meister K, Ashton MS, Craven D and Griscom H. 2012. Carbon Dynamics of Tropical Forests. Managing Forest Carbon in a changing climate, Eds. Ashton et al., Springer.
- Nadezhdina N, Cermak J, Nadezhdin V. 1998. Heat field deformation method for sap flow measurements. In: Proceedings of the 4th International Workshop on Measuring Sap Flow in Intact Plants (Eds. Cermak J, Nadezhdina N), Publishing House of Mendel University, Czech Republic, pp. 72–92.
- Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S. 2011b. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? *Plant science : an international journal of experimental plant biology* 180: 604–11.
- Nepstad DC, Tohver IM, Ray D, Moutinho P, Cardinot G. 2007. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an amazon forest. *Ecology* 88: 2259–2269.
- Phillips OL, Aragão LEOC, Lewis SL, Fisher JB, Lloyd J, Lopez-Gonzalez G, Malhi Y, Monteagudo A, Peacock J, Quesada CA, et al. 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science* 323: 1344–1347.
- Phillips OL, Van der Heijden G, Lewis SL, Lopez-Gonzalez G, Aragão LEOC, Lloyd J, Malhi Y, Monteagudo A, Almeida S, Davila EA, et al. 2010. Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist* 187: 631–646.
- Poorter L, McDonald I, Alarcon A, Fichtler E, Licona JC, Pena-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185: 481–492.
- Russo SE, Jenkins KL, Wiser SK, Uriarte M, Duncan RP, Coomes DA. 2010. Interspecific relationships among growth, mortality and xylem traits of woody species from New Zealand. *Functional Ecology* 24: 253–262.

- Saatchi S, Asefi-Najafabady S, Malhi Y, Aragão LEOC, Anderson LO, Myneni RB, Nemani R. 2013. Persistent effects of a severe drought on Amazonian forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110: 565–70.
- Sala A, Piper F, Hoch G. 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist* 186: 274–281.
- Sala A, Woodruff DR, Meinzer FC. 2012. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree physiology*: 1–12.
- Scheidegger Y, Saurer M, Bahn M, Siegwolf R. 2000. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. *Oecologia* 125: 350–357.
- Schuldt B, Leuschner C, Horna V, Moser G, Köhler M, Van Straaten O, Barus H. 2011. Change in hydraulic properties and leaf traits in a tall rainforest tree species subjected to long-term throughfall exclusion in the perhumid tropics. *Biogeosciences* 8: 2179–2194.
- Schuldt B, Leuschner C, Brock N, Horna V. 2013. Changes in wood density, wood anatomy and hydraulic properties of the xylem along the root-to-shoot flow path in tropical rainforest trees. *Tree Physiology*: 1–14.
- Secchi F, Zwieniecki MA. 2011. Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling. *Plant, cell & environment* 34: 514–24.
- Sheffield J, Wood EF. 2008. Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Climate Dynamics* 31: 79–105.
- Slik JWF. 2004. El Nino droughts and their effects on tree species composition and diversity in tropical rain forests. *Oecologia* 141: 114–120.
- Stephenson NL, Mantgem PJ V. 2011. Causes and implications of the correlation between forest productivity and tree mortality rates. *Ecological Monographs* 81: 527–555.
- Timmermann A, Oberhuber J, Bacher A, Esch M, Latif M, Roeckner E. 1999. Increased El Nino frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* 398: 694–697.
- Tyree MT. 2003. Hydraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees. *Trees-Structure and Function* 17: 95–100.
- Tyree MT, Davis SD, Cochard H. 1994. Biophysical Perspectives of Xylem Evolution - Is There A Tradeoff of Hydraulic Efficiency for Vulnerability to Dysfunction. *Iawa Journal* 15: 335–360.
- Unger M, Homeier J, Leuschner C. 2012. Effects of soil chemistry on tropical forest biomass and productivity at different elevations in the equatorial Andes. *Oecologia* 170: 263–74.
- Wang W, Peng C, Kneeshaw DD, Larocque GR, Luo Z. 2012. Drought-induced tree mortality: ecological consequences, causes, and modeling. *Environmental Reviews* 20: 109–121.
- Williams JW, Jackson ST, Kutzbach JE. 2007. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 5738–5742

Producto 02: Póster presentado en la Sociedad de ecología tropical (GTÖ) en Alemania.



**Tree height and wood density predict the shape of radial sap flow profiles in tropical dry forest species in Costa Rica**

R.M. Link<sup>1\*</sup>, S. Fuchs<sup>1</sup>, D. Arias Aguilar<sup>2</sup>, J.C. Valverde Otarola<sup>2</sup>, N. Zamora<sup>2</sup>, B. Schuldt<sup>1\*\*</sup>

<sup>1</sup>Department of Plant Ecology, University of Göttingen; <sup>2</sup>Instituto Tecnológico de Costa Rica

\*rlink@gwdg.de; \*\*bernhard.schuldt@plant-ecology.de



**Background**

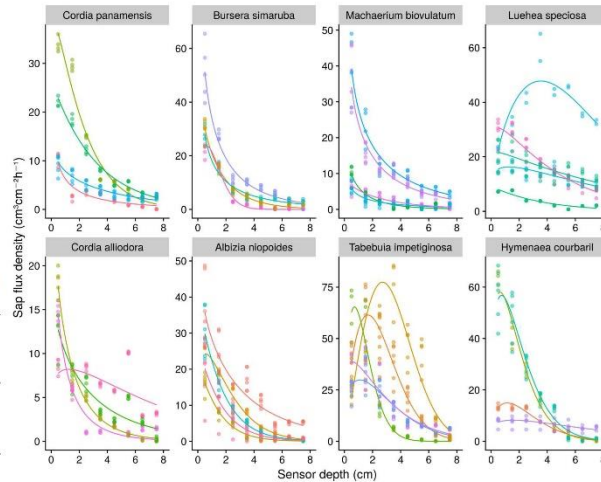
- Sap flow: highly important trait for studies of plant water use
- Most sap flow measurement methods do not take into account radial gradients in sap flux density: Potential source of bias when comparing species with different hydraulic strategies
- Heat field deformation (HFD) method (Nadezhkina *et al.* 2012): studies of radial patterns possible, but absolute values likely not comparable between species (Vandegehuchte & Steppe 2012; Fuchs *et al.* 2017)
- Prediction of radial profiles measured by HFD sensors based on functional traits: a way to increase the accuracy of plant water use estimates obtained with methods that do not account for radial variability?

**Field methods**

- Research site: secondary tropical dry forest, Estación Experimental Forestal Horizontes, Guanacaste area, northwestern Costa Rica, (10°42'11.7" N, -85°36'24.5" E)
- Sap flow sensor system: Heat field deformation sensors (HFD50, ICT International Pty Ltd., Armidale, Australia)
- Design: 40 trees of 8 dry forest species representing a gradient in wood density and tree height each measured for 5-7 days with HFD sensors during 4 campaigns in Oct./Nov. 2015

**Data analysis**

- Scaled daily averages of sap flux density modeled with **nonlinear hierarchical model** using R package `n.lme` (Pinheiro *et al.*, 2017)
- Expected shape of radial sap flow profile described by Weibull probability density function multiplied by a tree-specific random covariate *c*
- Parameters of the Weibull pdf (shape *K* and scale *λ*) modeled as a function of wood density and tree height, and allowed to vary randomly between trees *j* nested in species *k*
- Variance modeled as an exponential function of the expected value



**Figure 1:** Observed and predicted sap flow profiles for the 8 studied tree species (colors: individual trees, left to right: higher wood density). Shown are the predictions on species- and individual tree-level. Variance explained by the model: conditional pseudo-R<sup>2</sup> 0.918; marginal pseudo-R<sup>2</sup> 0.329 (R<sup>2</sup> based on McKelvey & Zavoina, 1975).

**Model for radial sap flow profiles**

**Model equation**

$$\begin{aligned}
 & \bullet SF_{ijk} \sim \text{Normal}(\mu_{ijk}, \sigma_{ijk}) \\
 & \bullet \mu_{ijk} = c_{jk} \cdot \text{Weibull}(\text{depth}_{ijk} | \lambda_{jk}, K_{jk}) \\
 & \quad = c_{jk} \frac{K_{jk}}{\lambda_{jk}} \left( \frac{\text{depth}_{ijk}}{\lambda_{jk}} \right)^{K_{jk}-1} \cdot \exp\left(-\left(\frac{\text{depth}_{ijk}}{\lambda_{jk}}\right)^{K_{jk}}\right)
 \end{aligned}$$

**Parameter models**

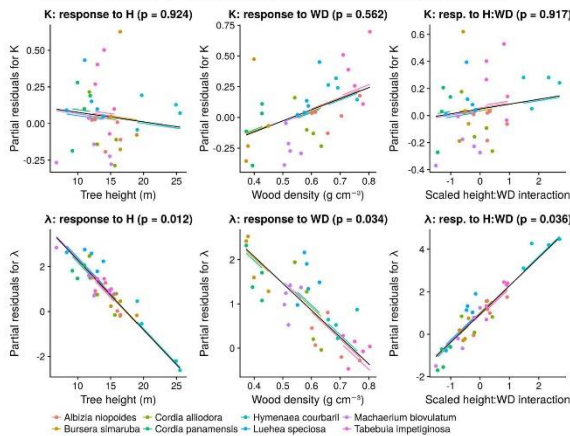
$$\begin{aligned}
 & \bullet \lambda_{jk} = \exp(\beta_{\lambda 0} + \beta_{\lambda 1} \cdot WD + \beta_{\lambda 2} \cdot H + \beta_{\lambda 3} \cdot WD \cdot H + \epsilon_{j\lambda} + \epsilon_{k\lambda}) \\
 & \bullet K_{jk} = \exp(\beta_{K 0} + \beta_{K 1} \cdot WD + \beta_{K 2} \cdot H + \beta_{K 3} \cdot WD \cdot H + \epsilon_{jK} + \epsilon_{kK}) \\
 & \bullet c_{jk} = \exp(\epsilon_{jc})
 \end{aligned}$$

**Random effects**

$$\begin{aligned}
 & \bullet \epsilon_j \sim \text{MultiNormal}(0, \Sigma_j) \\
 & \bullet \epsilon_k \sim \text{MultiNormal}(0, \Sigma_k)
 \end{aligned}$$

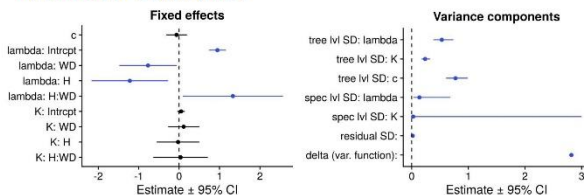
**Variance covariates**

$$\bullet \sigma_{ijk}^2 = \sigma_0^2 \cdot \exp(2 \cdot \delta \cdot \mu_{ijk})$$



**Figure 2:** Relationship between parameter estimates, wood density and tree height (black lines: overall estimates, colored lines: species level estimates). **K (shape):** Larger values – stronger unimodality ( $K \leq 1$  – monotonous decline). **λ (scale):** Larger values – profile stretched more towards the center.

**Parameter estimates**



**Results and conclusions**

- Radial sap flow profiles: well described by non-linear hierarchical model: conditional pseudo-R<sup>2</sup> (variance explained for the given trees/species): **0.918**; marginal pseudo-R<sup>2</sup> (variance explained for new trees/species): **0.329**
- Significant height and wood density effects** on the scale parameter of the equation for the sap flow profiles could be detected, but the within-species variability exceeds both the differences explained by height/wood density effects and the unexplained species differences
- Conclusion: To increase the accuracy of sap flow measurements by using modeled sap flow profiles, inclusion of more meaningful predictors will be necessary. Manual measurements of radial profiles on species level are preferable, but both approaches are limited by **high intraspecific variability**

References: Fuchs *et al.* (2017). *Agric. For. Meteorol.*, Vol. 244-254, p. 151-161. McKelvey & Zavoina (1975). *J. Math. Soc.* 4, 103-120. Nadezhkina *et al.* (2012). *Trees* 26, 1439-1448. Pinheiro *et al.* (2017). *n.lme* v. 3.1-131. URL: <https://CRAN.r-project.org/package=n.lme>. Vandegehuchte & Steppe (2012). *Agric. For. Meteorol.* 162-163, p. 91-97.

6.2 *Resultados del objetivo 02: “Examinar la influencia de la altura de los árboles, la densidad de la madera y las características anatómicas e hidráulicas en la vulnerabilidad a la cavitación”*

En este objetivo se obtienen los siguientes resultados: 1. Artículo de movimiento de flujo de savia en bosque de estudio; 2. Tesis de posgrado de dendrocronología y anatomía de la madera y 3. Datos sobre aspectos de embolismo y cavitación de las especies de estudio.

Producto 01: Artículo de movimiento de flujo de savia en bosque de estudio (Listo para ser enviado en inglés a la revista “Agricultural and Forest meteorology”)

## **Predicting the shape of radial sap flow profiles of Costa-Rican tropical dry forest tree species**

Roman M. Link, Sebastian M. Fuchs, Dagoberto Arias Aguilar, Christoph Leuschner, Marvin Castillo Ugalde, Juan Carlos Valverde Otarola, Bernhard Schuldt

**Running head:** Predicting radial sap flow profiles

### **Abstract**

Sap flow measurements are a crucial tool for studies of plant water use. In seasonally dry ecosystems, species exhibit fundamentally different strategies to cope with drought, resulting in differences in the radial distribution of sap flow across the stem. A correction for these radial gradients is necessary to avoid bias in water use estimates based on the commonly applied single-sensor measuring methods. Predicting the shape of radial sap flow profiles based on easier to measure functional trait is therefore a potential route to cost-efficiently improve the accuracy of water use estimates. We used heat field deformation (HFD) sensors to measure sap flux density at different depths in the sapwood on 38 trees of eight tropical tree species in secondary dry forest patches in the Guanacaste area in northwestern Costa Rica. Based on a Bayesian nonlinear hierarchical modeling framework, we develop a flexible model for the radial profile that expresses the average profile depth and the the concentration of the profile around its average as a function of the predictor variables tree height, wood

density and diameter growth rates, while allowing for random tree and species effects. We use the output of this model to scale up to approximate daily whole-tree water use. Our model revealed pronounced species and tree effects which are in part explained by tree height, with larger trees having more narrow sap flow profiles peaking closer to the cambium. While our model explained 96% of the variance in the dataset, much of the observed variability was due to random differences between species and individual trees. However, including functional traits as predictors improved the accuracy of predictions both for new trees and new species considerably. Whole-tree daily water use was positively associated with tree height, diameter increment and wood density. Estimates that extrapolate the average sap flux in the outermost 2 cm of wood over the entire sapwood area overestimated water use on average by 26.0% compared to estimates based on radial profiles. Our model provides a starting point for future studies aiming to improve the accuracy of water use estimates scaled up from single-point sap flow measurements, using radial profiles from a subset of trees to obtain water use estimates with propagated model uncertainty for the entire dataset.

**Keywords:** Sap flow, transpiration, water use, radial profile, heat field deformation, scaling up, hierarchical Bayes, Costa Rica, dry forest

## **Introduction**

Accurate estimates of stand-level transpiration are indispensable for an improved understanding of water fluxes in terrestrial ecosystems, which in turn is required to predict the response of forests to changing precipitation regimes (REFS). A common way to estimate stand-level transpiration is by scaling up predictions of whole-tree water use of individual trees that are based on measurements from thermal sap flux probes placed into the conductive part of the sapwood (Oishi, Oren, and Stoy 2008; Wang and Dickinson 2012). While transpiration estimates based on water use estimates of individual trees have the advantage of preserving information on functional links between plants and their environment (Meinzer, Clearwater, and Goldstein 2001; Wilson et al. 2001; Caylor and Dragoni 2009), uncertainties regarding the spatial distribution of sap flux in the stem can result in large inaccuracies when scaling up to tree- and stand-level (Hatton, Moore, and Reece 1995; Ford, McGuire, et al. 2004; Oishi, Oren, and Stoy 2008; Reyes-Acosta and Lubczynski 2013).

It has long been known that sap flux is highly variable across the sapwood area, both along the radial (Edwards and Booker 1984; Čermák et al. 1992) and azimuthal dimension (Miller, Vavrina, and Christensen 1980). In recent years, radial gradients in sap flux density (in the following, radial profiles) have received special attention as many common sap flux probes only measure the sap flux density over the outermost few centimetres of the sapwood, potentially leading to large errors in whole-tree water use estimates when assuming uniform flux across the sapwood in the presence of pronounced radial changes (Caylor and Dragoni 2009; Reyes-Acosta and Lubczynski 2014). As sap flux density tends to decline with increasing distance from the cambium (Delzon et al. 2004), ignoring radial variation when scaling up to whole-tree water use has been found to lead to an over-estimation of tree water use (Cermak and Nadezhdina 1998) by up to 154% (Ford, McGuire, et al. 2004). Notwithstanding the obvious importance of accounting for radial gradients when scaling up sap flux density measurements to estimates of tree water use, a literature survey by Berdanier, Miniati, and Clark (2016) found that a majority of 58% of a sample of 122 papers published between 2013 and 2015 assumed constant sap flux density throughout the sapwood, while 27% of the papers used a simple correction based on weighted means in different annuli and only 15% used continuous radial profile models. We concur with the notion of these authors that there is a need for transferrable models that enable to account for radial profiles in the absence of species- or site-specific radial sap flux measurements. This is especially true when studying tree water use in tropical forests, where the determination of species-specific radial profiles may often not be feasible due to the high species diversity.

The shape of radial gradients in sap flux density has been linked to a multitude of explanations, such as ontogenetic changes in wood anatomy related to sapwood maturation and aging (Spicer and Gartner 2001), anatomical differences between conifers, ring-porous and diffuse-porous trees (Berdanier, Miniati, and Clark 2016), connection with roots situated in different soil layers (Nadezhdina et al. 2007) and even small-scale differences between early- and latewood tracheids in conifers (Fan et al. 2018). As a consequence, radial profiles may differ considerably between species, which can be suspected to differ consistently in a series of easy to measure functional and structural traits. This indicates that when measuring radial profiles for all involved species is not feasible, a promising route to reduce the



uncertainty in upscaled estimates of tree water use is to identify tree traits that predict their shape.

In this publication, we use a dataset of daily averages of measurements of ‘sap flow per section’ performed with the heat field deformation method (Nadezhdina, Cermak, and Nadezhdin 1998; Nadezhdina, Vandegehuchte, and Steppe 2012) to model the radial sap flux profiles of 38 trees belonging to 8 Costa-Rican tropical dry forest species using a Bayesian hierarchical modelling framework. We hereby follow the approach of Caylor and Dragoni (2009), who proposed to separate sap flux measurements into a time-dependent component describing the response of stem conductance to environmental conditions and a time-invariant component describing the relative spatial distribution of sap flux density in the tree. In this work, we focus on the time-invariant component of sap flux, extending upon the hierarchical modelling approach of Berdanier, Miniati, and Clark (2016) by expressing the parameters determining the shape of the radial sap flux profiles as functions of a set of structural and functional traits. In doing so, we test the hypotheses that (1) the parameters governing the shape of the radial profiles can be predicted by wood density, tree height and growth rate, and (2) there are credible differences in the relative shape of radial profiles between trees of the same species.

We further use the predicted radial profiles to obtain estimates of whole-tree water use for each tree with the propagated uncertainty from our model, and investigate their relationship with a set of predictor variables. We then compare these estimates of whole-tree water use against simple water use estimates based on the average sap flux density in the outermost 2 cm of sapwood to test the hypothesis that (3) single-sensor methods that assume constant sap flux density across the sapwood depth consistently overestimate tree water use compared to methods based on radial profiles.

## Material and methods

### *Analytical framework*

When upscaling from sap flux density measurements to whole-tree water use, the instantaneous whole-tree sap flow  $F_s(t)$  at a time  $t$  can be described as a product of the average sap flux density  $\overline{v_s}(t)$  at that time  $t$  and the sapwood area  $A_s$ :

$$F_s(t) = \overline{v_s}(t) A_s \quad (1)$$

Under the simplifying assumption of a homogeneous radial sap flux profile (i.e., no azimuthal variation in sap flux density) and expressing the sap flux profile with regard to a relative radial coordinate  $r$  describing the distance from the cambium relative to the radius  $R$  of the tree, it is possible to integrate over the radial profile, yielding the following expression for  $F_s(t)$  (Caylor and Dragoni 2009; Berdanier, Miniati, and Clark 2016):

$$F_s(t) = 2\pi R^2 \int_0^1 (1-r) v_s(r; t) dr \quad (2)$$

In this publication, we follow the framework of Caylor and Dragoni (2009), who proposed to decompose the instantaneous sap flux density  $v_s(r; t)$  at any point  $r$  in the radial profile into a product of a time-invariant component  $\rho_s(r)$  describing the radial sap flux profile and a time-dependent component  $c_s(t)$  describing stem conductance:

$$v_s(t; r) = \rho_s(r) c_s(t) \quad (3)$$

While like Caylor and Dragoni (2009) we describe the radial component based on the probability density function of a beta distribution, we differ in that we express it based on the (biologically more interpretable) relative distance  $r$  from the cambium instead of a relative distance from the tree center, and reparameterize it with its expected value  $\mu = \alpha/(\alpha + \beta)$  and a concentration parameter  $K = \alpha + \beta$  describing how narrowly concentrated the profile is around its expected value (Ferrari and Cribari-Neto 2004):

$$\rho_s(r|\mu, K) = \frac{r^{\mu K-1} (1-r)^{(1-\mu)K-1}}{B(\mu K, (1-\mu)K)}, \quad (4)$$

where  $B(a, b)$  is the beta function. This reparameterization has the advantage that it results in biologically directly interpretable parameters describing the depth that averages over the radial profile and the concentration of flux around this depth. Inserting Eq. 3 into Eq. 2 yields

$$F_s(t) = 2\pi R^2 c_s(t) \int_0^1 (1-r) \rho_s(r) dr, \quad (5)$$

Which has a simple closed form solution for the Beta distribution, as the integral in Eq. 5 is equal to  $1 - \mu$ . Accordingly, Eq. 1 for the whole-tree sap flow can be expressed as follows (cf. Caylor and Dragoni 2009):

$$F_s(t) = \overline{\rho_s} c_s(t) A_s = 2\pi R^2 (1 - \mu) c_s(t) \quad (6)$$

### *Study site*

The sap flow measurements were performed on eight tropical dry forest tree species at the Estación Experimental Forestal Horizontes (EEFH) in the Guanacaste area in northwestern

Costa Rica (10.718° N, 85.594° W) during the rainy season of 2015. The climate in the region is characterized by a pronounced annual pattern in precipitation with an almost rain-free dry season that lasts from December until May. The mean annual temperature is 25 °C (), and annual precipitation at the nearby Santa Rosa climate station ranges from 880 to 3030 mm with a 30 year average of 1765 mm (Instituto Meteorológico de Costa Rica 2015 [Last accessed 2018-08-21]2015 [Last accessed 2018-08-21]; Werden et al. 2017). The measured trees are situated in permanent sample plots managed by the School of Forestry Engineering of the Instituto Tecnológico de Costa Rica that were established in 2012. The vegetation in the sample plots consists of secondary forests on former pastures which were abandoned between 21 and 40 years before the measurement campaign in 2015 (Reyes Cordero 2012). The trees in the sample plots belong to mostly deciduous tropical dry forest species and constitute a mosaic between relatively young secondary forest trees interspersed by large emergent trees that were left uncut by farmers as shading trees for livestock (mostly *Hymenaea courbaril*). The soils the plots are situated on are inceptisols and vertisols (Alfaro, Alvarado, and Chaverri 2001; Reyes Cordero 2012).

#### *Selection of experimental trees*

Out of the species present in the permanent sample plots, eight species were selected to represent a gradient in wood density and tree height at maturity. To achieve this, the 30 most common species were stratified by average wood density and tree height, and eight species representing gradients in both variables were selected taking into account species-specific information such as the presence of abundant latex or resins that interfere with hydraulic measurements. Of each of these species, five individuals were sampled from the 50th to 100th percentile of the height distribution to ensure selecting mature individuals.

All experimental trees were equipped with dendrometer bands (UMS GmbH, München, Germany) in August 2015 to measure diameter at breast height (dbh) and growth rates. The height of the experimental trees was determined in Nov. 2015 using a Vertex IV Hypsometer with Transponder T3 (Haglöf, Längsele, Sweden). Wood density of the sapwood was measured from 5–7 cm long samples taken with a 5 mm increment corer (Mora, Sweden) as the oven dry weight (dried at 103 °C) divided by the wet volume (calculated from length and

diameter measurements with a caliper). A list of the sampled species with the averages of tree height, dbh and wood density is provided in Tab.1

*Tab. 1 Species included in the dataset (ordered by median wood density). Given are the number of observed trees (n), and the median and range (minimum – maximum) of wood density (WD), tree height, diameter at breast height (DBH) and absolute growth rate (AGR).*

Species	Family	WD (g cm <sup>-1</sup> )	Height (m)	DBH (cm)	AGR (mm yr <sup>-1</sup> )
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	0.39 (0.37 – 0.45)	16.5 (15.1 – 19.0)	50.8 (33.2 – 73.6)	6.7 ( 3.0 – 13.6)
<i>Cordia panamensis</i>	Boraginaceae	0.40 (0.37 – 0.43)	11.0 ( 9.6 – 14.6)	18.3 (17.8 – 33.8)	3.5 (0.9 – 5.4)
<i>Machaerium biovulatum</i>	Fabaceae	0.52 (0.51 – 0.56)	12.5 ( 6.8 – 15.1)	15.4 (14.8 – 18.4)	3.6 ( 1.1 – 14.1)
<i>Luehea speciosa</i>	Malvaceae	0.58 (0.55 – 0.63)	12.1 ( 8.3 – 13.9)	22.2 (21.9 – 26.5)	0.3 (-0.2 – 8.4)
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	0.59 (0.54 – 0.63)	14.4 (11.8 – 16.6)	19.1 (15.0 – 29.2)	2.8 (1.0 – 5.6)
<i>Albizia niopoides</i>	Fabaceae	0.66 (0.60 – 0.77)	14.2 (12.2 – 16.5)	26.3 (21.0 – 36.6)	3.5 ( 2.1 – 11.1)
<i>Hymenaea courbaril</i>	Fabaceae	0.69 (0.66 – 0.76)	24.3 (19.1 – 25.6)	76.2 (52.6 – 91.5)	3.4 (0.8 – 4.3)
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	Bignoniaceae	0.75 (0.71 – 0.80)	14.0 (12.7 – 15.6)	27.4 (23.1 – 34.8)	9.4 ( 7.0 – 13.2)

#### Sap flow measurements

Measurements of radial patterns in sap flux density were performed with the Head Field Deformation (HFD) method (Nadezhdina, Cermak, and Nadezhdin 1998; Nadezhdina, Vandegehuchte, and Steppe 2012) using a commercially available sensor type (HFD50, ICT International Pty Ltd., Armidale, Australia). During 4 measurement campaigns of 5–7 days in Oct./Nov. 2015, HFD sensors were installed on the 40 experimental trees, two of which had to be discarded because of sensor/battery malfunctions.

To install the sensors, the bark was partially removed and four holes were drilled in pre-defined distances using a drilling template. Then, stainless steel sleeves were inserted into the holes, and the sensors were coated in silicone grease and introduced into the sleeves. Polystyrene spacers of adequate sizes were used to ensure that the first measurement point was situated exactly 5 mm below the cambium in all stems. Each sensor was connected to a 60 Ah car battery, and programmed to log sensor temperatures at 8 different depths (in 1 cm steps from 0.5 cm to 7.5 cm below the cambium) in intervals of 10 min. To ensure thermal insulation of the sensors, the stem sections where the sensors were installed were completely covered with insulating mats made of open-cell foam coated with a reflective aluminum layer.

The measured temperature differences between the sensors were used to calculate estimates of so called ‘sap flow per section’ (SFS,  $\text{cm}^3 \text{cm}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) according to Nadezhdina et al. (1998; 2012) using the Sap Flow Tool software (v1.4, ICT International Pty Ltd., Armidale, Australia), assuming a nominal thermal diffusivity of sapwood of  $2.5 \times 10^{-3} \text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Marshall 1958). The dataset was then aggregated on day level by calculating daily averages of estimated SFS for all complete measurement days.

The HFD method has recently been criticized due to flaws in the mechanistical derivation of the equation used to calculate sap flux density (Vandegehuchte and Steppe 2012), a possible underestimation of flux densities of up to 60% (Steppe et al. 2010) and due to the large inter- and intraspecific variability in calibration parameters in empirical calibrations (Fuchs et al. 2017). As the thermic properties of the wood of the studied tropical dry forest species are likely to deviate strongly from the properties of the temperate species the method has been tested on, without species-specific calibration absolute values of sap flux density obtained with HFD sensors should be treated with care. However, relative differences in the radial patterns of sap flux density should not be affected by above-mentioned problems as long as the within-stem calibration relationship is approximately linear and there are no radial changes in thermal diffusivity.

In either case, the physical justification to divide SFS by the sapwood depth to convert it to estimates of sap flux density (Nadezhdina, Cermak, and Nadezhdin 1998) is highly

questionable (Vandegehuchte and Steppe 2012). For that reason, in our model of the radial component of sap flux we work with raw SFS values only.

#### *Vertical microclimate and soil moisture*

To track environmental variables relevant for sap flow, we measured vertical gradients in microclimate at three different subsites. To achieve this, we used ropes fixed at high canopy branches to install small loggers (iButton Hygrochron<sup>TM</sup>, Dallas Semiconductor, Dallas, TX) in different heights and measure temperature and humidity in 10 min intervals. The first measurement point was installed at breast height (1.3 m), the following points were installed in 5 m intervals up to canopy level (20 m in two subsites, 15 m in a third subsite). The resulting measurements of temperature and relative humidity were used to calculate the air vapor pressure deficit from mean saturation vapour pressure based on Equation (11) in Allen et al. (1998). Additionally, we took soil samples to measure gravimetric soil water content in all nine subplots of the five sample plots one per measurement campaign.

#### *Model for radial profiles of sap flux density*

In order to model the measured radial sap flux profiles while simultaneously treating the parameters determining their shape as a function of tree height and wood density, we used nonlinear mixed models in a Bayesian hierarchical modeling framework. The models were written in the *Stan* probabilistic programming language (Carpenter et al. 2017) accessed through *R* v. 3.5.2 (R Core Team 2018) using *rstan* v. 2.18.2 (Stan Development Team 2018).

We modeled the radial sap flow profiles based on daily averages of the raw SFS values. On the first stage of the model, the shape of the radial profile was described with the density function of the Beta distribution ( $\rho_s$ ; see Eq. 4) multiplied with an arbitrary multiplicative constant  $c$  adjusting  $\rho_s$  to the observed absolute values of SFS. The expected sap flow per section ( $\widehat{SFS}_{ijkl}$ ) for observation  $i$  on day  $j$  belonging to tree  $k$  of species  $l$  was described as follows:

$$\widehat{SFS}_{ijkl} = c_{jk} \cdot \rho_s(r_{ijkl} | \mu_{kl}, K_{kl}) = c_{jk} \cdot \frac{r^{\mu_{kl}K_{kl}-1} (1-r)^{(1-\mu_{kl})K_{kl}-1}}{B(\mu_{kl}L_{kl}, (1-\mu_{kl})K_{kl})} \quad (7)$$

Where  $r$  is the relative depth (distance from the cambium divided by radius of the woody stem),  $\mu$  is the average depth of sap flux and  $K$  is a concentration parameter that increases as the profile becomes increasingly centered around  $\mu$ .

The observed sap flow per section was assumed to be normally distributed around its expected value with standard deviation  $\sigma$ .

$$SFS_{ijkl} \sim \text{Normal}(\widehat{SFS}_{ijkl}, \sigma) \quad (8)$$

On the second stage of the model, we assigned regression equations to the three parameters  $c$ ,  $\mu$  and  $K$ . As  $c$  and  $K$  are constrained to be positive, their parameter level regressions were expressed on a natural log scale, while  $\mu$ , which is strictly bounded between 0 and 1, was modelled with a logit link.  $\log(K)$  and  $\text{logit}(\mu)$  were expressed as linear functions of wood density  $WD$ , tree height  $h$  and absolute diameter growth rate  $AGR$  (variables were scaled and centered to reduce the correlation in their regression parameters), and assigned tree and species level random effects ( $v$  and  $w$ , respectively).

$$\begin{aligned} \log(K_{kl}) &= \beta_{K_0} + \beta_{K_1} WD_{kl} + \beta_{K_2} h_{kl} + \beta_{K_3} AGR_{kl} + v_{K_k} + w_{K_l} \\ &= \mathbf{X}\boldsymbol{\beta}_K + v_{K_k} + w_{K_l} \end{aligned} \quad (9)$$

$$\begin{aligned} \text{logit}(\mu_{kl}) &= \beta_{\mu_0} + \beta_{\mu_1} WD_{kl} + \beta_{\mu_2} h_{kl} + \beta_{\mu_3} AGR_{kl} + v_{\mu_k} + w_{\mu_l} \\ &= \mathbf{X}\boldsymbol{\beta}_\mu + v_{\mu_k} + w_{\mu_l} \end{aligned} \quad (10)$$

where  $\mathbf{X}$  is a  $k \times 4$  model matrix containing one intercept column and three columns with the predictor variables, and  $\boldsymbol{\beta}_k$  and  $\boldsymbol{\beta}_\lambda$  are the corresponding parameter vectors for the tree level regressions.



As we were not primarily interested in the measured absolute values of unscaled *SFS*, we did not assign fixed effects to the regression for the multiplicative parameter  $c$ . Instead, we expressed it in terms of its average value  $c_0$  and allowed it to vary randomly between trees ( $v_{c_k}$ ) and measurement days within trees ( $u_{jk}$ ):

$$\log(c_{jk}) = c_0 + u_{jk} + v_{c_k} \quad (11)$$

The random effects for measurement days were included to account for systematic deviations from the measurements of particular days from the overall average profile of that tree.

To account for correlations between the parameters  $\mu$ ,  $K$  and  $c$ , we described the tree- and species-level random effects with multivariate normal distributions:

$$\mathbf{v}_k \sim \text{MVN}(\mathbf{0}, \Sigma_v) \quad (12)$$

$$\mathbf{w}_l \sim \text{MVN}(\mathbf{0}, \Sigma_w), \quad (13)$$

where  $\mathbf{v}_k$  and  $\mathbf{w}_l$  are vectors containing the tree and species specific random effects for tree  $k$  and species  $l$ , respectively, and  $\Sigma_v$  and  $\Sigma_w$  are the corresponding covariance matrices.

Analogously, the day level random effects  $u$  were assumed to be drawn from a normal distribution with a mean of 0 and a standard deviation  $\tau_u$ .

$$u_{jk} \sim \text{Normal}(0, \tau_u) \quad (14)$$

In addition to the full model described by Eqn. 7–14, we fitted two reduced models, both of which did not include fixed effects in the parameter regressions for  $\mu$  and  $K$ , and one of which additionally assumed  $\mu$  and  $K$  to be constant between trees belonging to the same species.

All parameters were assigned weakly informative standard priors (Gelman 2006; Gelman et al. 2008). In order to facilitate convergence, a number of transformations was performed on the data before model fitting. MCMC Sampling was performed with Hamiltonian Monte Carlo sampling via *Stan*'s No-U-Turn-Sampler (Hoffman and Gelman 2014) using 4 chains with 10000 iterations each for all three models, and discarding a burn-in interval of 5000 samples of each chain to ensure convergence for all model parameters. Convergence was assessed based on the potential scale reduction factor for split chains  $\hat{R}$  and visually by inspection of trace plots of the most relevant model parameters. Model evaluation was performed by visual and formal posterior predictive checks (Gelman et al. 2014). See Supplementary Material S1 for details on transformations, prior specification and model fitting.

#### *Explained variance on different levels in the model*

To estimate the relative contribution of fixed effects, species level random effects and tree level random effects in our full model on the estimated parameter values of  $\mu$  and  $k$ , we performed a variance partitioning on the scale of the linear predictor for these parameters. We based the calculation on the Bayesian R-squared proposed by Gelman et al. (2018), extended to a multilevel model analogously to Nakagawa and Schielzeth (2013). The fraction of explained variance for parameter  $\theta$  was calculated as the posterior mean of the fraction of the variance of the fixed effects  $\tau_{f\theta}^2 = \text{var}(X\beta_\theta)$  divided by the sum of all variance components of that parameter:

$$R_\theta^2 = \text{E} \left( \frac{\tau_{f\theta}^2}{\tau_{f\theta}^2 + \tau_{w\theta}^2 + \tau_{v\theta}^2} \right) \quad (15)$$

The contributions of the variance components  $\tau_{w\theta}^2$  and  $\tau_{w\theta}^2$  to the total variance in  $\theta$  were calculated equivalently. In addition, we used an equivalent decomposition of the variance in the response to calculate a pseudo-R-squared for the day-level and average day predictions for each tree (compare Gelman et al. 2018).

### *Model comparison*

To compare the predictive performance of the three competing models, we sampled from the posterior predictive distribution  $p(SFS_{pred}|SFS_{obs})$  on different levels in the hierarchy in the model:

$$p(SFS_{pred}|SFS_{obs}) = \int_{\theta} p(SFS_{pred}|SFS_{obs}, \theta)p(\theta|SFS_{obs})d\theta \quad (16)$$

where  $SFS_{pred}$  is the predicted and  $SFS_{obs}$  the observed sap flow, and  $\theta$  are the model parameters. We integrated over all possible values of a subset of the parameters in the model while retaining others at their predicted values to obtain the posterior predictive distributions for a) new sampling days, b) new trees and c) new species (maintaining the tree level effects of  $c_0$  at their predicted values to maintain the scale of the predictions). We then assessed how well the observed data were fitted by the posterior means of the predictive distributions using a set of accuracy statistics that quantify precision (correlation between observed and predicted values), trueness (mean signed deviation), and overall accuracy (root mean square error and pseudo- $R^2$ ).

### *Estimates of total sap flow*

According to the original authors of the HFD method, dividing sap flow per section by the sapwood depth ( $L_{SW}$ ) results in an estimate  $v'$  of sap flux density (Nadezhdina, Cermak, and Nadezhdin 1998; Nadezhdina, Vandegehuchte, and Steppe 2012).

$$v' = \frac{SFS}{L_{SW}} \quad (17)$$

While there is sufficient evidence that the correlation of this quantity with gravimetrically measured sap flow density is only empirical (Vandegehuchte and Steppe 2012; Fuchs et al. 2017), we estimated it from our sap flux profiles to illustrate how to use our model output to calculate tree water use.

If the equality in Eq. 17 holds and  $v'$  is indeed an estimate of sap flux density, the multiplicative constant  $c$  in our model equation (Eq. 8) can be converted to an estimate of stem conductance by dividing it by  $L_{SW}$ ). If this is the case, the average water use of a tree can be estimated by

$$F_s = 2\pi R^2 (1 - \mu_{jk}) \frac{c_k}{L_{SWk}}, \quad (18)$$

where  $c_k$  is the tree-level prediction of  $c$  (i.e., without day-level random effects). As sapwood depth was not measured, it was estimated from the model as the depth up to which 90% of flow take place using the quantile function of the beta distribution with the estimated parameters of the radial profile. As we species-specific calibration of the HFD sensors was not possible, the outcome of these calculations is only reported qualitatively without formal hypothesis tests.

To assess how much our radial profile-based estimates of tree water use differ from single-sensor measurements with a sensor with a typical sensor length of 2 cm, we calculated a naive estimate of tree water use assuming sap flux density to be constant across the sapwood area. We calculated the average sap flux density over a subset of the radial profile ranging from depth  $a$  to depth  $b$  as

$$\bar{v}_{Snaive} = \frac{1}{b - a} \int_{a/R}^{b/R} SFS(r) dr \frac{1}{SWD}. \quad (19)$$

We then used Eq. 1 to calculate the approximate tree water use based on the average sap flux density in the outermost 2 cm, and calculated the ratio of this quantity to the tree water use based on radial profiles as

$$\text{Water use ratio} = \frac{F_{snaive}}{F_s} = \frac{\bar{v}_{snaive} A_s}{F_s} \quad (20)$$

to be able to quantify the degree of over-estimation of single-point measurements with short sensors relative to measurements based on radial sap flux profiles. Based on the propagated MCMC uncertainty of our model, we then tested whether this computed quantity was credibly different from zero.

## Results

### *Environmental conditions*

Figure 1a) shows gravimetric soil water content for the four study intervals. It is evident that during the first campaign in early October 2015, the soil humidity was on a lower level (mean  $\pm$  standard error:  $19.0 \pm 0.3\%$ ) than during the following three campaigns, which had similar levels of average water content of between  $23.0 \pm 0.3\%$  and  $24.2 \pm 0.3\%$ .

Figure 1b) shows the changes of daily and nightly averages of relative humidity, temperature and vapour pressure deficit. During nighttime (6:00 p.m. – 6.00 a.m.), the air was largely water-saturated with average relative humidities over 95% all over the vertical gradient, and showed no vertical gradient in temperatures (averages around 24°C in all heights), which resulted in a very low vertical change in VPD. However, during daytime (6:00 a.m. – 6:00 p.m.), average relative humidity decreased considerably with height from  $86.1 \pm 0.1\%$  in 1.3 m to  $76.9 \pm 0.1\%$  in 20 m above ground level, while average temperature increased from  $27.74 \pm 0.03^\circ\text{C}$  to  $29.01 \pm 0.04^\circ\text{C}$  over the same distance. This resulted in VPD being on average 77.1% higher at crown level compared to the height where the sensors were installed.

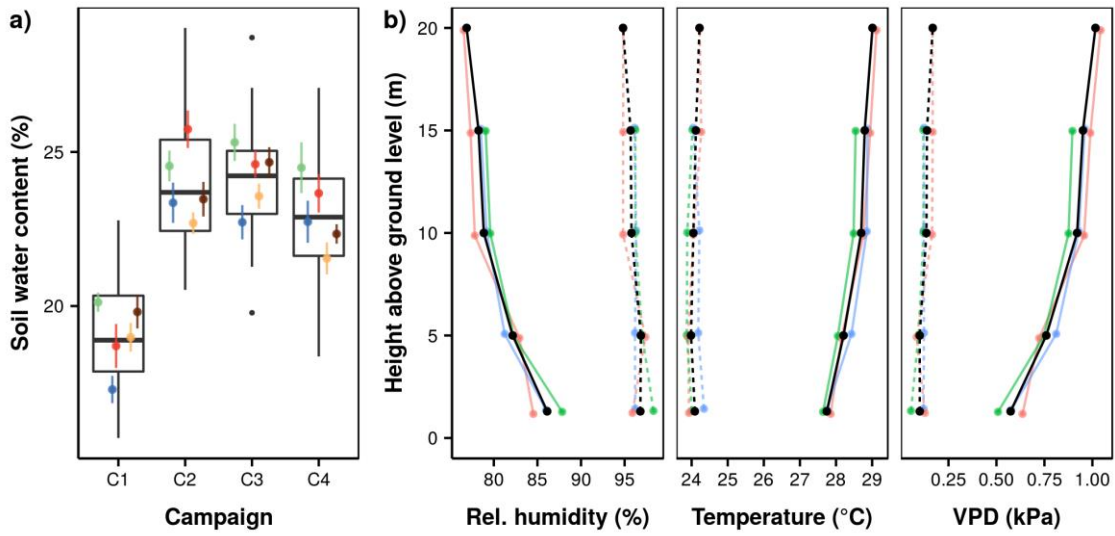
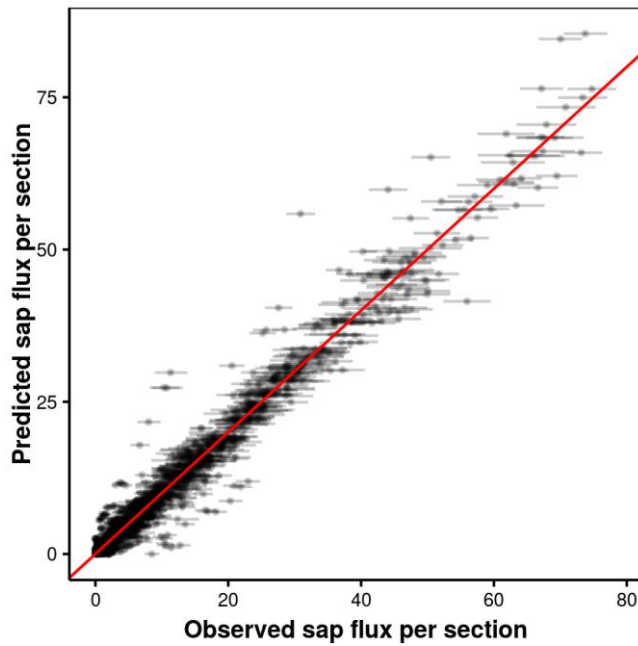


Figure 1: **a)** Gravimetric soil water content in the four measurement campaigns. Boxplots show median, inner quartile range, minimum, and maximum values. Colored: averages  $\pm$  standard errors for the five sample plots. **b)** Vertical changes in relative humidity, temperature, and vapor pressure deficit averaged over the entire measurement period. Solid: daytime average (6:00 a.m. – 6:00 p.m.); dashed: nighttime average (6:00 p.m. – 6:00 a.m.); black: overall averages; colored: averages for the three subsites.

## Model of radial sap flow profiles



*Figure 2: Observed sap flow per section vs. daywise predictions of the full model including their 95% credible intervals (Bayesian pseudo- $R^2$ : 0.960).*

The predictions of our model described the observed radial patterns in *SFS* very well for the vast majority of trees (Figure 2). In total, the day-specific predictions of the full model explained 96% of the variance in the observed *SFS*. A plot of the radial profiles predicted by the full model is shown in Figure 3 (for tree-level plots see Figure S2.1 in the supplementary material).

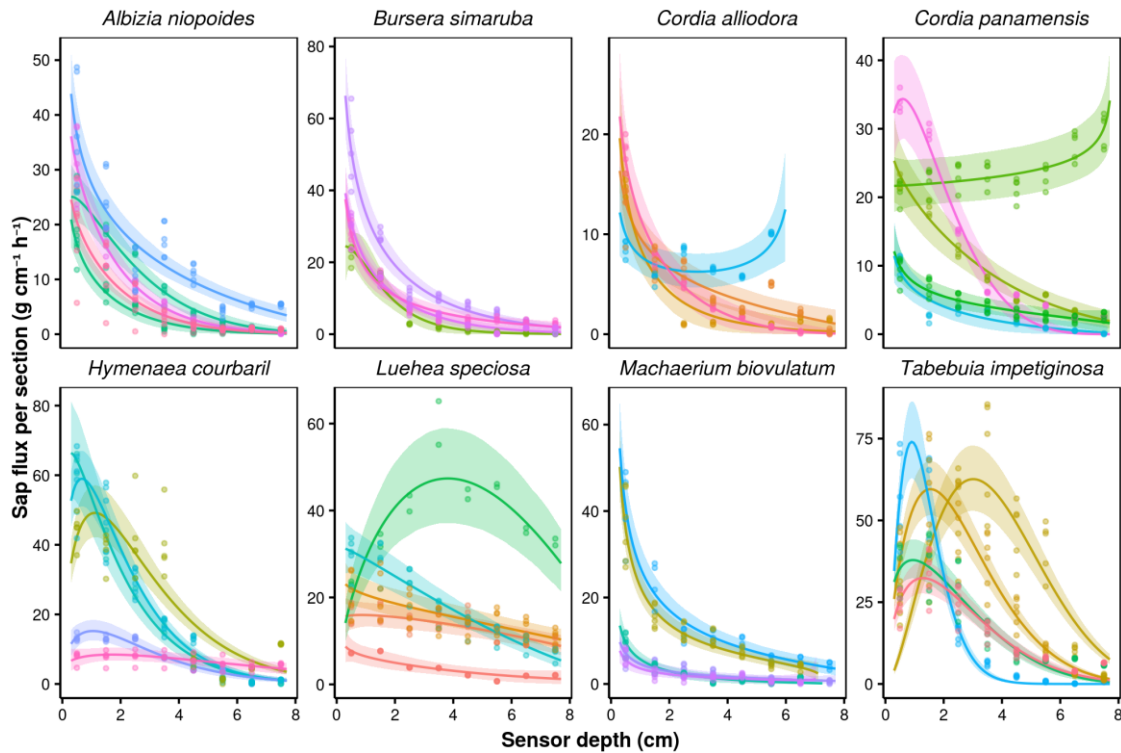


Figure 3: Predicted radial sap flow profiles based on the full model. Shown are the observed daily averages of sap flow per section versus sensor depth overlaid with the stem level predictions for all stems with their 95% credible intervals (colors indicate the different stems). For tree-level plots of model predictions, see Figure S1.

All parameters in the model had a value of  $\hat{R}$  well below 1.1 (average  $\hat{R}$ : 1.00007, maximum  $\hat{R}$ : 1.00180), which indicates that the chains had fully converged after the burn-in period of 5000 iterations. The effective sample size was 17096.6 on average, and did not reach less than 20% of the total sample size except for three parameters associated with the covariance-matrices of the random effects and less than 10% for none of the parameters.

#### Model comparison

The accuracy of the predictions of the three different models is shown in table . The predictions of the model with  $\mu$  and  $K$  fixed on species level performed worst in precision (Corr.) and overall accuracy (RMSE, pseudo- $R^2$ ) on all three levels of predictions, and only scored best in trueness (lowest MSD) for the day-level predictions. The average predictions for new days by both the tree-level models with and without parameter regressions performed



almost identical in terms of bias, precision and overall accuracy. However, when generalizing to new trees and new species, the model that incorporated information about tree size, wood density and growth achieved a much better fit, with the average predictions for new trees explaining 69.0% and the predictions for new species still explaining 66.6% of the variance in the dataset (compared to 62.1% and 55.1% respectively for the model without parameter regressions). While it is notable that the models had a tendency to underpredict the true values (negative MSD), this is likely partially an artefact caused by smoothing out the curvature of the predicted profiles when marginalizing over a large set of possible parameter values.

*Predictive accuracy of the three fitted models on three levels of generalization (average predictions for new measurement days, new trees and new tree species). Model A: constant radial profile within species, no parameter regressions; Model B: tree effects, but no parameter regressions; Model C: full model. Given are the root mean square error (RMSE), mean squared deviation (MSD), Pearson correlation between observed and predicted values (Corr.) and explained variance (pseudo-R<sup>2</sup>).*

Pred. level	Model	MSD	Corr.	RMSE	pseudo-R <sup>2</sup>
New day	Model A	-0.024	0.888	6.517	0.786
	Model B	-0.139	0.959	4.041	0.919
	Model C	-0.125	0.958	4.049	0.918
New tree	Model A	-	-	-	-
	Model B	-0.879	0.716	10.409	0.621
	Model C	-0.551	0.784	9.187	0.690
New species	Model A	-2.122	0.671	10.804	0.508
	Model B	-1.665	0.638	11.664	0.551
	Model C	-0.885	0.772	9.32	0.666

### *Parameter models*

The predictor variables explained a considerable part of the variance in both the the estimated concentration parameter  $K$  and the expected relative profile depth  $\mu$ . On the scale of the linear predictor, the fixed effects explained 46.3% of the variance in  $\mu$ , while only 6.7% of the variance were explained by random species and 47.0% by random tree differences. For  $K$ , on the scale of the linear predictor 43.2% of the variance were explained by the fixed

effects, while species level random effects explained 27.0% and random tree effects 29.8% of the variance, respectively.

Partial residual plots displaying the shape of the relationship between the estimated parameters and the predictor variables are provided in Figure 4. While the effect of wood density and absolute growth rate was not credibly different from zero neither for average profile depth nor for the concentration parameter, (Figure 4, Table ), both parameters responded strongly to tree height, with radial profiles reaching up to a lower relative depth and being more concentrated around their expected value for higher trees (Figure 4, Table ).

*Summary of MCMC output. Shown are the posterior mean  $\pm$  MCMC standard error, the standard deviation of the MCMC samples, the 2.5%, 25%, 50%, 75% and 97.5% quantiles of the posterior sample, the effective sample size  $n_{eff}$  and the  $\hat{R}$  statistic for all model parameters. Italic: Quantiles of the parameters whose 95% credible intervals include zero.*

Parameter	Mean $\pm$ SE	SD	2.5%	25%	50%	75%	97.5%	$n_{eff}$	$\hat{R}$
$\beta_{\mu}$ : Intercept	-1.557 $\pm$ 0.000	0.029	- 1.613	- 1.576	- 1.557	- 1.538	-1.499	11192.3	1.0001
$\beta_{\mu}$ : WD	-0.002 $\pm$ 0.001	0.111						6695.9	1.0006
$\beta_{\mu}$ : H	-0.491 $\pm$ 0.002	0.108	- 0.714	- 0.559	- 0.488	- 0.420	-0.286	4954.5	1.0001
$\beta_{\mu}$ : AGR	-0.133 $\pm$ 0.002	0.101						4095.4	1.0004
$\beta_K$ : Intercept	1.675 $\pm$ 0.001	0.053	1.570	1.640	1.676	1.711	1.781	8222.6	1.0000
$\beta_K$ : WD	0.207 $\pm$ 0.002	0.166						8497.0	1.0002
$\beta_K$ : H	0.382 $\pm$ 0.002	0.142	0.105	0.288	0.382	0.476	0.660	6461.1	1.0003

$\beta_K: AGR$	-0.004 $\pm$ 0.002	0.119						5676.4	1.0003
$c_0$	1.788 $\pm$ 0.000	0.023	1.745	1.773	1.787	1.802	1.833	10366.8	0.9999
$\sigma$	2.857 $\pm$ 0.000	0.057	2.748	2.818	2.856	2.896	2.972	17691.8	1.0000
$\tau_u$	0.174 $\pm$ 0.000	0.009	0.157	0.168	0.174	0.180	0.193	10393.8	1.0002
$\tau_v: \mu$	0.583 $\pm$ 0.001	0.056	0.478	0.545	0.583	0.619	0.697	4737.2	1.0001
$\tau_v: K$	0.504 $\pm$ 0.001	0.075	0.376	0.451	0.498	0.550	0.668	5732.6	1.0010
$\tau_v: c_0$	0.730 $\pm$ 0.001	0.069	0.617	0.681	0.723	0.771	0.886	7533.2	0.9999
$\tau_w: \mu$	0.197 $\pm$ 0.002	0.121	0.010	0.100	0.189	0.277	0.454	2886.1	1.0005
$\tau_w: K$	0.461 $\pm$ 0.002	0.150	0.172	0.369	0.456	0.546	0.776	5383.9	1.0001
$\Omega_v:$ $cor(\mu, K)$	-0.724 $\pm$ 0.002	0.130	- 0.900	- 0.818	- 0.749	- 0.658	-0.399	5520.7	1.0004
$\Omega_v:$ $cor(\mu, c_0)$	0.649 $\pm$ 0.002	0.110	0.388	0.589	0.666	0.729	0.812	4991.4	1.0009
$\Omega_v:$ $cor(K, c_0)$	-0.724 $\pm$ 0.002	0.130	- 0.900	- 0.818	- 0.749	- 0.658	-0.399	5520.7	1.0004
$\Omega_w:$ $cor(\mu, K)$	-0.123 $\pm$ 0.005	0.376						6968.7	1.0000
A	0.563 $\pm$ 0.002	0.319	0.181	0.353	0.491	0.684	1.374	20700.0	0.9999

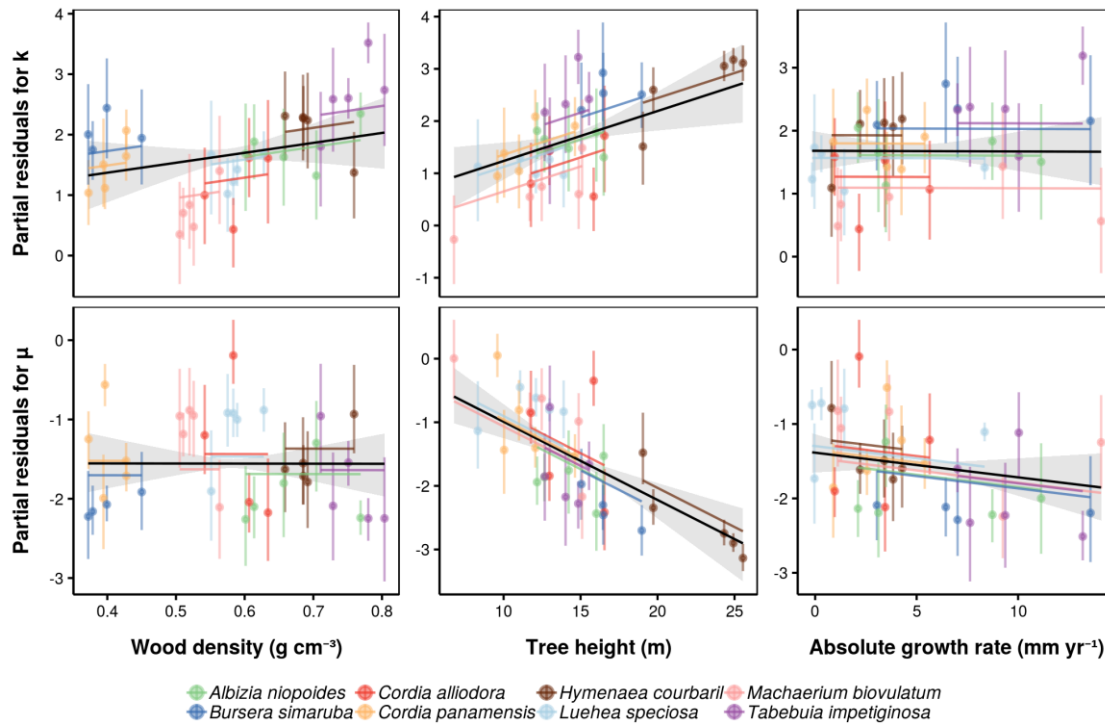


Figure 4: Partial residual plots for the stem level regressions of the estimated parameters. Shown are the predicted responses of the estimated concentration parameter  $K$  and the expected depth of the profile  $\mu$  (with 95% credible intervals) to wood density, tree height and absolute growth rate when keeping the other predictors at their average values. For both parameters, only the tree height effect was credibly different from zero (see Table ).

#### Estimated tree water use

While there was considerable within-species variability in the estimated daily water use, clear species patterns were visible (Figure 5a), with species averages of daily water use spanning more than one order of magnitude. The approximated tree water use was found to respond slightly positively to wood density and diameter increment and strongly positively to tree height (5b-d), thus being highest in fast-growing, tall trees with hard wood.

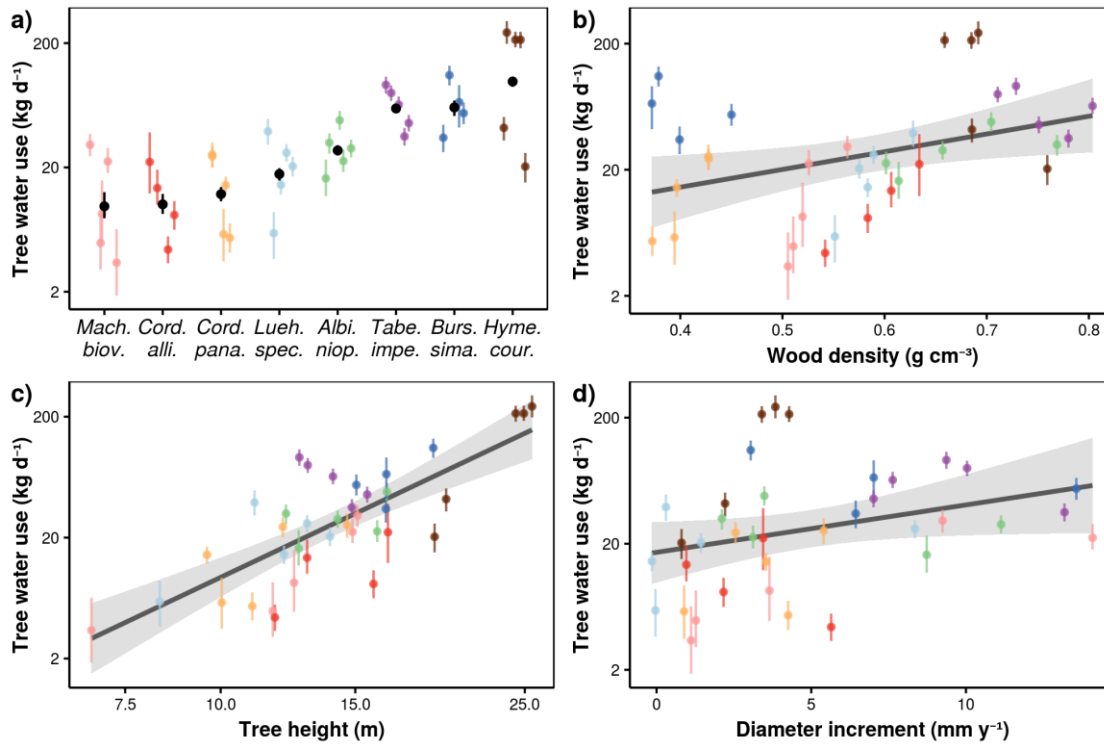


Figure 5: Estimated daily water use (posterior mean  $\pm$  95% CI on a  $\log_{10}$  scale) vs. **a)** species, **b)** wood density, **c)** tree height and **d)** diameter increment. Regression lines in **b)**-**d)** from linear regression through the posterior mean predictions.

On average, estimates of tree water use based on short sensors tended to overestimate the daily water use of trees by a factor of 1.26 (min.: 0.59, max.: 2.13), while credible underpredictions only occurred for two trees with strongly hump-shaped radial profiles (Fig. 6). The average short-sensor predictions were credibly larger than the profile-based predictions for all but one species (*Tabebuia impetiginosa*).

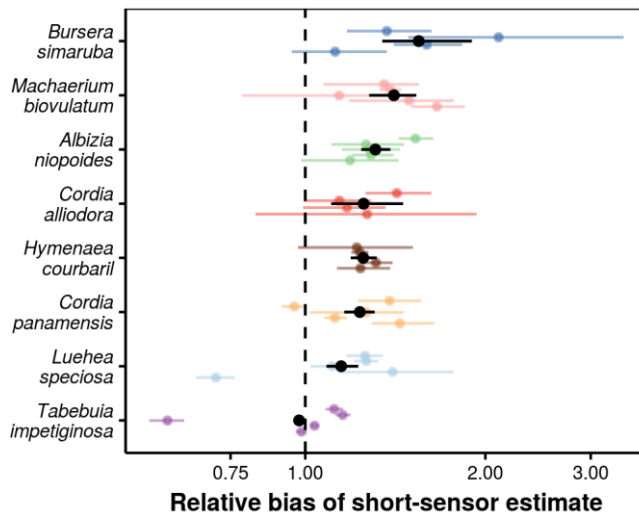


Figure 6: Ratio of the predicted daily water use estimated by assuming the value measured in the outermost 2 cm of the sapwood to be constant across the entire sapwood depth and the estimates based on radial profiles with their propagated MCMC-based 95% credible intervals. Values greater than one indicate overprediction relative to the profile-based estimates, values smaller than one indicate underprediction.

## Discussion

### Modelling results

Our results indicate that our model was well able to capture the shape of the observed radial sap flux profiles, with the day-wise predictions of the full model explaining a total of 96.0% of the variance in sap flow per section. However, a large part of the variance in the dataset was associated with sources of random variability acting on higher levels in the hierarchy of the data, resulting in considerably larger uncertainty when predicting to new trees and new species.

Due to differences in the scale of the response we cannot directly compare our model fit to the model of Berdanier, Miniati, and Clark (2016), to our knowledge the only other authors who modeled radial sap flow profile based on Bayesian hierarchical models. However, Fig. 2 suggests at least a similar fit (cf. Fig. 1a-d in Berdanier, Miniati, and Clark 2016). The much better performance of the models that allowed for within-species variation in the parameters indicates the magnitude of the observed intraspecific differences, and calls into

question the assumption of Caylor and Dragoni (2009) that the relative radial component of sap flux density should be approximately constant within species. In either case it should be noted that the exact amount of between-tree variability cannot be determined from our data as due to technical limitations we only could install one HFD sensor per tree, which makes it impossible to separate between-stem and azimuthal variation. A sizeable part of the observed within-species differences in radial profile parameters could therefore actually result from within-stem variability along the azimuthal dimension, which is known to significantly affect sap flow estimates (Reyes-Acosta and Lubczynski 2014).

In contrast to Berdanier, Miniati, and Clark (2016) who reported a poor performance for models based on relative depth, we were able to model sap flux with good accuracy based on relative distance from the cambium using a reparameterized beta distribution. While the shape of radial profiles certainly can be described with models based on absolute depth with equal accuracy as with our model, we opted for the model based on relative depth as it ensures that the function for the radial component of sap flux integrates to one over the tree radius without further corrections, which facilitates the decomposition of the sap flux signal into a radial and time-varying component. Moreover, due to our reparameterization the depth of average sap flux is directly estimated as a model parameter, which greatly simplifies integrating over the cross-section over the tree to estimate whole-tree water use. In addition, in experimental model runs with different equations for the radial profile we found the beta-based model to have much better convergence properties in our case than the reparameterized gamma probability density function that performed best for Berdanier, Miniati, and Clark (2016) (results not shown).

#### Determinants of the shape of radial sap flow profiles

The pronounced intraspecific variability in the shapes of the observed radial profiles is evident from the data at first glance (compare Fig. 3). While up to a certain point this might be a masked effect of azimuthal variation (see above), due to the great differences in shapes it seems likely that there is at least some degree of between-tree variability. Our variance decomposition of the parameter regressions indicates that also after including functional traits as regressors, random tree effects still explained 47.0% of the variance in  $\mu$  and 29.3% of the variance in  $K$ , while especially for  $\mu$ , the contribution of random species differences

to the total variance was comparatively low. As the predictor variables vary considerably between species (cf Tab. ), a large part of the intraspecific variability was likely explained by the fixed effects, thus shrinking the variance of the random species component. This is illustrated by the better performance of the model that included parameter regressions when marginalizing out random species- and tree-effects (Tab. ). Nonetheless, the outcome of our study underlines that to accurately propagate uncertainty when scaling up water use estimates it is necessary to account for within-species differences in radial profiles.

The radial profiles of the observed species can be grouped into three types: a) species with consistently monotonously declining profiles (*Albizia niopoides*, *Bursera simaruba* and *Machaerium biovulatum*), b) species with predominantly hump-shaped profiles (*Hymenaea courbaril*, *Tabebuia impetiginosa*) and c) species without clear patterns and with large intraspecific variability in profiles (*Cordia alliodora*, *Cordia panamensis* and *Luehea speciosa*). Notably, while the species in the first group share few common traits, the second one comprises the two most hard-wooded species in the dataset (Tab. ) and the third consists only of small early-successional species. The fact that in the latter group some individuals were found to have the maximum of sap flow close to the center of the tree is not surprising as given their small size their wood was likely conductive over their entire cross-section.

In our model, the only predictor that had a credible effect on the parameters of the radial profiles was tree height, with larger trees having more concentrated profiles and the bulk of flow occurring closer to the cambium. This is in accordance with the findings of Zhang et al. (2018), who found tree height to be a major driver of the shape of radial profiles of trees in a Chinese subtropical evergreen forest, and described hump-shaped profiles for lower canopy species, while upper canopy species tended to have a maximum of flow close to the cambium. The large height effects likely reflect the fact that the relative fraction of sapwood in the cross-sectional area of a tree tends to decrease with tree size, a pattern that has repeatedly been described for neotropical seasonally dry forest species (Meinzer et al. 2005; Reyes-García et al. 2012).

#### *Upscaled estimates of whole-tree water use*

The approximate estimates of tree daily water use differed considerably between species, and were positively associated with wood density, tree height and tree growth rates. That higher



water use observed for large, fast growing species is in line with theoretical expectations based on allometric scaling models (West, Brown, and Enquist 1999; Enquist 2002; Meinzer et al. 2005) (CITE MARTYNA PAPER?). The higher water use of tall trees might be related to increased transpirational demand, which VPD during daytime on average being 77.1% higher in tree crowns at a height of 20 m than at the position of the sensors next to the forest floor (Fig. 1b). While increased rainfall after the first measurement campaign led to increased soil water content in the following campaigns (Fig. 1a), the estimated average sap flux densities during a measurement campaign were not associated with the soil water content and did not change systematically between campaigns (Fig. S2.1), which indicates that soil water supply did not limit tree transpiration during the measurement interval. The positive association with wood density is an unexpected result which might in part be explained by the ENSO-related drought in 2015 that disproportionately affected the more vulnerable light-wooded species. However, the observed trend should not be overinterpreted, as it is mostly driven by the extremely high large water use of three individuals of *H. courbaril* which had the largest stem diameters in the dataset and a correspondingly higher water use.

We found naive single-point estimates of water use based on the average flux density over the first 2 cm of the profile to overestimate tree water use by on average 26.0% compared to water use estimates based on radial profiles, with a large variability in the ratio both within and between species. While it has often been reported that ignoring radial variation in average leads to an overestimation of sap flow (Nadezhkina, Čermák, and Ceulemans 2002; Reyes-Acosta and Lubczynski 2014; Zhang et al. 2015), to the day many transpiration estimates are based on uncorrected single-point measurements (Berdanier, Miniati, and Clark 2016). Our results show that in addition to the overall positive bias, ignoring radial gradients in sap flux density induces a species-specific bias depending on the prevailing shapes of radial profiles which obscures all comparisons of water use between trees of different species.

#### *Measuring radial profiles with HFD sensors*

The heat field deformation method for sap flow measurement has the advantage of being able to continuously monitor radial distribution of sap flux density with a single sensor installation with a high temporal and spatial resolution (Nadezhkina, Vandegehuchte, and Steppe 2012;

Nadezhdina 2018). The availability of commercial standalone HFD sensor systems makes the application of the method relatively easy. However, both results from finite-element modelling of heat transport in wood (Vandegehuchte and Steppe 2012) and calibration experiments (Steppe et al. 2010; Fuchs et al. 2017) suggest that the method is likely to result in biased estimates without species-specific calibration, which can hardly be accomplished in species-rich tropical forests. Additionally, commercial HFD probes are comparatively costly, and their use in remote sites is complicated by the relatively high energy use. Notwithstanding these limitations, the HFD method can be a valuable tool in studies that scale up water use, especially when using the framework of Caylor and Dragoni (2009) to decompose sap flow into a radial component and an overall stem conductance. In this setting, HFD sensors can be used to track radial profiles in a subsample of trees, which can then be used to more accurately estimate the water use of a larger sample of trees equipped with more economical single-point sensors, e.g. thermal dissipation probes (TDP, Granier 1985) or heat ratio method (HRM, Burgess et al. 2001) sensors by applying a correction as detailed by Eq. 11-15 in Caylor and Dragoni (2009). Examples for the use of HFD sensors in conjunction with TDP sensors can be found in Poyatos, Čermák, and Llorens (2007), Reyes-Acosta and Lubczynski (2013; 2014) and Pinto et al. (2014), while Fan et al. (2018) show the parallel use of HFD and HRM sensors in a laboratory setting. However, none of these publications explicitly use the aforementioned framework.

While our model operates under the simplifying assumption that the radial component of sap flow is time-invariant, it should be mentioned that there is substantive evidence that this is not always the case. Radial sap flow profiles have been reported to change both diurnally (Ford, Goranson, et al. 2004; Fiora and Cescatti 2006; Poyatos, Čermák, and Llorens 2007; Hernandez-Santana et al. 2016) and seasonally (Ford, Goranson, et al. 2004; Fiora and Cescatti 2006; Nadezhdina et al. 2007; Poyatos, Čermák, and Llorens 2007; Chiu et al. 2016) and seasonally with suspected links to soil water content (Ford, Goranson, et al. 2004; Nadezhdina et al. 2007), light availability (Fiora and Cescatti 2006) and stomatal conductance (Hernandez-Santana et al. 2016). When scaling up sap flux density measurements to tree level water use, aggregating data as daily averages is a simple workaround to at least reduce the effect of diurnal changes in the profile. Dealing with seasonal changes in radial profiles is considerably more complicated as they can only be

detected in long term monitoring settings and averaging them out to avoid biased estimates of tree transpiration is difficult. However, Chiu et al. (2016) found the magnitude of seasonal changes in both radial profiles and azimuthal gradients in sap flux density to be much smaller than seasonal tree-to-tree variation, which indicates that to improve upscaled water use estimates with limited resources it may be more beneficial to increase the number of trees equipped with easier-to-operate single-point sensors.

## **Conclusions**

In this work, we have demonstrated how measurements of sap flux per section measured with the heat field deformation method can be used to estimate radial gradients in sap flux density in a Bayesian hierarchical modeling context. Extending on the framework of Caylor and Dragoni (2009), we have shown how the output of these models can be integrated with sap flux measurements of single-probe sensors to obtain more accurate estimates of tree water use, and how to improve model predictions onto new species by incorporating functional traits as predictors of the shape of radial sap flow profiles. Through the code provided in the digital supplement, it is possible to use the output of our model to predict the radial profiles of new trees, though its use for tree species that differ from our species set (i.e., tropical dry forest species) in many aspects is likely questionable. Our model lends itself to extension by including observations covering a wider gradient of tree species, extending it by including a submodel for azimuthal variation, using more adequate predictor variables and by allowing the parameters of radial profiles to vary as a function of time.

## **Acknowledgements**

This study was financed by the German Science Foundation (Deutsche Forschungsgemeinschaft, DFG) in the framework of the research project 253019017. We gratefully acknowledge the logistic support of Milena Gutiérrez, the Área de Conservación Guanacaste and the staff of the Estación Experimental Forestal Horizontes. We further wish thank our counterparts at the Instituto Tecnológico de Costa Rica and local assistants for support with fieldwork and administration.

## **Supplementary material**

S1: Supplementary methods

S2: Supplementary figures

S3: Data package and model code on github

## References

Alfaro, Ernesto A, Alfredo Alvarado, and Adelaida Chaverri. 2001. “Cambios Edáficos Asociados a Tres Etapas Sucesionales Tropical Seco En Guanacaste, Costa Rica.” *Agronomía Costarricense* 25 (1). Universidad de Costa Rica.

Allen, Richard G, Luis S Pereira, Dirk Raes, and Martin Smith. 1998. “Crop Evapotranspiration: Guidelines for Computing Crop Water Requirements.” Edited by FAO, Rome FAO Irrigation and drainage paper 56, 300 pp.

Berdanier, Aaron B, Chelcy F Miniati, and James S Clark. 2016. “Predictive Models for Radial Sap Flux Variation in Coniferous, Diffuse-Porous and Ring-Porous Temperate Trees.” *Tree Physiology* 36 (8). Oxford University Press: 932–41.

Burgess, Stephen SO, Mark A Adams, Neil C Turner, Craig R Beverly, Chin K Ong, Ahmed AH Khan, and Tim M Bleby. 2001. “An Improved Heat Pulse Method to Measure Low and Reverse Rates of Sap Flow in Woody Plants.” *Tree Physiology* 21 (9). Heron Publishing: 589–98.

Carpenter, Bob, Andrew Gelman, Matthew D Hoffman, Daniel Lee, Ben Goodrich, Michael Betancourt, Marcus Brubaker, Jiqiang Guo, Peter Li, and Allen Riddell. 2017. “Stan: A Probabilistic Programming Language.” *Journal of Statistical Software* 76 (1). Columbia Univ., New York, NY (United States); Harvard Univ., Cambridge, MA (United States).

Caylor, Kelly K, and Danilo Dragoni. 2009. “Decoupling Structural and Environmental Determinants of Sap Velocity: Part I. Methodological Development.” *Agricultural and Forest Meteorology* 149 (3-4). Elsevier: 559–69.

Cermak, Jan, and Nadezhda Nadezhkina. 1998. “Sapwood as the Scaling Parameter-Defining According to Xylem Water Content or Radial Pattern of Sap Flow?” In *Annales Des Sciences Forestieres*, 55:509–21. 5. EDP Sciences.

Čermák, Jan, Emil Cienciala, Jiří Kučera, and Jan-Erik Hällgren. 1992. "Radial Velocity Profiles of Water Flow in Trunks of Norway Spruce and Oak and the Response of Spruce to Severing." *Tree Physiology* 10 (4). Heron Publishing: 367–80.

Chiu, Chen-Wei, Tomonori Kume, Hikaru Komatsu, Han Tseng, Tsong-Huei Wey, and Kyoichi Otsuki. 2016. "Seasonal Changes of Azimuthal, Radial, and Tree-to-Tree Variations in Sap Flux Affect Stand Transpiration Estimates in a *Cryptomeria Japonica* Forest, Central Taiwan." *Journal of Forest Research* 21 (4). Taylor & Francis: 151–60.

Delzon, Sylvain, Michel Sartore, André Granier, and Denis Loustau. 2004. "Radial Profiles of Sap Flow with Increasing Tree Size in Maritime Pine." *Tree Physiology* 24 (11). Heron Publishing: 1285–93.

Edwards, William Ross Nathaniel, and RE Booker. 1984. "Radial Variation in the Axial Conductivity of *Populus* and Its Significance in Heat Pulse Velocity Measurement." *Journal of Experimental Botany* 35 (4). Oxford University Press: 551–61.

Enquist, Brian J. 2002. "Universal Scaling in Tree and Vascular Plant Allometry: Toward a General Quantitative Theory Linking Plant Form and Function from Cells to Ecosystems." *Tree Physiology* 22 (15-16). Heron Publishing: 1045–64.

Fan, Junliang, Adrien Guyot, Kasper T Ostergaard, and David A Lockington. 2018. "Effects of Earlywood and Latewood on Sap Flux Density-Based Transpiration Estimates in Conifers." *Agricultural and Forest Meteorology* 249. Elsevier: 264–74.

Ferrari, Silvia, and Francisco Cribari-Neto. 2004. "Beta Regression for Modelling Rates and Proportions." *Journal of Applied Statistics* 31 (7). Taylor & Francis: 799–815.

Fiora, Alessandro, and Alessandro Cescatti. 2006. "Diurnal and Seasonal Variability in Radial Distribution of Sap Flux Density: Implications for Estimating Stand Transpiration." *Tree Physiology* 26 (9). Heron Publishing: 1217–25.

Ford, Chelcy R, Carol E Goranson, Robert J Mitchell, Rodney E Will, and Robert O Teskey. 2004. "Diurnal and Seasonal Variability in the Radial Distribution of Sap Flow: Predicting Total Stem Flow in *Pinus Taeda* Trees." *Tree Physiology* 24 (9). Heron Publishing: 951–60.

Ford, Chelcy R, Mary Anne McGuire, Robert J Mitchell, and Robert O Teskey. 2004. "Assessing Variation in the Radial Profile of Sap Flux Density in Pinus Species and Its Effect on Daily Water Use." *Tree Physiology* 24 (3). Heron Publishing: 241–49.

Fuchs, Sebastian, Christoph Leuschner, Roman Link, Heinz Coners, and Bernhard Schuldt. 2017. "Calibration and Comparison of Thermal Dissipation, Heat Ratio and Heat Field Deformation Sap Flow Probes for Diffuse-Porous Trees." *Agricultural and Forest Meteorology* 244-245: 151–61. doi:<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.04.003>.

Gelman, Andrew. 2006. "Prior Distributions for Variance Parameters in Hierarchical Models (Comment on Article by Browne and Draper)." *Bayesian Analysis* 1 (3). International Society for Bayesian Analysis: 515–34.

Gelman, Andrew, John B Carlin, Hal S Stern, David B Dunson, Aki Vehtari, and Donald B Rubin. 2014. *Bayesian Data Analysis*. 3rd ed. Boca Raton, FL: Chapman & Hall.

Gelman, Andrew, Ben Goodrich, Jonah Gabry, and Aki Vehtari. 2018. "R-Squared for Bayesian Regression Models." *The American Statistician*, no. just-accepted. Taylor & Francis: 1–6.

Gelman, Andrew, Aleks Jakulin, Maria Grazia Pittau, Yu-Sung Su, and others. 2008. "A Weakly Informative Default Prior Distribution for Logistic and Other Regression Models." *The Annals of Applied Statistics* 2 (4). Institute of Mathematical Statistics: 1360–83.

Granier, Andre. 1985. "Une Nouvelle Méthode Pour La Mesure Du Flux de Sève Brute Dans Le Tronc Des Arbres." In *Annales Des Sciences Forestières*, 42:193–200. 2. EDP Sciences.

Hatton, Thomas J, Stephen J Moore, and Peter H Reece. 1995. "Estimating Stand Transpiration in a Eucalyptus Populnea Woodland with the Heat Pulse Method: Measurement Errors and Sampling Strategies." *Tree Physiology* 15 (4). Heron Publishing: 219–27.

Hernandez-Santana, V, JE Fernández, Celia M Rodriguez-Dominguez, R Romero, and Antonio Diaz-Espejo. 2016. "The Dynamics of Radial Sap Flux Density Reflects Changes in

Stomatal Conductance in Response to Soil and Air Water Deficit.” *Agricultural and Forest Meteorology* 218. Elsevier: 92–101.

Hoffman, Matthew D, and Andrew Gelman. 2014. “The No-U-Turn Sampler: Adaptively Setting Path Lengths in Hamiltonian Monte Carlo.” *Journal of Machine Learning Research* 15 (1): 1593–1623.

Instituto Meteorológico de Costa Rica. 2015 [Last accessed 2018-08-21]2015 [Last accessed 2018-08-21]. *Boletín Del ENOS* No. 82. <https://www.imn.ac.cr/documents/10179/28160/%23%2082>.

Marshall, DC. 1958. “Measurement of Sap Flow in Conifers by Heat Transport.” *Plant Physiology* 33 (6). American Society of Plant Biologists: 385.

Meinzer, Frederick C, BJ Bond, James M Warren, and David R Woodruff. 2005. “Does Water Transport Scale Universally with Tree Size?” *Functional Ecology* 19 (4). Wiley Online Library: 558–65.

Meinzer, Frederick C, Michael J Clearwater, and Guillermo Goldstein. 2001. “Water Transport in Trees: Current Perspectives, New Insights and Some Controversies.” *Environmental and Experimental Botany* 45 (3). Elsevier: 239–62.

Miller, David R, CA Vavrina, and TW Christensen. 1980. “Measurement of Sap Flow and Transpiration in Ring-Porous Oaks Using a Heat Pulse Velocity Technique.” *Forest Science* 26 (3). Oxford University Press: 485–94.

Nadezhdina, N, J Cermak, and V Nadezhdin. 1998. “Heat Field Deformation Method for Sap Flow Measurements.” In *Proceedings of 4th International Workshop on Measuring Sap Flow in Intact Plants*, edited by N Nadezhdina and J Cermak, 72–92. Mendel University; IUFRO Publ. Brno, Czech Republic.

Nadezhdina, Nadezhda. 2018. “Revisiting the Heat Field Deformation (Hfd) Method for Measuring Sap Flow.” *iForest-Biogeosciences and Forestry* 11 (1). SISEF-Italian Society of Silviculture; Forest Ecology: 118.

Nadezhdina, Nadezhda, Jan Čermák, and Reinhart Ceulemans. 2002. “Radial Patterns of Sap Flow in Woody Stems of Dominant and Understory Species: Scaling Errors Associated with Positioning of Sensors.” *Tree Physiology* 22 (13). Heron Publishing: 907–18.

Nadezhdina, Nadezhda, Valeriy Nadezhdin, Maria Isabel Ferreira, and Andrea Pitacco. 2007. “Variability with Xylem Depth in Sap Flow in Trunks and Branches of Mature Olive Trees.” *Tree Physiology* 27 (1). Heron Publishing: 105–13.

Nadezhdina, Nadezhda, Maurits W Vandegehuchte, and Kathy Steppe. 2012. “Sap Flux Density Measurements Based on the Heat Field Deformation Method.” *Trees* 26 (5). Springer: 1439–48.

Nakagawa, Shinichi, and Holger Schielzeth. 2013. “A General and Simple Method for Obtaining R<sup>2</sup> from Generalized Linear Mixed-Effects Models.” *Methods in Ecology and Evolution* 4 (2). Wiley Online Library: 133–42.

Oishi, A Christopher, Ram Oren, and Paul C Stoy. 2008. “Estimating Components of Forest Evapotranspiration: A Footprint Approach for Scaling Sap Flux Measurements.” *Agricultural and Forest Meteorology* 148 (11). Elsevier: 1719–32.

Pinto, Clara A, Nadezhda Nadezhdina, Jorge S David, Cathy Kurz-Besson, Maria C Caldeira, Manuel O Henriques, Fernando G Monteiro, João S Pereira, and Teresa S David. 2014. “Transpiration in Quercus Suber Trees Under Shallow Water Table Conditions: The Role of Soil and Groundwater.” *Hydrological Processes* 28 (25). Wiley Online Library: 6067–79.

Poyatos, Rafael, Jan Čermák, and Pilar Llorens. 2007. “Variation in the Radial Patterns of Sap Flux Density in Pubescent Oak (*Quercus Pubescens*) and Its Implications for Tree and Stand Transpiration Measurements.” *Tree Physiology* 27 (4). Heron Publishing: 537–48.

R Core Team. 2018. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.

Reyes Cordero, David. 2012. *Análisis de Los Procesos de Restauración Pasiva Para Un Bosque Seco Tropical En La Estación Experimental Forestal Horizontes, Guanacaste, Costa*



Rica. *Tesis de Licenciatura*. Escuela de Ingeniería Forestal. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.

Reyes-Acosta, J Leonardo, and Maciek W Lubczynski. 2013. "Mapping Dry-Season Tree Transpiration of an Oak Woodland at the Catchment Scale, Using Object-Attributes Derived from Satellite Imagery and Sap Flow Measurements." *Agricultural and Forest Meteorology* 174. Elsevier: 184–201.

———. 2014. "Optimization of Dry-Season Sap Flow Measurements in an Oak Semi-Arid Open Woodland in Spain." *Ecohydrology* 7 (2). Wiley Online Library: 258–77.

Reyes-García, Casandra, José Luis Andrade, J Luis Simá, Roberth Us-Santamaría, and Paula C Jackson. 2012. "Sapwood to Heartwood Ratio Affects Whole-Tree Water Use in Dry Forest Legume and Non-Legume Trees." *Trees* 26 (4). Springer: 1317–30.

Spicer, R, and BL Gartner. 2001. "The Effects of Cambial Age and Position Within the Stem on Specific Conductivity in Douglas-Fir (*Pseudotsuga Menziesii*) Sapwood." *Trees* 15 (4). Springer: 222–29.

Stan Development Team. 2018. "RStan: The R Interface to Stan." <http://mc-stan.org/>.

Steppe, Kathy, Dirk JW De Pauw, Tanya M Doody, and Robert O Teskey. 2010. "A Comparison of Sap Flux Density Using Thermal Dissipation, Heat Pulse Velocity and Heat Field Deformation Methods." *Agricultural and Forest Meteorology* 150 (7-8). Elsevier: 1046–56.

Vandegehuchte, Maurits W, and Kathy Steppe. 2012. "Interpreting the Heat Field Deformation Method: Erroneous Use of Thermal Diffusivity and Improved Correlation Between Temperature Ratio and Sap Flux Density." *Agricultural and Forest Meteorology* 162–163. Elsevier: 91–97.

Wang, Kaicun, and Robert E Dickinson. 2012. "A Review of Global Terrestrial Evapotranspiration: Observation, Modeling, Climatology, and Climatic Variability." *Reviews of Geophysics* 50 (2). Wiley Online Library.

Werden, Leland K, Bonnie G Waring, Christina M Smith-Martin, and Jennifer S Powers. 2017. "Tropical Dry Forest Trees and Lianas Differ in Leaf Economic Spectrum Traits but Have Overlapping Water-Use Strategies." *Tree Physiology* 38 (4). Oxford University Press: 517–30.

West, Geoffrey B, James H Brown, and Brian J Enquist. 1999. "A General Model for the Structure and Allometry of Plant Vascular Systems." *Nature* 400 (6745). Nature Publishing Group: 664.

Wilson, Kell B, Paul J Hanson, Patrick J Mulholland, Dennis D Baldocchi, and Stan D Wullschlegel. 2001. "A Comparison of Methods for Determining Forest Evapotranspiration and Its Components: Sap-Flow, Soil Water Budget, Eddy Covariance and Catchment Water Balance." *Agricultural and Forest Meteorology* 106 (2). Elsevier: 153–68.

Zhang, Jian-Guo, Qiu-Yue He, Wei-Yu Shi, Kyoichi Otsuki, Norikazu Yamanaka, and Sheng Du. 2015. "Radial Variations in Xylem Sap Flow and Their Effect on Whole-Tree Water Use Estimates." *Hydrological Processes* 29 (24). Wiley Online Library: 4993–5002.

Zhang, Zhenzhen, Ping Zhao, Xiuhua Zhao, Juan Zhou, Peiqiang Zhao, Xiaomin Zeng, Yanting Hu, and Lei Ouyang. 2018. "The Tree Height-Related Spatial Variances of Tree Sap Flux Density and Its Scale-up to Stand Transpiration in a Subtropical Evergreen Broadleaf Forest." *Ecohydrology* 11 (7). Wiley Online Library: e1979.

Producto 02: Tesis de maestria (El estudiante está en proceso de preparación de un artículo científico para ser enviado a “Dendrochronology”)

ERNST MORITZ ARNDT  
UNIVERSITÄT GREIFSWALD



Wissen  
lockt.  
Seit 1456

Dendrochronological analysis of different tree species from a tropical dry forest in  
Guanacaste, NW Costa Rica

**Thesis submitted in partial fulfilment of the requirements for the degree of M.Sc.  
Landscape Ecology and Nature Conservation**

Institute of Botany and Landscape Ecology University of Greifswald

March 2018

By

Jonas Schmeddes

Supervisor:

Dr. Tobias Scharnweber Dr. Ernst van der Maaten

## Dendrochronological analysis of different tree species in a tropical dry forest in Guanacaste, NW Costa Rica

J. Schmeddes<sup>a</sup>, T. Scharnweber<sup>a</sup>, E. van der Maaten<sup>a</sup>, D. Arias<sup>b</sup>, J. Valverde<sup>b</sup>, M. Castillo<sup>b</sup>, N. Zamora<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Institute of Botany and Landscape Ecology, University of Greifswald, Soldmannstraße 15, D-17489 Greifswald, Germany

<sup>b</sup> Centro de Innovación Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica

---

### Abstract

Dendrochronology, i.e. the study of annual growth rings in woody species, is assumed to be a promising method for tropical forest science. It has been proven to be suitable for studying growth dynamics or climatic-growth relationships of tropical trees. Yet, there are many doubts about the practicability of this method. The aim of this study is to demonstrate the possibility to conduct dendrochronological research in tropical dry forests in the region of Guanacaste, Costa Rica. Four tree species were selected for assessment of their dendrochronological potential. Furthermore, it was exemplarily examined whether the width of the detected growth rings correlates with local climate variables and larger scale climatic drivers like El-Niño Southern Oscillation. All selected species showed more or less distinct growth rings. However, only *Spondias mombin* exhibited regular ring structures that appeared to be suitable for further correlation analysis. Its growth rings correlate significantly with rainfall and show a clear drought signal. The analyses further revealed, that the tree ring widths of *S. mombin* reflect anomalies in the sea surface temperature of the Pacific. Due to *S. mombin*'s presumably low maximum age, it is questionable whether this species can be used for climate reconstructions. Subsequently, it is still important to continue the identification of long-living species that are suitable for dendrochronology in tropical dry forests. Finally, the study points out that Guanacaste is a promising region for further dendrochronological studies.

**Keywords:** Dendrochronology, Tropical Dry Forest, *Spondias mombin* L., Climate-growth relation, ENSO

---

## 1. Introduction

Tropical dendrochronology is one of the fastest developing fields of modern tree-ring research. It is looking back on a history of over a hundred years; though, it just evolved slowly and carried a wallflower image for a long time (Worbes 2002). Lately, the development of new techniques and a rising interest in tropical forests led to a steadily rising number of studies in tropical dendrochronology (Worbes 2002, Rozendaal and Zuidema 2011).

One of the reasons why it always lagged behind its counterpart from the temperate and boreal zones was the widespread doubt about the seasonality of tropical climates and the resulting assumption that trees would lack annual growth patterns (Whitmore 1990, Worbes 2002). Yet, contradictory to this believe, the shift of the intertropical convergence zone (ITCZ) leads to a seasonality in rainfall that influences the vegetation in most parts of the tropics (Worbes 1995).

In several studies the occurrence of visible annual tree rings has been proven, in both dry and wet tropical forests, throughout all tropical regions (c.f. Boninsegna et al 2009, Pumijumnong 2013, Gebrekirstos et al. 2014). Nevertheless, tropical dendrochronology is considered to be a challenging task. The portion of trees with more or less distinct growth rings varies between regions and climates, but it is assumed to be mostly less than the half (Brienen 2005, Worbes et al. 2017). Furthermore, the reliable identification of rings is not as easy as in temperate or boreal woody tree and shrub species. The distinctiveness of tree rings can vary strongly.

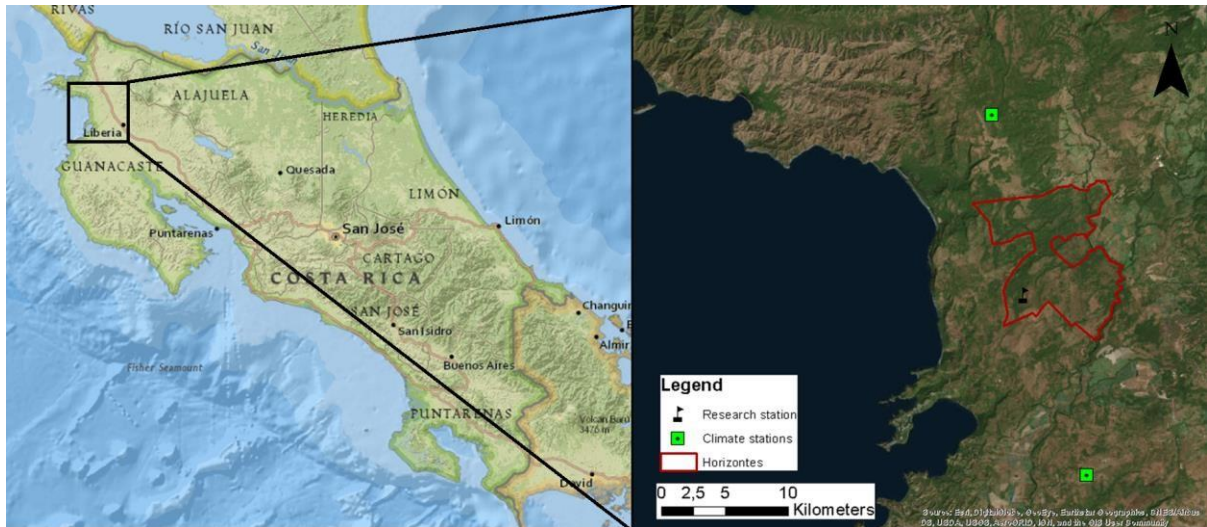
Taking this into account, Guanacaste, a region in the Northwest of Costa Rica and the location where this study took place, can be considered as one of the regions with high potential for tropical dendrochronology. Here, an almost rain-free dry period from December to May forces the majority of the tree species to throw their leaves and enter a dormant state, likely resulting in an annual growth between and within tree species,

depending on the species-specific physiology and wood anatomy, as well as on the local climate (Brienen and Zuidema 2005, Wils et al. 2010).

Studies point out that the abundance of trees with distinct rings is higher in regions with pronounced dry seasons of several month duration (Worbes 1995). As a reaction to the reduced rainfall some tropical trees shed their leaves and feature a cambial dormancy, often causing annual ring formation (Worbes and Fichtler 2010). Rhythm. The region exhibits large-scale primary and secondary tropical dry forests, mostly protected by the *Área de Conservación Guanacaste* (ACG). It is probably the most significant project in Central America to rescue and restore this critically endangered biome, declared a world heritage site in 1999 (Janzen 2000, Portillo-Quintero and Sánchez-Azofeifa 2010, Unesco 2018).

Due to extensive cooperation with national and international universities, the ACG has been a hotspot for studies about the restoration and the ecology of tropical dry forests (e.g. Kalacska et al. 2004, Griscom and Ashton 2010). Here, dendrochronological methods could contribute substantially to the understanding of forest dynamics, calculation of carbon allocation, or development of a sustainable forest management (Rozendaal and Zuidema 2011). However, so far the number of dendrochronological studies has been low (e.g. Enquist and Leffler 2001, Worbes and Raschke 2012). Therefore, this study is driven by the motivation to demonstrate the general possibilities of dendrochronological studies in Guanacaste. For this purpose, after careful screening of existing literature, four tree species (*Cochlospermum vitifolium*, *Cordia alliodora*, *Luehea speciosa* and *Spondias mombin*) were selected to exemplarily examine their dendrochronological potential.

This study has the aim to (1) describe the growth anatomy and the dendrochronological potential of the selected tree species, (2) assess how their annual growth correlates with local climate variables, and (3) evaluate the relationship between their growth and the large scale climate driver El-Niño Southern Oscillation (ENSO).



**Figure 1.** Map of the study area, showing the location of the research station and the nearest climate stations.

## 2. Materials and methods

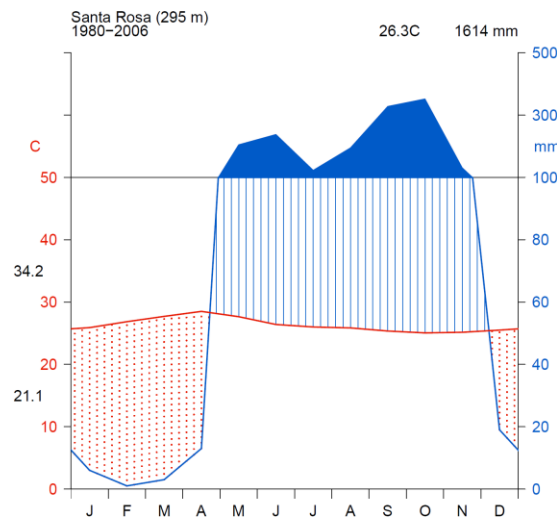
### 2.1. Study area and climate

The study was carried out in the Region of Guanacaste, North-western Costa Rica, at the research station *Estación Forestal Horizontes* (10°45'N, 85°35'W) (Fig. 1). The station is located close to the Pacific coast on a plateau with an average elevation of 155 m a.s.l. It consists of an area of more than 7.000 hectares and is covered by secondary tropical dry forest of various ages (natural succession, as well as planted). Large areas of the research station are still in a young successional stage, due to agricultural use before it was donated to the Costa Rican state in 1987 (ACG 2018a). Most of the trees have a canopy height of around 15 meters and are strictly drought deciduous during the dry season.

A strong rainfall seasonality is typical for the local climate. (Fig. 2). The dry season lasts from early December until mid-May. The rare rainfall events within this period represent only 3% of the total annual precipitation. The rest of the annual precipitation (total mean: 1681 mm, climate station Santa Rosa, 1980-2006) occurs as mostly heavy rainfalls during the wet season.

Inter annual variability of rainfall is high (SD =560 mm). In most of the years, the region also experiences a mid-summer drought, with reduced rainfall amounts in July and August (Mangaña et al. 1999). The mean monthly temperature is around 27.5 °C throughout the year, with a slight 29 °C peak at the end of the dry season in April. The regional climate is significantly influenced by the El Niño-Southern Oscillation (Waylen et al. 1998, Alfaro 2002). El Niño events result in higher temperatures and less precipitation and can evoke strong droughts. Contrarily La Niña events are linked to lower temperatures and higher rainfalls and can cause inundations.

For the future, climate change models predict for Guanacaste less annual precipitation and higher temperatures (Aguilar et al. 2005, Karmalkar et al. 2011). Droughts are expected to occur in a higher frequency and intensity (Rauscher et al. 2008).



**Figure 2.** Climate diagram of the nearby climate station Santa Rosa (1980-2006).

## 2.2. Tree species selection

The preselection of tree species was based on a wood inventory of Spittler (2001), as well as on dendrochronological pilot studies conducted in Costa Rica and other tropical regions (Roig et al. 2005, Worbes and Raschke 2012, Worbes 2013). The main criteria for



the selected species were the abundance in the study area and the probability of distinct annual rings. For comparison, it was also intended to choose trees of various families and differing functional types (cf. Borchert 1994). The screening resulted in the selection of four tree-species.

All four selected species are deciduous during the dry season, but show a differing leaf fall behaviour (cf. Borchert 1994, Daubenmire 1972). *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng. is a short lived succulent pioneer species. It sheds its leaves at the very onset of the dry season to keep a high stem water content throughout the dry season and flushes after the first rainfalls occur. *Cordia alliodora* (Ruíz&Pav.) Oken is a shade tolerant soft wood species that establishes in early successional forests. It desiccates partly in the dry season and sheds its leaves in February and March. The leaf flush occurs in the early wet season in June. *Luehea speciosa* Willd. is a shade tolerant hard wood species that desiccates strongly in the dry season. The leaf fall occurs between February and April, while the leaf flush begins in the early wet season. Due to the strong desiccation the leaf flush and the rehydration of the tree is inevitable dependent on the occurrence of rainfalls. Finally, *Spondias mombin* L. is a shade- tolerant soft wood species with a high stem water storage. The abscission of leaves is between January and February, the leaf flush occurs before the onset of the wet season in April and May.

### 2.3 Sample collection and preparation

The fieldwork of this study was carried out in March and April 2017. For each of the studied species a minimum of 20 dominant or co-dominant trees were selected. Due to the low abundance of suitable trees the sampling area had to be extended to several forest patches. Per tree, two samples were taken at breast height (around 130 cm), using a manually operated increment corer. Additionally, the diameter at breast height (DBH) and the canopy height were measured.

The cores were air-dried and glued on a wooden lath. Depending on the wood structure, the surfaces were prepared with a core-microtome (*C. vitifolium* and *S. mombin*) or successively finer sanding paper up to 1200 grit (*C. alliodora* and *L. speciosa*).

The rings were identified under a binocular using the anatomical classification scheme of Worbes (1995) and marked on the lath. The growth zones were described by density variation, marginal parenchyma, alternating pattern of fibre and parenchyma, and vessel distribution. The overall distinctiveness of the ring structures were estimated subjectively to give a guideline for further studies.

Afterwards the samples were scanned with an optical scanner (resolution 2400 dpi). The ring measurement and crossdating were carried out with the software CDendro and CooRecorder (CDendro Cybis Elektronik and Data AB 2018). Mismatching samples and cores with indistinct ring structures were sorted out. Samples with less than 20 growth rings, or for which correlation value with the mean chronology was lower than 0.3, were excluded. Two radii that belonged to the same tree were averaged to obtain a mean curve for each tree. Before building a master chronology, the tree averages were detrended with a 30-year cubic smoothing spline to remove long term, age-related growth trends (Cook and Peters 1981). The quality of the measured ring chronologies was evaluated by common statistical parameters (Gleichläufigkeit, mean sensitivity, mean interseries correlation ( $\bar{r}$ ) and expressed population signal (EPS)). The master chronology of the detrended tree series was truncated at a minimum sample depth of three trees.

Recent studies have demonstrated that X-ray images can support the ring identification in some tropical species and might lead to a higher accuracy in ring measurement (Pagotto et al. 2017). Therefore it was decided to additionally analyse two samples per species with X-ray densitometry (ITRAX Multiscanner, Cox Analytical Systems).

### 2.3. Data analysis

Climate-growth relationships of the species were assessed by a bootstrapped Pearson's product-moment correlation analysis with a 95% confidence interval. The correlation between growth and monthly climate data (precipitation and temperature) was evaluated for a 16 month window, starting in September of the previous year of ring formation and ending in December of the current year. Further, the correlation of growth and the Standardized Precipitation Evapotranspiration Index (SPEI), a measure of climatic water

balance that reflects droughts, was calculated. Complementary, a Superposed Epoch Analysis (SEA) was applied to test for significant reduction of ring width during the six driest years during the study period. The monthly climate data were provided for two nearby climate stations by the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA 2018a) and the *Área de Conservación Guanacaste* (ACG 2018b). Due to inconsistencies, the used climate dataset consists of merged records from the climate stations in Santa Rosa (10°50'N, 85°37'W, 295 m a.s.l.) and Liberia (10°35'N, 85°33'W, 85 m a.s.l.). Both stations have a comparable climate, but differ slightly in the amount of annual precipitation. Before merging, the climate data were quality checked and interpolated with a linear regression. The final dataset covered a period of 38 years (1979-2016).

Further, the relationship of tree growth and the El Niño-Southern Oscillation was evaluated. The correlation analysis was calculated with the Oceanic Niño Index, which is based on three monthly means of sea surface temperature anomalies in the Niño 3.4 region (5°N-5°S, 120°-170°W). The data were provided by the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA 2018b).

All statistical analyses were performed with the software R (R Core Team 2018) using the additional packages dplR (Bunn et al. 2018), treeclim (Zang and Biondi 2015), and SPEI (Beguería and Vicente-Serrano 2013).

### **3. Results and Discussion**

#### **3.1. Distinctiveness and anatomy of tree rings**

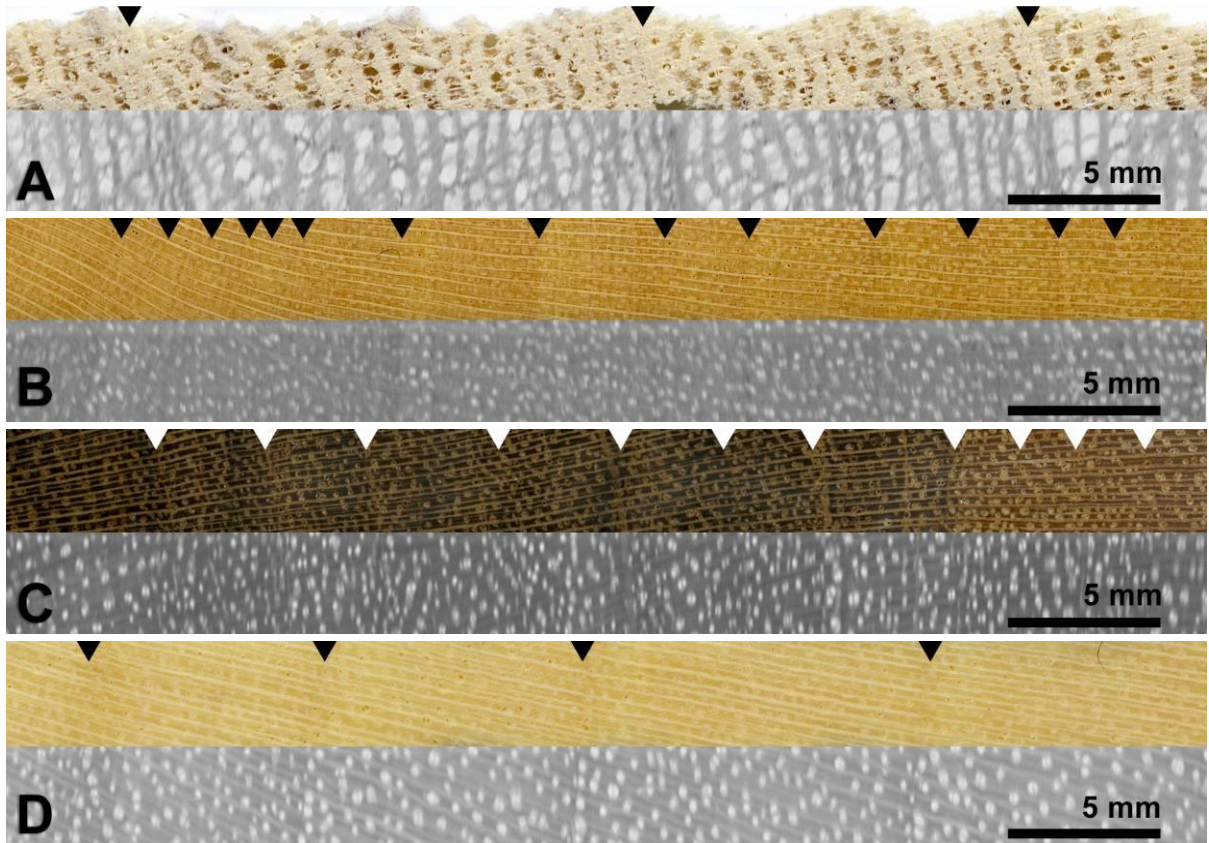
All sampled tree species showed distinguishable growth rings (Fig. 3). However, the distinctiveness of the observed tree rings varied between and within the species. Rings were identified by a combination of anatomical patterns (Table 1). The growth rings

were mostly characterized by density variations and marginal parenchyma, but also the distribution of vessels helped to identify growth ring boundaries. *Cordia alliodora*, *Luehea speciosa* and *Spondias mombin* showed distinct tree rings in most of the samples. Nonetheless, difficulties when crossdating and abrupt changes in the orientation of medullary rays led to the conclusion that *C. alliodora* and *L. speciosa* might feature

wedging rings and irregular growth structures. It is not uncommon to find wedging rings in tropical and subtropical trees (Détienne 1989, Worbes 2002, Cherubini et al. 2003). For these species it is therefore advisable to work with stem disks instead of increment cores to identify irregular ring patterns and to assure a reliable crossdating (Worbes 2002, Gärtner et al. 2015).

The growth rings of *S. mombin* were predominantly regular and easy to identify. Interestingly, this species was used as an example for indistinct growth ring boundaries in the IAWA List of Microscopic Features for Hardwood Identification (Wheeler et al. 1989). However, this does not have to be contradictory. *S. mombin* is a widespread species that occurs in both dry and wet tropical forests (Duvall 2006). Some tropical trees exhibit ring boundaries which distinctiveness is strongly dependent on the regional climate (Wils et al. 2010). Especially those trees without marginal parenchyma as ring boundaries (like *S. mombin*) are said to form less distinct rings (Worbes et al. 2017). The wood samples on which Wheeler et al. based their assessment might have been originated from wet tropical forest and therefore lack distinct growth rings.

*Cochlospermum vitifolium* had difficult tree rings whose visibility varied between the inner and the outer part of the samples. Indistinct ring boundaries might be provoked by the tree's strategy to avoid drought stress with its extremely high stem water storage (weight of stem water when saturated in comparison to dried wood weight: 412%, Borchert 1994) and early leaf abscission (Borchert 1999, Worbes and Raschke 2012). Another problem was, that many samples did not reach a sufficient number of tree rings that assure a reliable crossdating and correlation analysis. Most of the observed trees barely exceeded 20 years of age.



**Figure 3.** Wood structure and X-ray images of *Cochlospermum vitifolium* (A), *Luehea speciosa* (B), *Cordia alliodora* (C) and *Spondias mombin* (D). Ring boundaries are marked by triangles. Growth direction is from left to right.

Pioneer species *C. vitifolium* is not expected to reach high ages (Heinrich and Hurka 2004). Therefore, its suitability for dendrochronology is generally questionable.

For all species the analysis of the additional x-ray images corroborated the visually identified ring boundaries. Nevertheless, it did not lead to a noteworthy improvement in recognizing the growth rings of the studied species (Fig. 3).

### 3.2. Chronology statistics

Due to the wedging rings of *C. alliodora* and *L. speciosa*, and the difficult ring structure and young age of the sampled *C. vitifolium* trees, it was decided to select only *S. mombin* for further analysis.

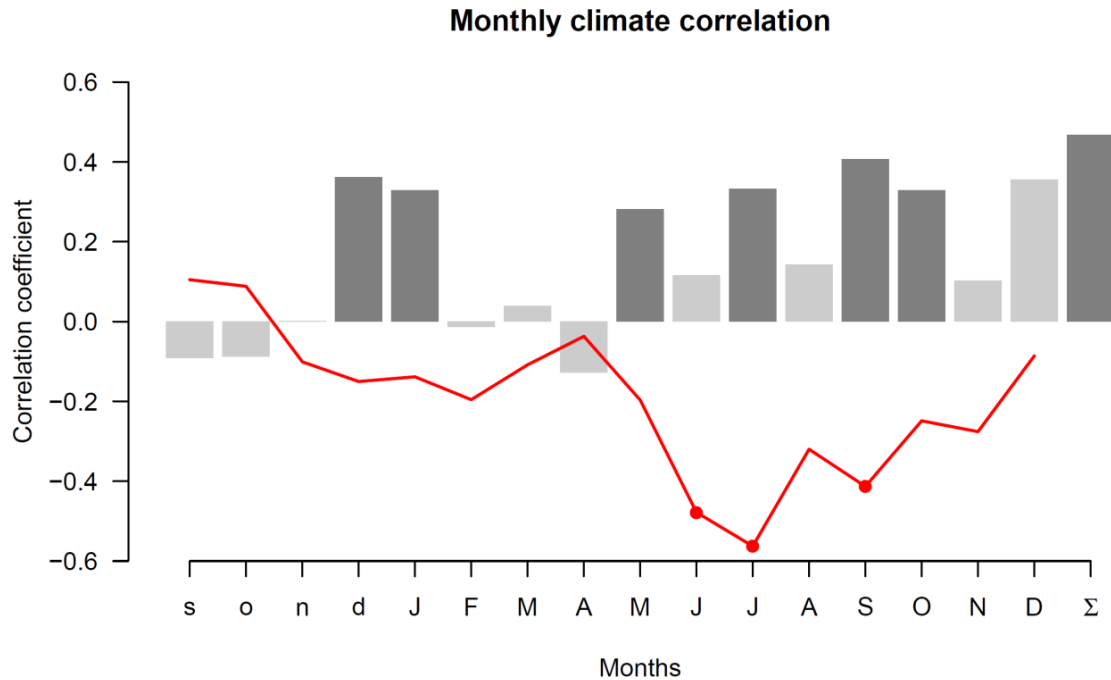
The detrended and truncated chronologies of *S. mombin* covered a period of 36 years (1981-2016). The average ring width of the species was  $5.75 \pm 2.58$  mm. The calculated Gleichläufigkeit, mean sensitivity and Rbar reflect a statistical quality that corresponds

with values of regular dendrochronological studies (Tab.2). Further, the expressed population signal (EPS) exceeds the often discussed minimum threshold of 0.85 and reveals a sufficient common environmental signal can be considered as a hint that tree growth might follow an annual pattern (Stahle 1999). Nonetheless, it is not a sufficient proof of annual growth rhythms. Therefore, it would be necessary to imply an independent method, i.e. to date tree rings by their content of stable isotopes (Stahle 1999).

### 3.3. Correlation between tree ring growth and local climate

The Pearson's correlation analysis showed throughout the wet season a clear connection between growth of *S. mombin* and the local climate (Fig. 4). Most dendrochronologically studied species from tropical dry forests have in common, that their ring width correlates positively with precipitation (Devall et al. 1995, Leffler and Enquist 2001, Pucha- Cofrep et al. 2015). Yet, it seems that dry tropical tree species show individual sensitivities and growth responses to rainfall, possibly induced by differing

The statistical results reflect a robust crossdating and suggest that growth follows a common signal.



**Figure 4.** Correlation between ring growth of *S. mombin* and monthly climate data. Capital letters are months of the current year (Jan-Dec), small letters are months of the previous year of ring formation (Sep-Dec). The red line represents the correlation with temperature while bars indicate correlation with precipitation. Dark grey colour (precipitation) and red dots (temperature) mark significant correlations ( $p < 0.05$ ). The sum sign at the right end of the x-axis reflects the correlation between ring width and total precipitation of the current year.

leaf fall behaviour, stem water storage and root profiles (Borchert 1994, Enquist and Leffler 2001, Mendivelso et al. 2013).

The growth of *S. mombin* revealed a positive correlation with precipitation in the transitional months between the seasons (May and December) possibly indicating, that the length of the wet season positively influences the duration of growth and thus, the total annual growth. A similar finding has already been made in one of the first tropical dendrochronological studies with *Tectona grandis* (Berlage 1931).

Further, significant positive correlations with precipitation in September and October (peak of the raining season) and July (time of the often occurring mid-summer drought) indicate a general high sensitivity to water availability. The possible dependency on rainfall is also verified by a significant positive correlation with the annual precipitation sum ( $r = 0.479$ ,  $p < 0.01$ ).

Interestingly, the growth of *S. mombin* also correlates positively with precipitation at the beginning of the previous dry season. A similar observation has been reported from other species, such as *Cedrela odorata* (Dünisch et al. 2003). It is plausible that *S. mombin*, as a lightwood species with a high stem water storage and a conservative

strategy to cope with the dry season, uses its resources at the end of the previous growing season rather for storage than for immediate growth (Borchert 1994, Iwasa and Cohen 1989).

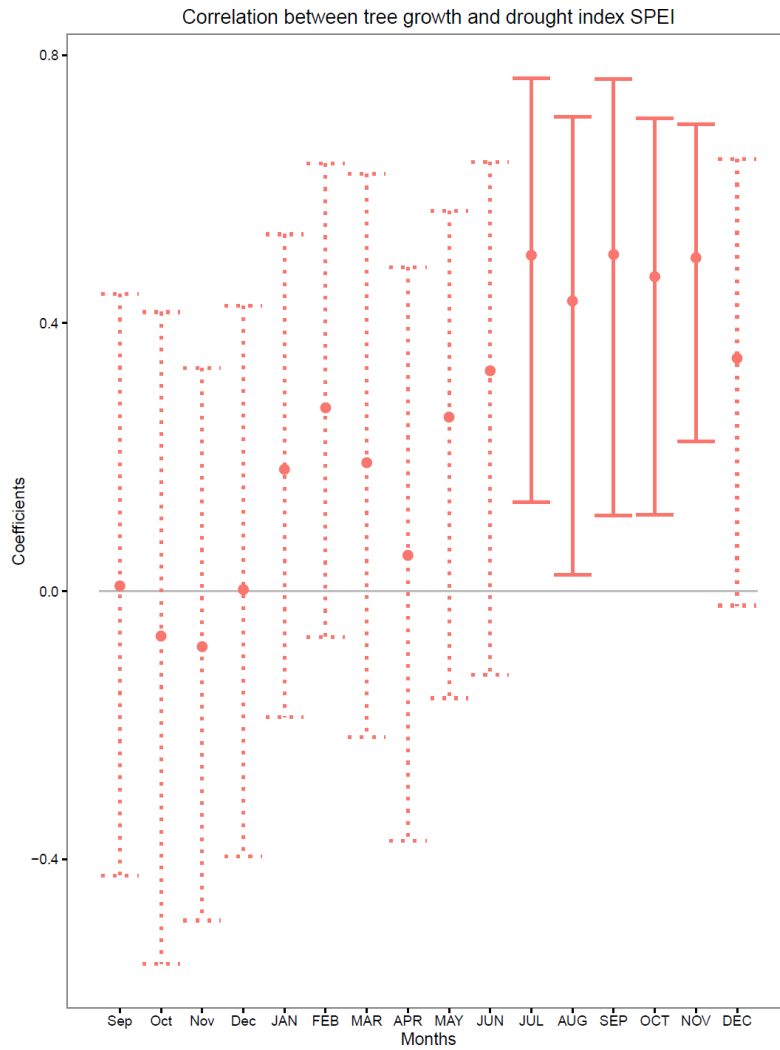
Moreover, the growth of *S. mombin* correlates negatively with air temperature. Due to constantly high temperature conditions in the study area, a direct influence on tree growth is questionable. However, as a main driver of evaporation, the temperature is affecting the water availability and water consumption of the trees. Yet, it also seems possible that the negative correlation appears to some extent due to an intercorrelation with other growth affecting variables.

The dependency on precipitation in combination with a negative correlation with temperature suggests that water scarcity and drought are probably one of the main limitations for growth of *S. mombin*. This is also confirmed by a correlation analysis based on the drought index SPEI as shown in Fig. 5.

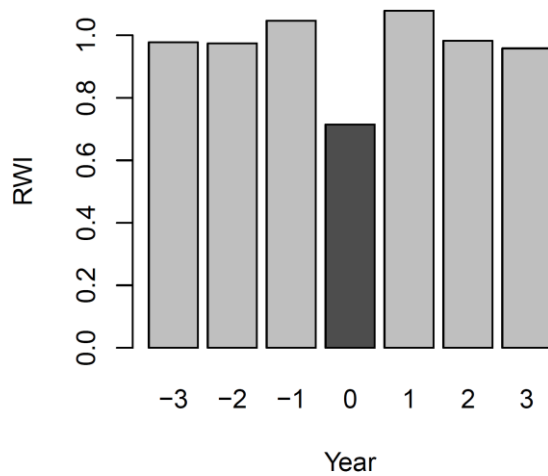
The SPEI values were calculated over a time scale of three months and thus, reflect short-term drought events. Throughout the wet season the tree ring chronology shows a significantly positive correlation ( $P < 0.01$ ) with the 3 months SPEI index. The above is in accordance with a NVDI based study that concluded that 78% of the tropical and subtropical forests are characterized by a significant correlation with SPEI (Vicente-Serrano et al. 2013).

A superposed epoch analysis, which compared the ring widths of the six driest years with their three previous and posterior tree rings, documented that *S.*





**Figure 5.** Correlation between ring growth and monthly SPEI values (calculated over three month time scale). Capital letters are months of the current year (Jan-Dec), small letters are months of the previous year (Sep-Dec). High SPEI values indicate a high water availability, while low values reflect water scarcity. The lines reflect the confidence interval. Continuous lines indicate significance ( $p < 0.01$ ).



*mombin*'s ring growth is significantly reduced during dry years (Fig. 6).

In summary, the tree ring correlations with precipitation and SPEI, as well as the superposed epoch analysis, show consistent results that reflect a noticeable drought sensitivity.

### 3.4. Correlation between tree ring growth and ENSO

The El Niño-Southern Oscillation (ENSO) phenomenon describes an anomaly of the sea surface temperature in the Pacific Ocean. It is a main driver of interannual climate variability in Latin America and is also said to influence the climate worldwide (Ropelewski and Halpert 1987, Andreoli and Kayano 2005, Karmalkar et al. 2011). Abnormal high sea surface temperatures (so called El Niño events) correlate with higher temperatures and less rainfall at the Pacific coast of Costa Rica; contrariwise, abnormal low sea surface temperatures (so called La Niña events) are correlated to lower temperatures and more rainfall. Subsequently, it can also affect the growth of trees and is often connected to narrower or wider tree ring widths. Therefore it is theoretically possible to reconstruct ENSO events by analysing long term tree ring chronologies.

Correlations between tree growth and ENSO have been recorded in Southern America in the Central Andes (Christie et al. 2009, etc.), Peru (Rodríguez et al. 2005), Colombia (Ramírez and del Valle 2012) and the Amazonian Floodplain (Schöngart et al. 2004). In Northern America a high number of ENSO related tree ring studies were carried out in the South of the USA and Mexico (cf. Stahle et al. 1998). However, in Central America studies that analyse the relationship between ENSO and tree ring growth are extremely scarce (Enquist and Leffler 2001, Brienen et al. 2010, Anchukaitis et al. 2012).

The majority of the studies in Northern and Southern America is, due to the specific periodicity of the local climate, predominantly based on

December and January correlations (cf. Stahle et al. 1998, Christie et al. 2009). Subsequently, those studies are also limited in matters of reconstructions, since they only reflect ENSO for the respective months. Here, a chronology of *S. mombin* could possibly

help to fill a gap (Fig. 7). The masterchronology showed especially for June and July significantly negative correlations with the Oceanic Niño Index ( $r = -0.447 / -0.436$ ,  $p < 0.01$ ).

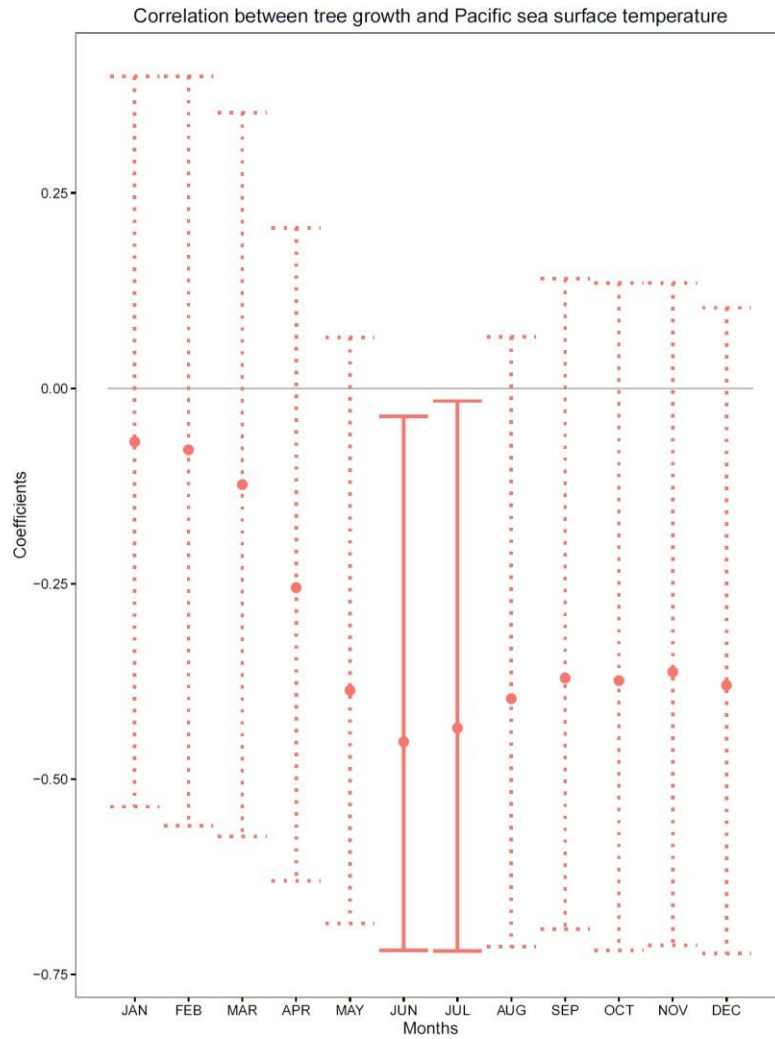
Yet, it has to be clarified whether *S. mombin* reaches ages that can serve for ENSO reconstructions. *S. mombin* is a shade tolerant species that establishes in early successional stages (Spittler 2001). In contrast to *C. vitifolium*, it does not die off early and survives even under increasing competition from late- successional species. However, comparable to other species with a similar ecological niche, it can be assumed that it does not reach high ages.

#### 4. Conclusion

The study demonstrated that it is possible to apply dendrochronological methods on trees in tropical dry forests in Guanacaste, Costa Rica

All four observed species showed more or less distinct growth rings. One species, *Spondias mombin*, showed predominantly regular and distinct growth rings that proved to be suitable for dendrochronological analysis. A correlation analysis with local climate data revealed that the growth of *S. mombin* is closely linked to water availability and affected by drought. Further correlations with the Oceanic Niño Index indicated that the local climate, and subsequently the tree growth, are influenced by anomalies of the Pacific sea surface temperatures. Though, due to the presumably limited maximum age of *S. mombin*, it is questionable whether this species is suitable for reconstructions of such climatic drivers.

The study contributes to build a foundation for further dendrochronological studies in this region. Projects about forest dynamics, forest restoration or sustainable forestry are imaginable and much- needed. Yet, it is also necessary to identify further dendrochronological usable species. In particular, long-living tree species could be of high value for future investigations.



**Figure 7.** Correlation between ring growth and monthly ENSO values (based on three month means). The lines reflect the confidence interval. Continuous lines indicate significance ( $p < 0.01$ ).

## Acknowledgements

The fieldwork of this thesis was supported by the PROMOS-scholarship of the University Greifswald.

I want to thank the *Ministry of Environment, Energy and Telecommunication* of Costa Rica (MINAET) and the *Área de Conservación Guanacaste* (ACG) for the possibility to do my master's thesis in the fascinating Costa Rican nature. Here, I also want to thank Dagoberto Arias Aguilar, Marvin Castillo, Nelson Zamora and Juan Carlos Valverde Otárola for the opportunity to stay at the *Instituto Tecnológico de Costa Rica* (TEC) and the immense support for the preparation of my research. I further want to mention the staff of the research station Horizontes for their essential assistance during the exhausting fieldwork.

I have to express my sincere gratitude to my supervisor Tobias Scharnweber. He gave me the guidance and orientation that was needed to shape my master's thesis and to overcome various obstacles.

I am also very grateful for the team of the Institute of Botany and Landscape Ecology. I appreciated, that they were always willing to give their time whenever I had questions and was looking for advice. I have to acknowledge Roberto Cruz García and Ernst van der Maaten for guiding me through R and giving valuable advice to overcome statistical problems.

At last, I want to thank my family for always supporting me to go my very own way. Most of all, I have to thank Laura Barillas Mora, who always encouraged me throughout all phases of this thesis.

## References

- ACG (2018a): Historia del Área de Conservación Guanacaste. Área de Conservación Guanacaste, Liberia. URL: <https://www.acguanacaste.ac.cr/acg/historia> [05.03.2018].
- ACG (2018b): Historia del Área de Conservación Guanacaste. Área de Conservación Guanacaste, Liberia. URL: <https://www.acguanacaste.ac.cr/investigacion/datos-meteorologicos> [05.03.2018].
- Aguilar E., Peterson T.C., Ramírez Obando P., Frutos R., Retana J.A., Solera M., Soley J., Gonzalez Garcia I., Araujo R.M., Rosa Santos  
A. (2005): Changes in precipitation and temperature extremes in Central America and northern South America, 1961–2003. In: *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 110, D23107.
- Alfaro, E.J. (2002): Some characteristics of the precipitation annual cycle in Central America and their relationships with its surrounding tropical oceans. In: *Tópicos Meteorológicos y Oceanográficos* 7, S. 88–103.
- Anchukaitis, K.J., Taylor, M.J., Martin-Fernandez, J., Pons, D., Dell, M., Chopp, C., Castellanos, E.J. (2012): Annual chronology and climate response in *Abies guatemalensis* Rehder (Pinaceae) in Central America. In: *The Holocene* 23, S. 270–277.
- Andreoli, R.V., Kayano, M.T. (2005): ENSO-related rainfall anomalies in South America and associated circulation features during warm and cold Pacific decadal oscillation regimes. In: *International Journal of Climatology* 25, S. 2017–2030.
- Beguéría, S., Vicente-Serrano, S.M. (2013): Package ‘SPEI’: Calculation of the Standardised Precipitation-Evapotranspiration Index. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/SPEI/index.html> [05.03.2018].
- Berlage, H.P. (1931): Over het verband tusschen de dikte der jaarringen van djatiboomen (*Tectona grandis* L. F.) en den regenval op Java. In: *Tectona* 24, S. 939–953.
- Boninsegna, J.A., Argollo, J., Aravena, J.C., Barichivich, J., Christie, D., Ferrero, M.E., Lara, A., Le Quesne, C., Luckman, B.H.,  
Masiokas, M., Morales, M., Oliveira, J.M., Roig, F., Srur, A., Villalba, R. (2009): Dendroclimatological reconstructions in South America. A review. In: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281, S. 210–228.
- Borchert, R. (1994): Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. In: *Ecology* 75, S. 1437–1449.

- Borchert, R. (1999): Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. In: IAWA Journal 20, S. 239–247.
- Brienen, R.J.W. (2005): Tree rings in the tropics: a study on growth and ages of Bolivian rain forest trees (Ph.D thesis). Universiteit Utrecht. PROMAB scientific series 10.
- Brienen, R.J.W., Lebrija-Trejos, E., Zuidema, P.A., Martínez-Ramos, M. (2010): Climate-growth analysis for a Mexican dry forest tree shows strong impact of sea surface temperatures and predicts future growth declines. In: Global Change Biology 16, S. 2001–2012.
- Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A. (2005): Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests. A test for six species using tree ring analysis. In: Oecologia 146, S. 1–12.
- Bunn, A., Korpela, K., Biondi, F., Campelo, F., Mérian, P., Qeadan, F., Zang, C., Pucha-Cofrep D., Wernicke, J. (2018): dplR: Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.6.7. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=dplR> [05.03.2018].
- Buras, A. (2017): A comment on the expressed population signal. In: Dendrochronologia 44, S. 130–132.
- CDendro Cybis Elektronik and Data AB (2018): CDendro and Coorecorder. Available at: <http://www.cybis.se/forfun/dendro/index.htm> [05.03.2018].
- Cherubini, P., Gartner, B.L., Tognetti, R., Bräker, O.U., Schoch, W., Innes, J.L. (2003): Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. In: Biological Reviews 78, S. 119–148.
- Christie, D.A., Lara, A., Barichivich, J., Villalba, R., Morales, M.S., Cuq, E. (2009): El Niño-Southern Oscillation signal in the world's highest-elevation tree-ring chronologies from the Altiplano Central Andes. In: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 281, S. 309–319.
- Cook, E. R., Peters, K. (1981): The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. In: Tree-ring bulletin 41, S. 45–53.
- Daubenmire, R. (1972): Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in North-Western Costa Rica. In: The Journal of Ecology 60, S. 147–170.
- Détienne, P. (1989): Appearance and periodicity of growth rings in some tropical woods. In: IAWA Journal 10, S. 123–132.
- Devall, M.S., Wright, S.J., Parresol, B.R. (1995): Dendroecological analysis of *Cordia alliodora*, *Pseudobombax septenatum* and *Annona spraguei* in Central Panama. In: IAWA Journal 16, S. 411–424.

- Dünisch, O., Montóia, V.R., Bauch, J. (2003): Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. In: *Trees* 17, S. 244–250.
- Duvall, C.S. (2006): On the origin of the tree *Spondias mombin* in Africa. In: *Journal of Historical Geography* 32, S. 249–266.
- Enquist, B.J., Leffler, A.J. (2001): Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees. Individualistic responses to climatic variation. In: *Journal of Tropical Ecology* 17, S. 41–60.
- Gärtner, H., Cherubini, P., Fonti, P., Arx, G.v., Schneider, L., Nievergelt, D., Verstege, A., Bast, A., Schweingruber, F.H., Büntgen, U. (2015): A technical perspective in modern tree-ring research – how to overcome dendroecological and wood anatomical challenges. In: *Journal of visualized experiments: JoVE* 97, S. 1–10.
- Gebrekirostos, A., Bräuning, A., Sass-Klassen, U., Mbow, C. (2014): Opportunities and applications of dendrochronology in Africa. In: *Current Opinion in Environmental Sustainability* 6, S. 48–53.
- Griscom, H.P., Ashton, M.S. (2011): Restoration of dry tropical forests in Central America. A review of pattern and process. In: *Forest Ecology and Management* 261, S. 1564–1579.
- Heinrich, A., Hurka, H. (2004): Species richness and composition during sylvigenesis in a tropical dry forest in northwestern Costa Rica. In: *Tropical Ecology* 45, S. 43-57.
- Iwasa, Y., Cohen, D. (1989): Optimal Growth Schedule of a Perennial Plant. In: *The American Naturalist* 133 S. 480–505.
- Janzen, D.H. (2000): Costa Rica's Area de Conservación Guanacaste. A long march to survival through non-damaging biodevelopment. In: *Biodiversity* 1, S. 7–20.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado, J.C., Quesada, M., Rivard, B., Janzen, D.H. (2004): Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. In: *Forest Ecology and Management* 200, S. 227–247.
- Karmalkar, A.V., Bradley, R.S., Diaz, H.F. (2011): Climate change in Central America and Mexico. Regional climate model validation and climate change projections. In: *Climate Dynamics* 37, S. 605–629.
- Magaña, V., Amador, J. A., Medina, S. (1999): The midsummer drought over Mexico and Central America. In: *Journal of Climate*, 12, S. 1577-1588.
- Mendivelso, H.A., Camarero, J.J., Royo Obregón, O., Gutiérrez, E., Toledo, M. (2013): Differential growth responses to water balance of coexisting deciduous tree species are linked to wood density in a Bolivian tropical dry forest. In: *PloS ONE* 8, e73855.



- NOAA (2018a): Daily Summaries Station Details. National Oceanic and Atmospheric Administration of the United States. Physical Sciences Division, Boulder Colorado. URL: <https://www.ncdc.noaa.gov/cdo-web/datasets/GHCND/stations/GHCND:CS000078774/detail> [05.03.2018].
- NOAA (2018b): Cold & Warm Episodes by Season. National Oceanic and Atmospheric Administration of the United States. Physical Sciences Division, Boulder Colorado. URL: [http://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis\\_monitoring/ensostuff/ONI\\_v5.php](http://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php) [05.03.2018].
- Pagotto, M.A., DeSoto, L., Carvalho, A., Nabais, C., Tomazello Filho, M., Ribeiro, A., Lisi, C.S. (2017): Evaluation of X-ray densitometry to identify tree-ring boundaries of two deciduous species from semi-arid forests in Brazil. In: *Dendrochronologia* 42, S. 94–103.
- Portillo-Quintero, C. A., Sánchez-Azofeifa, G.A. (2010): Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. In: *Biological Conservation* 143, S. 144–155.
- Pucha-Cofrep, D., Peters, T., Bräuning, A. (2015): Wet season precipitation during the past century reconstructed from tree-rings of a tropical dry forest in Southern Ecuador. In: *Global and Planetary Change* 133, S. 65–78.
- Pumijumnong, N. (2013): Dendrochronology in Southeast Asia. In: *Trees* 27, S. 343–358.
- R Core Team (2018): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. URL: <http://www.R-project.org/> [05.03.2018].
- Ramírez, J.A., del Valle, J.I. (2012): Local and global climate signals from tree rings of *Parkinsonia praecox* in La Guajira, Colombia. In: *International Journal of Climatology* 32, S. 1077–1088.
- Rauscher, S.A., Giorgi, F., Diffenbaugh, N.S., Seth, A. (2008): Extension and intensification of the Meso-American mid-summer drought in the twenty-first century. In: *Climate Dynamics* 31, S. 551–571,
- Rodríguez, R., Mabres, A., Luckman, B., Evans, M., Masiokas, M., Ektvedt, T.M. (2005): “El Niño” events recorded in dry-forest species of the lowlands of northwest Peru. In: *Dendrochronologia* 22, S. 181–186.
- Roig, F.A., Jimenez Osornio, J.J., Villanueva Diaz, J., Luckman, B., Tiessen, H., Medina, A., Noellemeyer, E.J. (2005): Anatomy of growth rings at the Yucatán Peninsula. In: *Dendrochronologia* 22, S. 187–193.
- Ropelewski, C.F., Halpert, M.S. (1987): Global and Regional Scale Precipitation Patterns Associated with the El Niño/Southern Oscillation. In: *Monthly Weather Review* 115, S. 1606–1626.

- Rozendaal, D.M.A., Zuidema, P.A. (2011): Dendroecology in the tropics. A review. In: *Trees* 25, S. 3–16.
- Schongart, J., Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Ayres, J.M., Huttermann, A., Worbes, M. (2004): Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño-Southern Oscillation effect. In: *Global Change Biology* 10, S. 683–692.
- Spittler, P. (2001): Entwicklung und wirtschaftliches Potential der sekundären regengrünen Trockenwälder in Costa Rica (Doctoral dissertation). Universität Göttingen. Göttinger Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen 144.
- Stahle, D.W. (1999): Useful Strategies for the Development of Tropical Tree-Ring Chronologies. In: *IAWA Journal* 20, S. 249–253.
- Stahle, D.W., D'Arrigo, R.D., Krusic, P.J., Cleaveland, M.K., Cook, E.R., Allan, R.J., Cole, J.E., Dunbar, R.B., Therrell, M.D., Gay, D.A., Moore, M.D., Stokes, M.A., Burns, B.T., Villanueva-Diaz, J., Thompson, L.G. (1998): Experimental dendroclimatic reconstruction of the Southern Oscillation. In: *Bulletin of the American Meteorological Society* 79, S. 2137–2152.
- Unesco (2018): Area des Conservación Guanacaste. URL: <http://whc.unesco.org/en/list/928> [05.03.2018].
- Vicente-Serrano, S.M., Gouveia, C., Camarero, J.J., Beguería, S., Trigo, R., López-Moreno, J.I., Azorín-Molina, C., Pasho, E., Lorenzo-Lacruz, J., Revuelto, J., Morán-Tejeda, E., Sanchez-Lorenzo, A. (2013): Response of vegetation to drought time-scales across global land biomes. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110, S. 52–57.
- Waylen, P.R., Caviedes, C.N., Quesada, M.E. (1996): Interannual Variability of Monthly Precipitation in Costa Rica. In: *Journal of Climate* 9, S. 2606–2613.
- Wheeler, E.A., Baas, P., Gasson, P.E. (1989): IAWA list of microscopic features for hardwood identification. In: *IAWA Bulletin n.s.* 10, S. 219–332.
- Whitmore, T.C. (1990): *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Oxford University Press, Oxford.
- Wigley, T.M.L., Briffa, K.R., Jones, P.D. (1984): On the Average Value of Correlated Time Series, with Applications in Dendroclimatology and Hydrometeorology. In: *Journal of Climate and Applied Meteorology* 23, S. 201–213.
- Wils, T.H.G., Sass-Klaassen, U.G.W., Eshetu, Z., Bräuning, A., Gebrekirstos, A., Couralet, C., Robertson, I., Touchan, R., Koprowski, M., Conway, D., Briffa, K.R., Beeckman, H. (2011): Dendrochronology in the dry tropics. The Ethiopian case. In: *Trees* 25, S. 345–354.

- Worbes, M. (1995): How to Measure Growth Dynamics in Tropical Trees a Review. In: IAWA Journal 16, S. 337–351.
- Worbes, M. (2002): One hundred years of tree-ring research in the tropics – a brief history and an outlook to future challenges. In: Dendrochronologia 20, S. 217–231.
- Worbes, M.; Blanchart, S.; Fichtler, E. (2013): Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica – a multifactorial study. In: Tree physiology 33, S. 527–536.
- Worbes, M., Fichtler, E. (2011): Wood anatomy and tree-ring structure and their importance for tropical dendrochronology. In: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin, P. (Eds.): Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management. Ecological Studies 210. Springer, Dordrecht, S. 329–346.
- Worbes, M., Herawati, H., Martius, C. (2017): Tree Growth Rings in Tropical Peat Swamp Forests of Kalimantan, Indonesia. In: Forests 8, S. 336.
- Worbes, M., Raschke, N. (2012): Carbon allocation in a Costa Rican dry forest derived from tree ring analysis. In: Dendrochronologia 30, S. 231–238.
- Zang, C., Biondi, F. (2015): treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. In: Ecography 38, S. 431-436.

## **Selbstständigkeitserklärung**

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Masterarbeit selbstständig verfasst habe. Es wurden keine anderen als die in der Arbeit angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt. Die wörtlichen oder sinngemäß übernommenen Zitate aus anderen Arbeiten wurden unter Angabe der entsprechenden Referenz als solche gekennzeichnet.

Greifswald, den 14. März 2018

---

Jonas Schmeddes

### Producto 3: Datos complementarios fisiológicos (se está preparando la información para redacción de dos publicaciones científicas).

#### Caracterización de las especies seleccionadas

Seleccionamos los cinco sitios de estudio a lo largo de la costa del Pacífico en Costa Rica que abarcan desde Guanacaste en el norte (estacionalmente seco) hasta la península de Osa en el sur según lo propuesto. El clima del sitio más al norte cerca de la Estación Experimental Forestal Horizontes (EEFH) se caracterizó por una estación seca pronunciada de 5-6 meses de duración y una precipitación media anual (MAP) de 1,500 a 2,000 mm; La vegetación está constituida por bosques tropicales secos dominados por árboles de hoja caducifolia. El siguiente sitio a lo largo del gradiente, Miramar, también se caracteriza por ser un bosque tropical seco, aunque el período seco es más corto y el MAP un poco más alto. El clima del tercer sitio, Cangreja, es considerablemente más húmedo con un MAP de 3.500 mm y un período seco pronunciado de tres meses; La vegetación está formada por bosques tropicales húmedos. El cuarto y quinto sitio, Mogos y San Juan, reciben un MAP de aproximadamente 5,500 mm, lo que resulta en un balance positivo de agua durante todo el año; la vegetación también está formada por bosques tropicales húmedos. Si bien Cangreja se clasifica como bosque primario, tanto Mogos como San Juan son bosques primarios degradados, y EEFH y Miranmar son bosques secundarios mayores de 30 años. Desafortunadamente, el diseño de este estudio fue inevitable porque tuvimos que trabajar en sitios de la red de parcelas permanentes de TEC, donde se identificaron todas las especies y se dispone de datos estructurales de todos los individuos. Sin embargo, debido a que se enfocó en los gradientes entre las especies en la densidad de la madera y la altura del árbol en la selección del sitio de madurez no afectó los objetivos. Las especies presentes en cada sitio fueron pre estratificadas por su abundancia y se seleccionaron las 30 especies más comunes en cada sitio. Posteriormente, estos se clasificaron según su diámetro promedio a la altura de la pechuga (DBH) como un indicador de la altura de los árboles y los datos de densidad de la madera extraídos de la Base de datos de densidad de madera global (Zanne et al. 2009, Chave et al. 2009) y las ocho mejores especies muestra seleccionada. Para restringir el muestreo a árboles maduros, solo se seleccionó los árboles con una altura superior al percentil 50 de la distribución de altura de la especie en cada sitio. Con este procedimiento, logramos cubrir

pendientes pronunciadas en la densidad de la madera y la altura del árbol en la madurez de cada sitio (Figura 1).

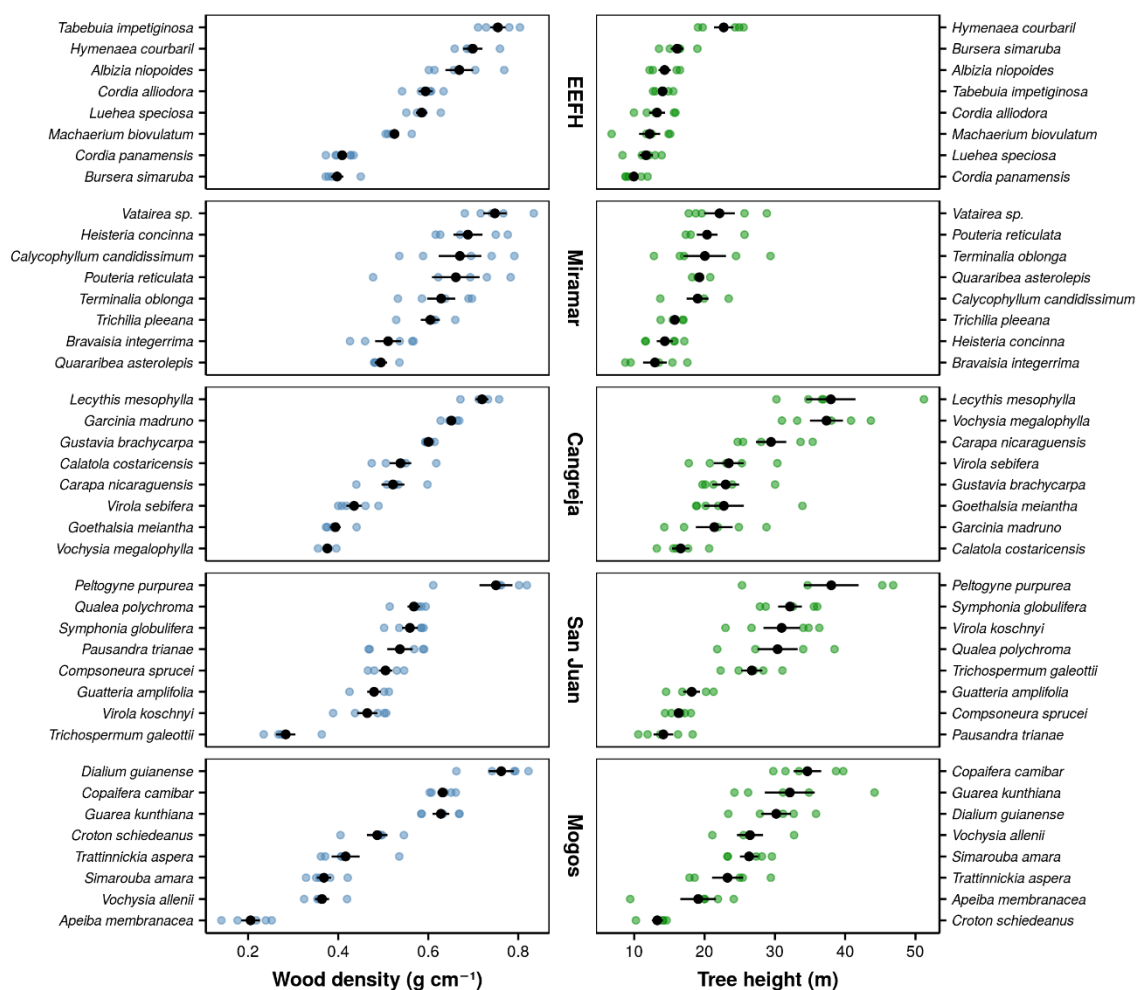


Figura 1: Descripción general de la muestra de ocho especies seleccionadas con cada cinco repeticiones en cada sitio de estudio que abarca desde estacionalmente seco (EEFH y Miramar) hasta perhumid (San Juan y Mogos).

Con esta selección de especies, se logró cubrir pendientes pronunciadas tanto en la densidad de la madera como en la altura del árbol en la madurez en cada sitio de estudio. Se consideró el orden de las diferentes especies para la densidad de la madera y la altura del árbol; ambos parámetros no están relacionados entre sí (valor de  $p = \text{n.s.}$ ,  $r = 0.06$ ). Los sitios se clasificaron de acuerdo con su exposición a la sequía de estacionalmente seco (superior) a super húmeda (inferior).

### Relación entre eficiencia hidráulica y productividad a lo largo del gradiente

Con el fin de analizar la relación entre las características hidráulicas del xilema y la productividad, la tasa de crecimiento del tallo se controló continuamente durante dos años. Mientras que los rasgos anatómicos e hidráulicos derivados de la madera del fuste para lo cual se recolectaron muestras de madera de los cinco sitios, mientras para ramas se enfocó en solo dos sitios húmedos en San Juan y Mogos. De acuerdo con la primera hipótesis de esta sección, tal como se formuló en la propuesta original, el incremento de biomasa en superficie (incremento de AGB) se relacionó significativamente con la conductividad potencial ( $K_p$ ) derivada de los análisis anatómicos de la madera tanto de madera de fuste como de rama (Figura 2). Además, se planteó la hipótesis de que la altura del árbol aumenta positivamente con el diámetro del vaso, la eficiencia hidráulica y el uso diario del agua en todo el gradiente. Aunque el incremento de AGB se relacionó positivamente con la altura del árbol en cada sitio a través del gradiente, solo existió una relación positiva entre la altura del árbol y el diámetro del vaso en los tres sitios caracterizados como bosques tropicales húmedos. Sin embargo, la conductividad potencial de la madera del fuste se relacionó positivamente con la altura del árbol a lo largo del gradiente, excepto en el caso de Miramar, según la hipótesis (Figura 4). De acuerdo con estos hallazgos basados en las propiedades hidráulicas estructurales y derivadas del xilema, el uso diario de agua medido empíricamente se relacionó positivamente con la altura del árbol y el incremento de AGB en el sitio en Guanacaste (EEFH), pero no con la densidad de la madera (Figura 3).

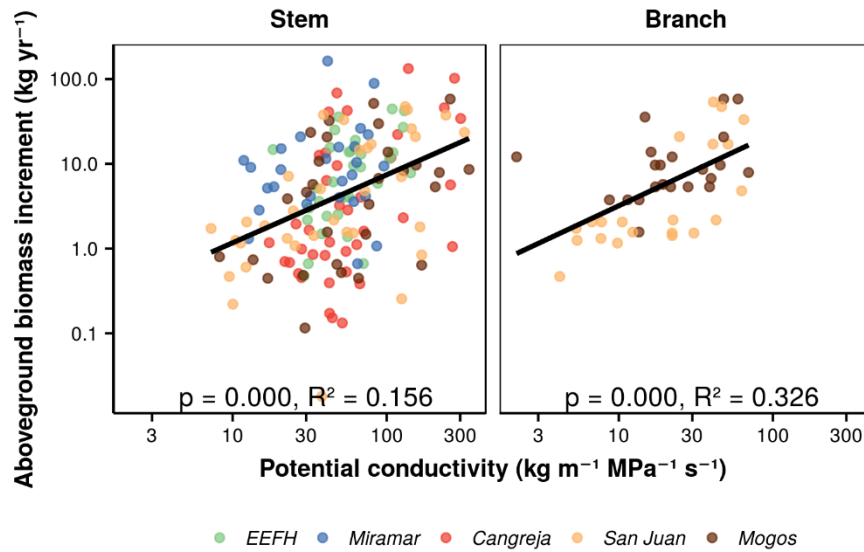


Figura 2: Incremento de la biomasa aérea en relación con la conductividad potencial derivada de los análisis anatómicos de la madera para la madera del fuste (izquierda) y la madera de la rama (derecha). Tenga en cuenta que las muestras de madera de rama solo se recolectaron de diez especies en los dos sitios super húmedos debido a restricciones metodológicas y logísticas.



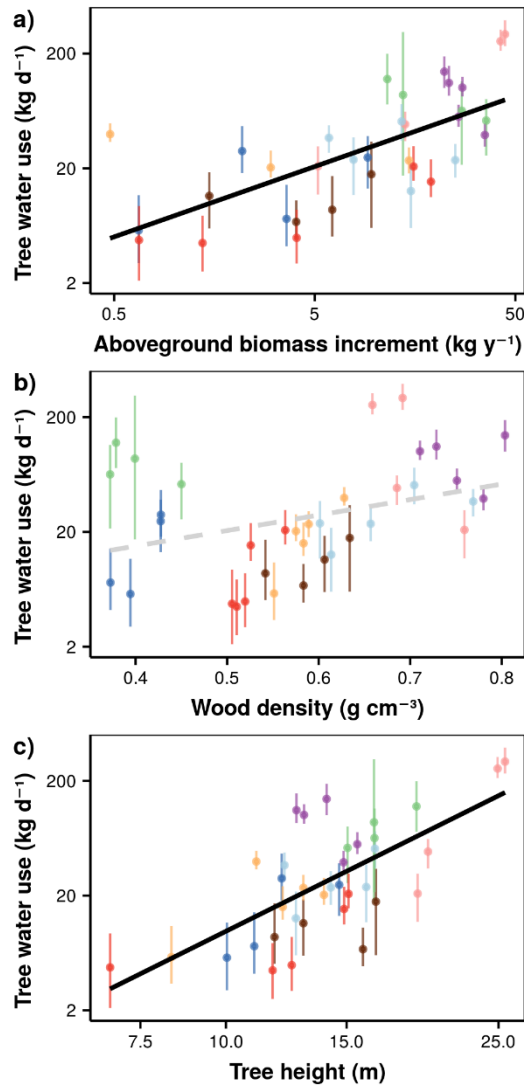


Figura 3: Uso diario estimado del agua del árbol a partir de las predicciones de un modelo jerárquico bayesiano no lineal del flujo de savia por sección radial (con un 95% de intervalos creíbles basados en la propagación de errores de las predicciones del modelo) en relación con el incremento de la biomasa aérea (a), densidad de madera (b) y altura del árbol (c). Los perfiles de flujo de savia radial se obtuvieron con el sistema de deformación de campo de calor para 40 individuos de árboles de ocho especies de árboles de un bosque seco tropical que representa un gradiente en la densidad de la madera y la altura de los árboles.

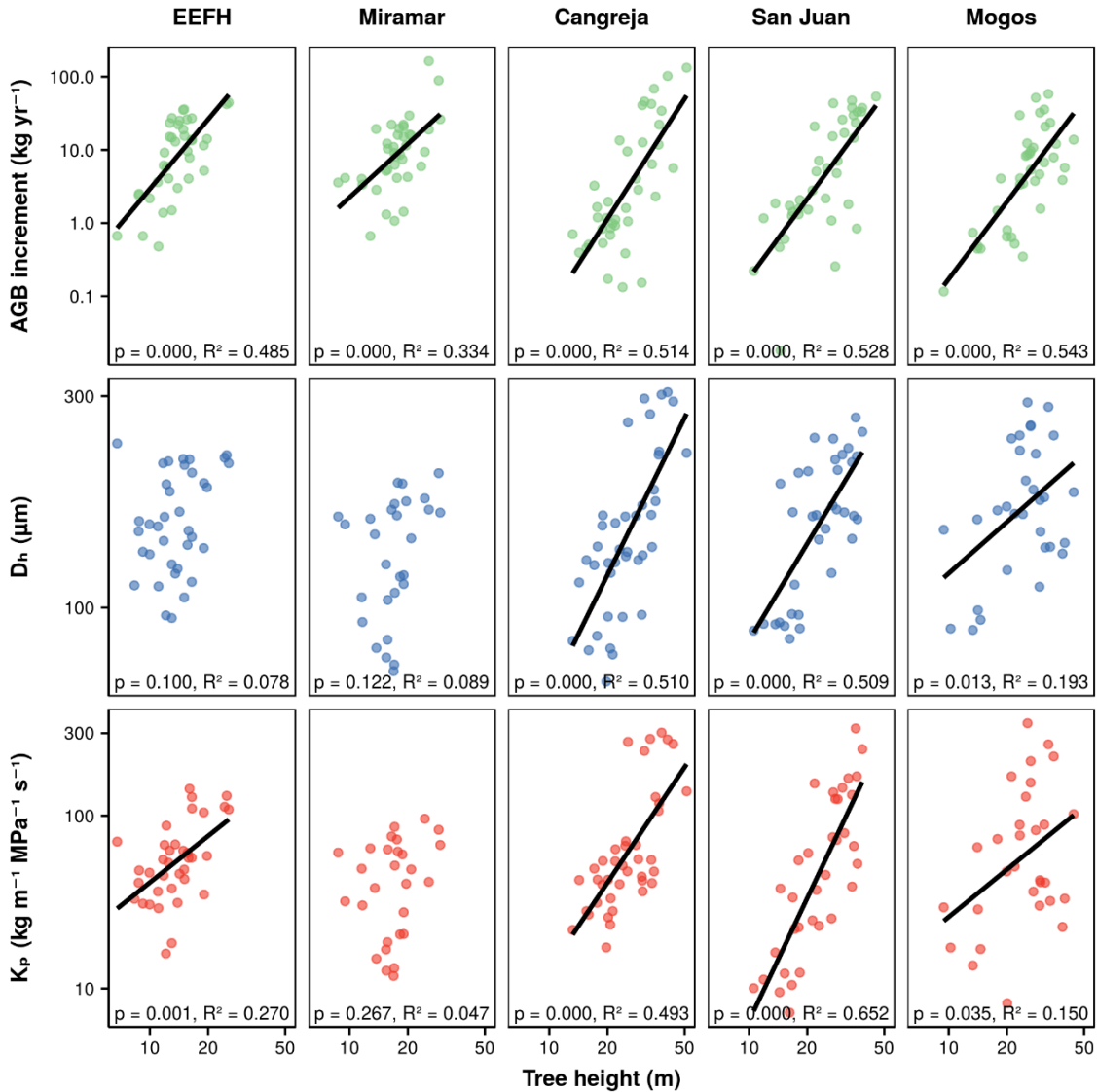


Figura 4: Incremento de biomasa sobre el suelo (incremento de AGB), diámetro del vaso ponderado hidráulicamente (D<sub>h</sub>) y conductividad potencial (K<sub>p</sub>) en relación con la altura del árbol para cada uno de los cinco sitios de estudio. Los sitios se clasifican de acuerdo con su exposición a la sequía de izquierda (estacionalmente seca) a derecha (perhúmeda).

Según un estudio piloto de la región de Guanacaste, se observó una estrecha relación entre la densidad de la madera y la anatomía de la madera y los rasgos hidráulicos derivados (Hoerber et al. 2014), asumimos que esta relación existe solo en árboles que crecen en climas con una estación seca distinta. (A3). En contraste con esta hipótesis, la densidad de la madera no se

relacionó con la conductividad potencial ni con el diámetro del vaso ponderado hidráulicamente ( $D_h$ ,  $\mu\text{m}$ ) en ningún sitio a través del gradiente. En cambio, la densidad de la madera se relacionó positivamente con el incremento de AGB, pero solo en el sitio más seco y húmedo (Figura 5). Originalmente, especulamos que la duración de la estación seca o el grado de agotamiento de la reserva de humedad del suelo provoca un fuerte efecto de la densidad de la madera en la producción de madera y los rasgos anatómicos de la madera, que desaparecen al pasar del extremo seco al húmedo del transecto. Sin embargo, nuestros datos indican que no existe una relación climática en nuestra muestra de especies.

En la conclusión de esta sección, la altura del árbol demostró ser un buen predictor para el incremento de la biomasa sobre el suelo, tanto dentro (Figura 4) como a través de sitios (Figura 2). Debido al acoplamiento físico de la captación de carbono y la liberación de agua, un sistema de transporte de agua altamente eficiente, tanto a nivel del tallo como de la rama, parece ser un requisito previo para las altas tasas de crecimiento, según la hipótesis de Tyree (2003a). En consecuencia, la altura del árbol se relacionó estrechamente con la eficiencia hidráulica, ambas medidas empíricamente con sensores de flujo de savia y teóricamente derivadas de las propiedades anatómicas de la madera. En contraste, la densidad de la madera solo se relacionó con el incremento de la biomasa sobre el suelo en los dos sitios marginales del gradiente, a pesar de que este rasgo se ha asociado comúnmente con las tasas de crecimiento en los trópicos (King et al. 2006, Poorter et al. 2010, Hietz et al. 2013).

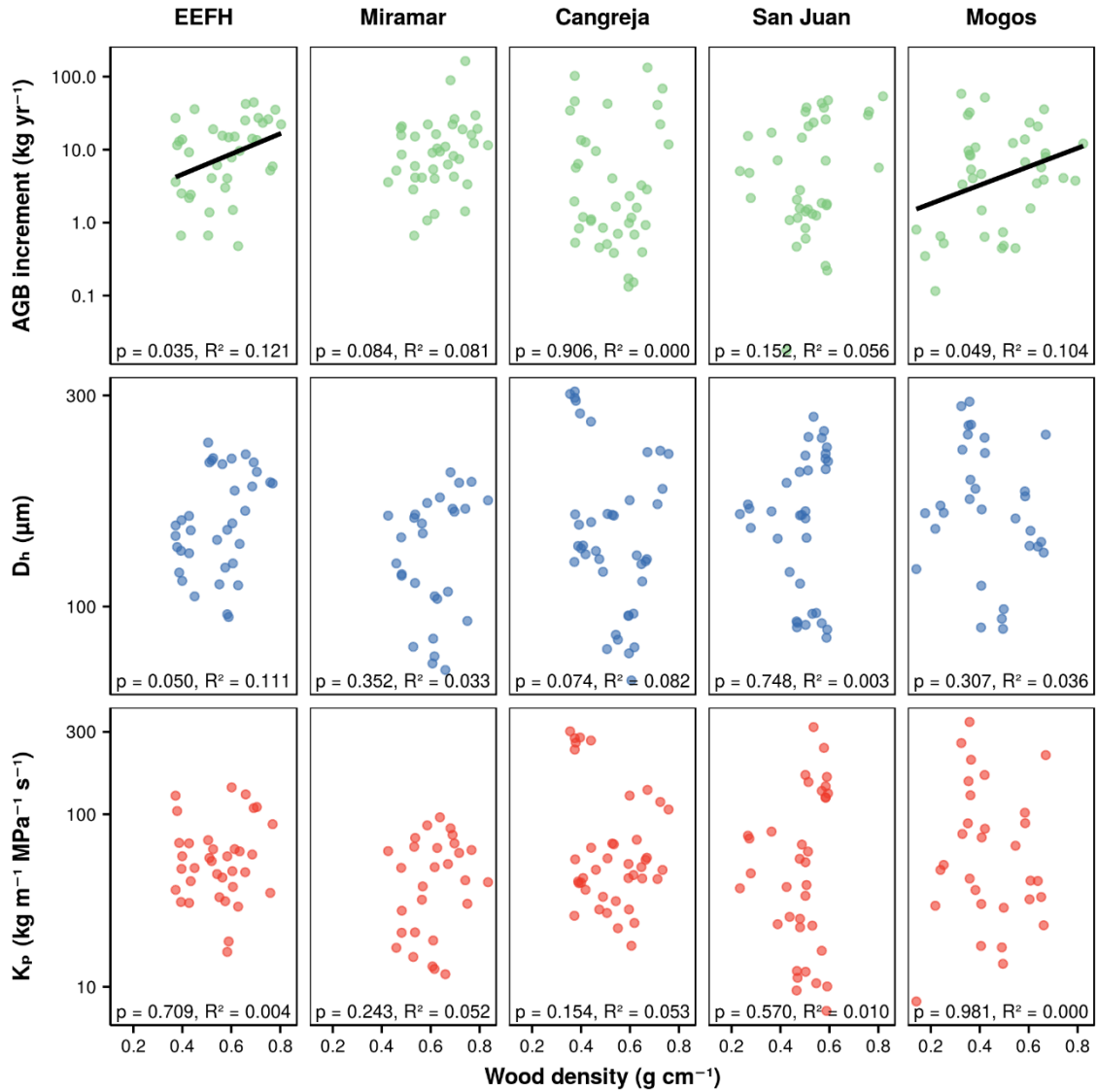


Figura 5: Incremento de biomasa en superficie (Incremento de AGB), Diámetro del vaso ponderado hidráulicamente (Dh) y Conductividad potencial (Kp) en relación con la densidad de la madera del tallo para cada uno de los cinco sitios de estudio. Los sitios se clasifican de acuerdo con su exposición a la sequía de izquierda (estacionalmente seca) a derecha (perhúmeda).

### Influencia de la altura del árbol, la densidad de la madera y los rasgos anatómicos e hidráulicos de la madera en la resistencia a la embolia ramificada

De acuerdo con los resultados anteriores se asumió que los individuos de árboles más altos no solo mostrarán los vasos de xilema más grandes en la base del tallo debido al efecto frecuentemente descrito del ensanchamiento del conducto desde el vértice hasta la base (por Rosell et al. 2017 , Olson et al. 2018), pero también en ramas desde el dosel superior (B1). En apoyo de de hallazgos anteriores de Indonesia (Schuldt et al. 2013), la altura del árbol se relacionó positivamente con el diámetro del vaso, tanto a nivel de fuste como de rama, independientemente de la densidad de la madera (Figura 6).

El objetivo principal de este proyecto fue identificar rasgos funcionales fácilmente medibles que puedan caracterizar la susceptibilidad a la sequía de los árboles tropicales. Este enfoque se basa en el supuesto de que la resistencia al embolismo por xilema de las ramas del dosel superior representa la resistencia a la sequía o la susceptibilidad de los árboles. Mientras tanto, varios estudios han resaltado la importancia y el potencial de los rasgos hidráulicos de las ramas para predecir los patrones de mortalidad de los árboles, tanto a escala regional como global (Anderegg et al. 2015, Rowland et al. 2015, Skelton et al. 2015, Anderegg et al. 2016, Choat et al. 2018). Todos estos estudios confirman la suposición original de que la falla hidráulica es el impulsor dominante de los patrones de mortalidad de los árboles, y que las curvas de vulnerabilidad del xilema y los proxies derivados son muy adecuados para predecir la susceptibilidad de los árboles ante la escasez de agua.

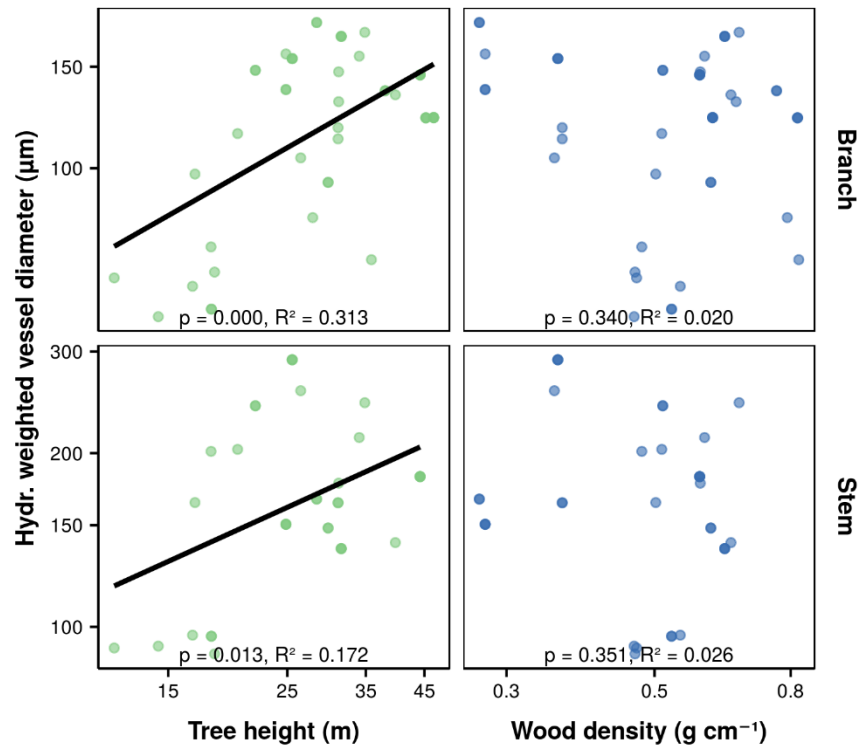


Figura 6: Diámetro de la embarcación ponderada hidráulicamente (Dh) en relación con la altura del árbol (izquierda) y la densidad de la madera (derecha) para la madera de la rama (arriba) y la madera del tallo (abajo). Para este análisis, solo se muestran las especies de árboles de las diez especies en las que se han recolectado muestras de madera tanto de tallo como de rama, que actualmente incluyen pseudo-replicas a nivel de rama.

Se determinó que fue complicado cuantificar con seguridad del xilema de las ramas del dosel superior en todo el gradiente, las limitaciones metodológicas y logísticas obligaron a adaptar el diseño del estudio. Por lo tanto, la seguridad del xilema solo se pudo medir en los árboles de los dos sitios más húmedos (Figura 7). A pesar de esta importante modificación del diseño original del estudio, se pudo cubrir un amplio rango en seguridad de xilemas en esta muestra de especies que difiere en la densidad de la madera y la altura del árbol, lo que permitió abordar con éxito todas las hipótesis de esta sección. La hipótesis es que las características anatómicas e hidráulicas de la madera de las ramas del dosel superior están relacionadas con el xilema (B2). Esta hipótesis surgió de la relación frecuentemente descrita entre el diámetro

del vaso y la resistencia a la embolia, lo que indica que las especies de árboles de crecimiento rápido con naves grandes e hidráulicamente eficientes son altamente vulnerables a la formación de embolia inducida por la sequía (Tyree 2003b, Maherali et al. 2006, Domec et al. 2010). Sin embargo, no se pudo confirmar una relación directa entre el diámetro del vaso y la resistencia a la embolia definida como la presión del xilema al 50% de pérdida de conductancia hidráulica (P50) a nivel de la rama en contraste con la hipótesis B2 (Figura 8). Aunque varios estudios detectaron relaciones negativas significativas entre el diámetro de los vasos y la resistencia al embolismo entre las especies, otros no encontraron evidencia de ninguna relación (Lens et al. 2011, Schuldt et al. 2016). De acuerdo al respecto, Gleason et al. (2016) solo encontraron una débil correlación entre la seguridad y la eficiencia del xilema, que está directamente relacionada con el diámetro del conducto, a través de un gran conjunto de datos de angiospermas y gimnospermas. Por lo tanto, otros factores que no sean el diámetro del conducto deben ser los principales determinantes de la seguridad hidráulica en nuestra muestra de especies, probablemente las propiedades de la membrana del pozo (por ejemplo, Lens et al. 2011, Li et al. 2016).

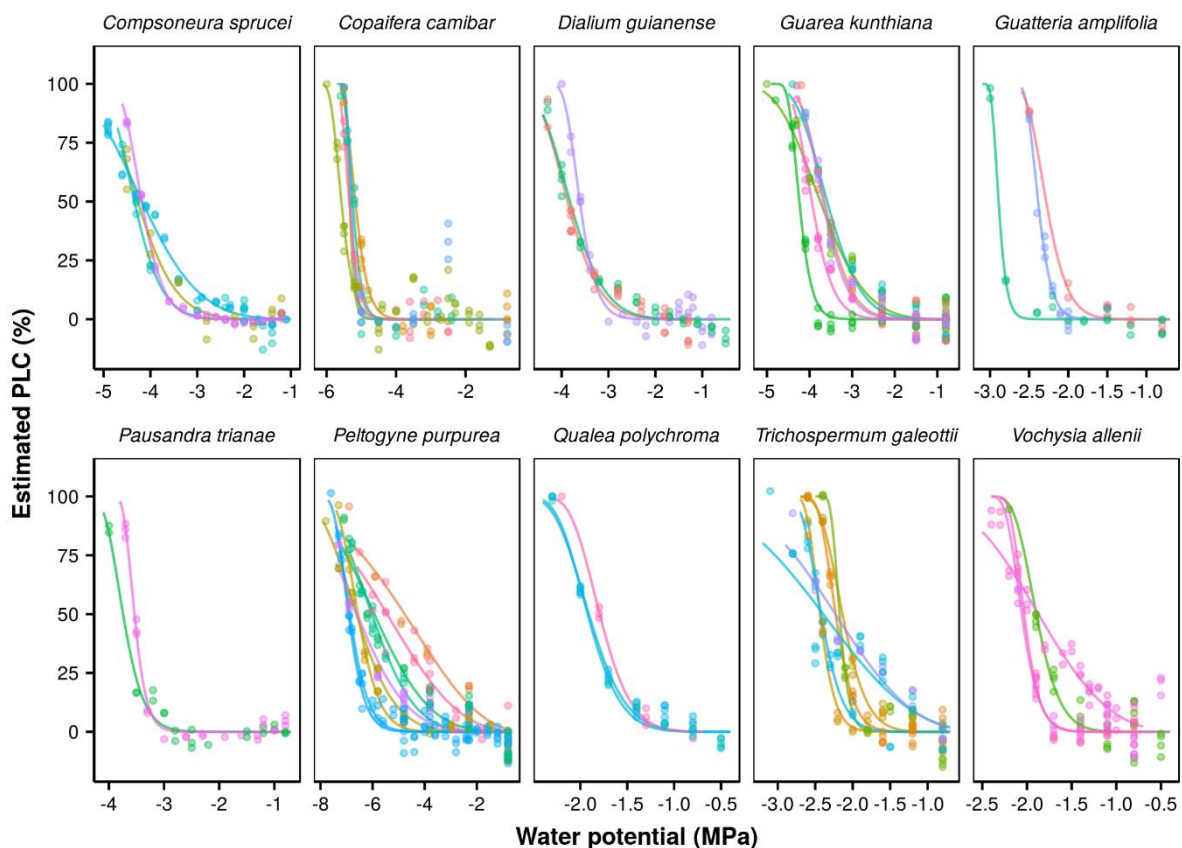


Figura 7: Curvas de vulnerabilidad de Xylem de diez especies de árboles de los dos sitios perhúmedos medidos en segmentos de ramas largas (100 cm) en CaviPlace, Universidad de Burdeos. Se da el porcentaje de pérdida de conductancia hidráulica (PLC) en relación con el potencial hídrico del xilema. Tenga en cuenta la diferente escala del eje x.

También se examinó si los rasgos anatómicos y derivados del xilema de la madera del fuste son adecuados como indicadores confiables de la resistencia a la embolia de rama. Idealmente, estos parámetros fácilmente accesibles, almacenables y medibles podrían usarse en combinación con el tamaño del árbol para modelar la susceptibilidad a la sequía de los árboles (B3). De acuerdo con este supuesto, el diámetro del vaso y la conductividad potencial de la madera del tallo se relacionaron significativamente con la resistencia a la embolia ramificada (Figura 8). Aunque originalmente se intentó identificar dicha relación, falta una explicación mecánica para este hallazgo. Olson et al. (2018) afirman que las plantas altas que poseen conductos anchos en la base del fuste son más vulnerables a la falla hidráulica inducida por la sequía. Sin embargo, los autores no brindan apoyo de que los árboles altos con vasos anchos, tanto en la base del fuste como en las ramitas distales, son más vulnerables a la falla hidráulica inducida por la sequía. Su conclusión solo se basa en los datos existentes en la literatura que muestran que dentro de las especies, o incluso dentro de los individuos, el diámetro del conducto está fuertemente asociado con la resistencia a la embolia como se mencionó anteriormente. Sin embargo, varios estudios sobre la relación entre el diámetro del conducto y la resistencia a la embolia, tanto dentro de individuos arbóreos como dentro y entre especies, deben ser cuestionados debido a posibles artefactos involucrados en las mediciones hidráulicas de las plantas. Especialmente las especies de vasos largos o los órganos de plantas como las raíces son propensos a los artefactos de vasos abiertos (Choat et al. 2010, Cochard et al. 2013, Torres-Ruiz et al. 2014, Cochard et al. 2015, Jansen et al. 2015, Choat et al. 2016, Torres-Ruiz et al. 2017), cuestionando el resultado de muchos estudios anteriores sobre esta relación.



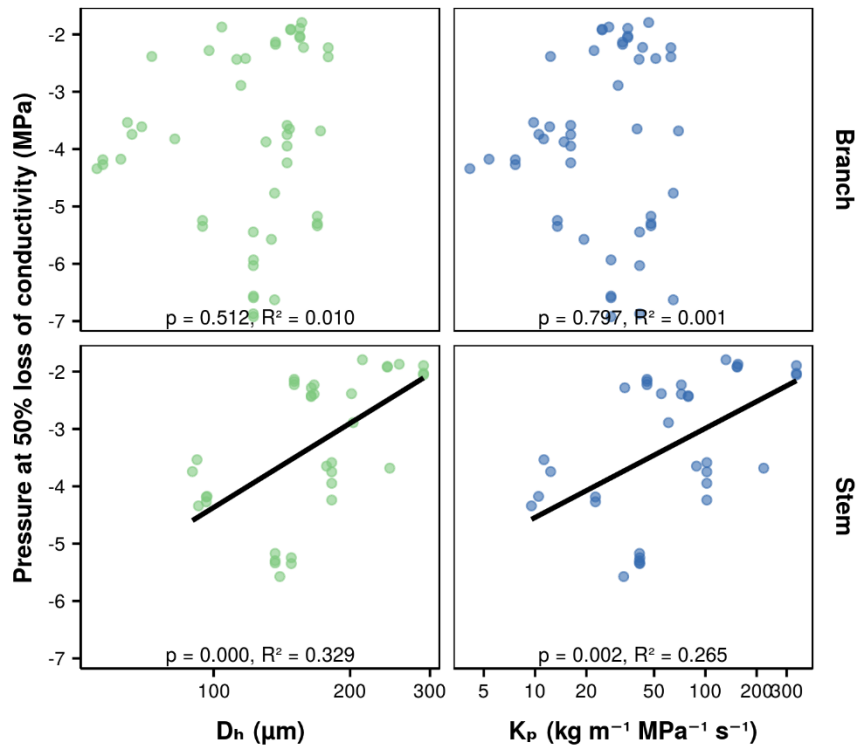


Figura 8: La presión del xilema a una pérdida del 50% de la conductancia hidráulica (P50, MPa) en relación con el diámetro del recipiente ponderado hidráulicamente (Dh, izquierda) y la conductividad potencial (Kp, derecha) en la madera de la rama (arriba) y la madera del tallo (abajo) . Se dan los valores de las diez especies de árboles que se muestran en la Figura 7, incluidas las pseudo-réplicas a nivel de árbol.

De Guzman et al. (2017) informan valores para la presión del xilema que causa una pérdida del 50% de la conductancia hidráulica (P50) entre -0.2 y -1.0 MPa para 12 especies de lianas tropicales y árboles que utilizan segmentos de longitud insuficiente; observamos valores entre -1.7 y -6.6 MPa, cuando ajustamos el protocolo de medición para evitar el artefacto de recipiente abierto. Por lo tanto, asumimos que no el diámetro del vaso en la base del tallo en sí, sino la altura del árbol y, por lo tanto, la longitud de la trayectoria del flujo es el factor dominante de nuestra relación observada entre el diámetro del vaso en la base del tallo y el valor P50.

Además, se planteó la hipótesis de que la altura de los árboles y el incremento de la biomasa por encima del suelo se compensarían con la resistencia a la embolia ramificada, es decir, los

árboles altos con un sistema hidráulico eficiente que dan como resultado una alta productividad son los más vulnerables al fallo hidráulico inducido por la sequía (B4). De hecho, observamos una relación entre la resistencia a la embolia ramificada y la altura del árbol, pero de forma negativa y no tan positiva como se plantea en la hipótesis (Figura 9). En nuestra muestra, las especies de árboles de crecimiento alto y los individuos fueron más resistentes contra la falla hidráulica inducida por la sequía, en contraste con Rowland et al. (2015) y Olson et al. (2018). Sin embargo, es prematuro llegar a la conclusión de que los individuos de árboles tropicales altos, que muestran las tasas de mortalidad más altas después de los eventos de sequía severa, son más resistentes a la embolia. Para cubrir simultáneamente los gradientes en la densidad de la madera y la altura de los árboles, se tuvo que trabajar a nivel de especie y no pudimos incluir individuos de diferentes alturas dentro de una especie. Esto se hará en estudios de seguimiento. Sin embargo, los resultados aún cuestionan los resultados más recientes, lo que indica que las especies de árboles tropicales altos son más resistentes a las embolias de lo que se pensaba anteriormente. Aunque la altura del árbol se relacionó positivamente con el incremento de la biomasa sobre el suelo en cada sitio (Figura 3), la resistencia a la embolia no se compensó con la productividad como lo demostró recientemente Eller et al. (2017). En cambio, y en contraste con nuestra hipótesis (B3), la resistencia al embolismo estaba estrechamente relacionada con la densidad de la madera en estas condiciones muy húmedas (Figura 9). Esto contrasta con los hallazgos de Santiago et al. (2018) analizando 14 especies de árboles de dosel de la amazonia oriental.

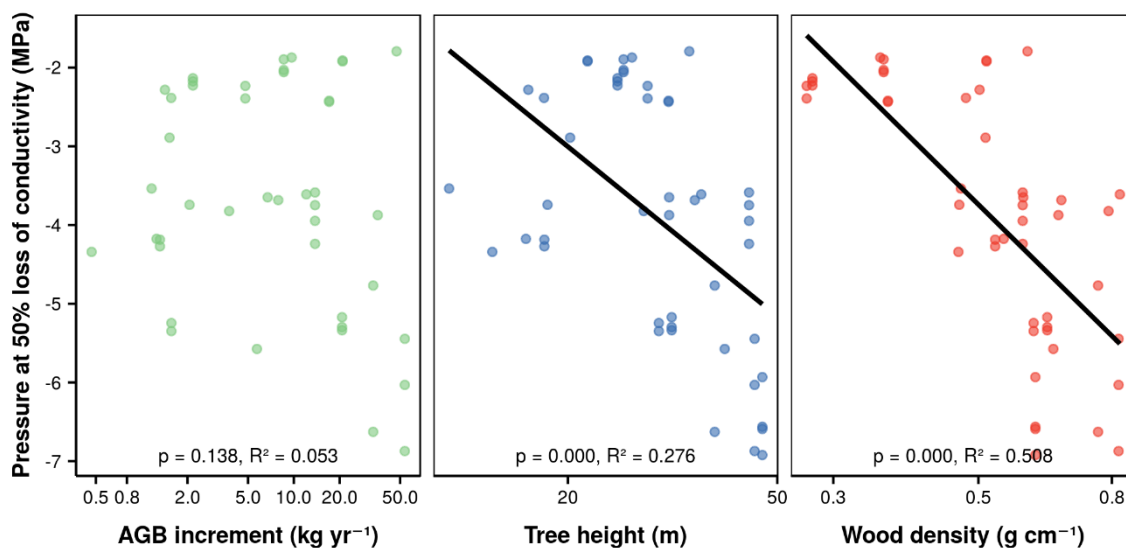


Figura 9: La presión del xilema que causa una pérdida del 50% de la conductancia hidráulica (P50) en relación con el incremento de la biomasa en superficie (izquierda), la altura del árbol (centro) y la densidad de la madera (derecha). Se dan los valores de las diez especies de árboles que se muestran en la Figura 7, incluidas las pseudo-réplicas a nivel de árbol.

#### Efecto del tamaño del árbol y la duración de la estación seca sobre las concentraciones de carbohidratos no estructurales en tejidos leñosos

Se probó si los árboles altos requieren reservas de carbohidratos más grandes que los árboles con menor estatura y madera más liviana (C1). Aunque todas las muestras de madera del fuste han sido analizadas por su contenido de carbohidratos no estructurales (NSC), los azúcares solubles mostraron concentraciones extremadamente bajas. Para asegurarnos de que las muestras se hayan tratado correctamente después de la extracción, actualmente se están esperando los resultados de las muestras de la rama para la comparación. Por ahora, por lo tanto, solo se han mostramos los resultados del contenido de almidón. En parte de acuerdo con la primera hipótesis de esta sección, el contenido de almidón de la madera del fuste se relacionó significativamente con la altura del árbol en dos de los cinco sitios, a saber, EEFH y San Juan, es decir, un sitio estacionalmente seco y muy húmedo. Esto indica que no existe una relación climática entre el contenido de almidón de madera del fuste y la altura del árbol en nuestra muestra de especies. En cambio, el contenido de almidón de la madera del fuste se relacionó significativamente con la densidad de la madera en los sitios más húmedos del árbol, que se caracterizan como bosques tropicales húmedos (Figura 10).

Además, se planteó la hipótesis de que los árboles de bosques secos estacionalmente muestran concentraciones más altas de NSC que los árboles con altura similar en bosques húmedos (C2). Al menos en lo que respecta al contenido de almidón de madera del fuste, no se observaron diferencias en el gradiente. Sin embargo, observamos una estrecha relación negativa entre la presión del xilema con una pérdida del 50% de la conductancia hidráulica (P50) y el contenido de almidón de la madera del fuste ( $P < 0,001$ ,  $r^2 = 0,33$ ). Aunque este hallazgo es muy prometedor y merece más atención, se están esperando los datos de las sucursales, incluidos los contenidos de azúcares solubles para confirmar. Originalmente se planteó la hipótesis contraria, es decir, que los árboles que muestran una alta vulnerabilidad

a la formación de embolias poseen altas concentraciones de NSC en su tejido leñoso (C4). Esto habría sugerido un papel importante de la reparación de embolias para mantener el funcionamiento hidráulico. Sin embargo, aún es un tema de debate si la reparación de la embolia es un proceso frecuente (Cochard y Delzon 2013, pero vea Love & Sperry 2018) y qué papel desempeña el parénquima axial como el tejido de almacenamiento (por ejemplo, Morris et al. 2018a, b).

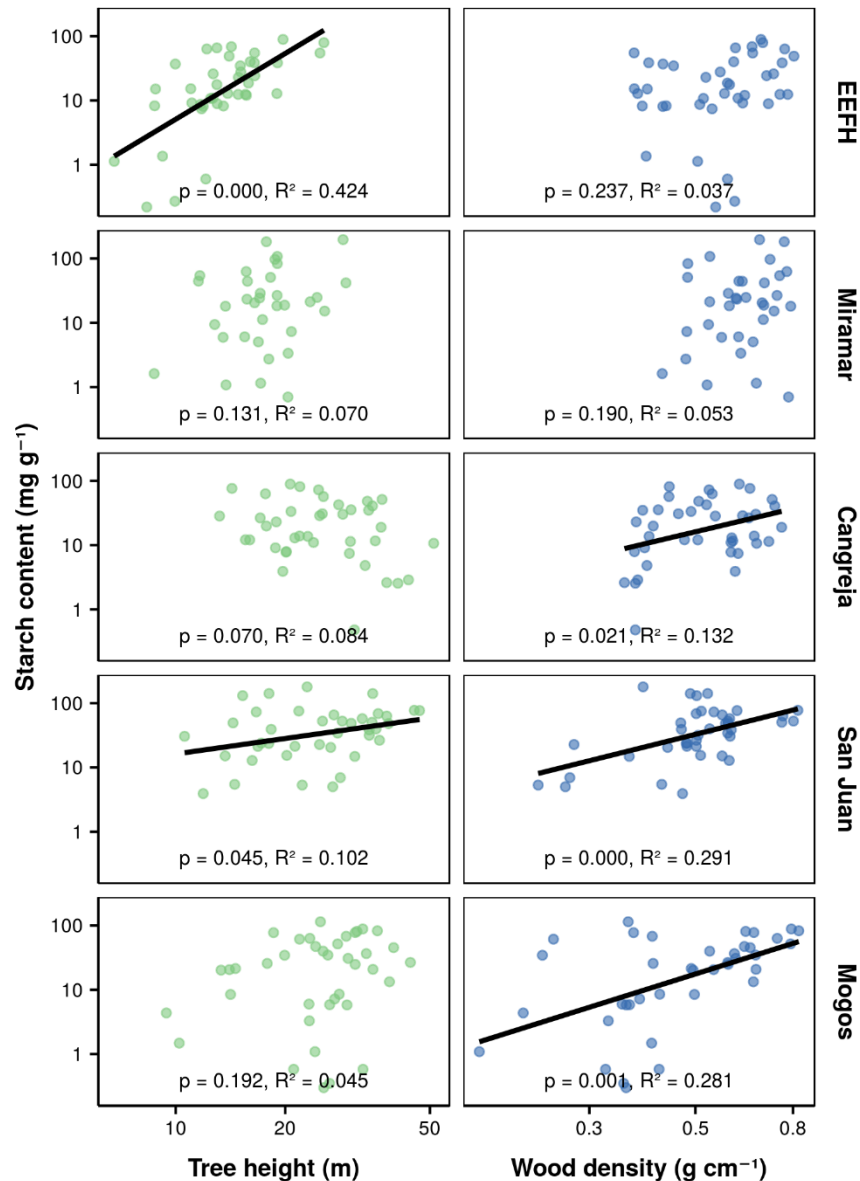


Figura 10: contenido de almidón de madera del tallo en relación con la altura del árbol (izquierda) y la densidad de la madera (derecha) para cada uno de los cinco sitios de estudio.

Los sitios se clasifican según su exposición a la sequía desde la parte superior (estacionalmente seca) hasta la parte inferior (perhúmeda).

## Referencias

Anderegg WRL, Flint A, Huang C, Flint L, Berry JA, Davis FW, Sperry JS, Field CB. 2015. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nature Geoscience* 8: 367–371.

Anderegg WRL, Klein T, Bartlett M, Sack L, Pellegrini AFA, Choat B, Jansen S. 2016. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 5024–5029.

Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.

Choat B, Drayton WM, Brodersen CR, Matthews MA, Shackel KA, Wada H, McElrone AJ. 2010. Measurement of vulnerability to water stress-induced cavitation in grapevine: a comparison of four techniques applied to a long-vesselled species. *Plant, Cell and Environment* 33: 1502–1512.

Choat B, Badel E, Burlett R, Delzon S, Cochard H, Jansen S. 2016. Noninvasive Measurement of Vulnerability to Drought-Induced Embolism by X-Ray Microtomography. *Plant Physiology* 170: 273–282.

Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE. 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558: 531–539.

Cochard H, Delzon S. 2013. Hydraulic failure and repair are not routine in trees. *Annals of Forest Science* 70: 659–661.

Cochard H, Badel E, Herbette S, Delzon S, Choat B, Jansen S. 2013. Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. *Journal of Experimental Botany* 64: 4779–4791.

Cochard H, Delzon S, Badel E. 2015. X-ray microtomography (micro-CT): A reference technology for high-resolution quantification of xylem embolism in trees. *Plant, Cell and Environment* 38: 201–206.

De Guzman ME, Santiago LS, Schnitzer SA, Álvarez-Cansino L. 2017. Trade-offs between water transport capacity and drought resistance in neotropical canopy liana and tree species (N Phillips, Ed.). *Tree Physiology* 37: 1404–1414.

Domec JC, Schafer K, Oren R, Kim HS, McCarthy HR. 2010. Variable conductivity and embolism in roots and branches of four contrasting tree species and their impacts on whole-plant hydraulic performance under future atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Tree Physiology* 30: 1001–1015.

Eller CB, de V. Barros F, Bittencourt PRL, Rowland L, Mencuccini M, Oliveira RS. 2018. Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. *Plant, Cell & Environment* 41: 548–562.

Gleason SM, Westoby M, Jansen S, Choat B, Hacke UG, Pratt RB, Bhaskar R, Brodribb TJ, Bucci SJ, Cao K-F, *et al.* 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist* 209: 123–136.

Hietz P, Valencia R, Wright JS. 2013. Strong radial variation in wood density follows a uniform pattern in two neotropical rain forests (N Anten, Ed.). *Functional Ecology* 27: 684–692.

Hoerber S, Leuschner C, Köhler L, Arias-Aguilar D, Schuldt B. 2014. The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate. *Forest Ecology and Management* 330: 126–136.

Jansen S, Schuldt B, Choat B. 2015. Current controversies and challenges in applying plant hydraulic techniques. *New Phytologist* 205: 961–964.

King DA, Davies SJ, Tan S, Noor NSM. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94: 670–680.

- Lens F, Sperry JS, Christman MA, Choat B, Rabaey D, Jansen S. 2011. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist* 190: 709–23.
- Li S, Lens F, Espino S, Karimi Z, Klepsch M, Schenk HJ, Schmitt M, Schuldt B, Jansen S. 2016. Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal* 37: 152–171.
- Love DM, Sperry JS. 2018. In situ embolism induction reveals vessel refilling in a natural aspen stand. *Tree Physiology* 38: 1006–1015.
- Maherali H, Moura C, Caldeira M, Willson C, Jackson R. 2006. Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant, Cell and Environment* 29: 571–583.
- Morris H, Gillingham MAF, Plavcová L, Gleason SM, Olson ME, Coomes DA, Fichtler E, Klepsch MM, Martínez-Cabrera HI, McGlenn DJ, *et al.* 2018. Vessel diameter is related to amount and spatial arrangement of axial parenchyma in woody angiosperms. *Plant, Cell & Environment* 41: 245–260.
- Morris H, Plavcová L, Gorai M, Klepsch MM, Kotowska M, Schenk JH, Jansen S. 2018. Vessel-associated cells in angiosperm xylem: Highly specialized living cells at the symplast-apoplast boundary. *American Journal of Botany* 105: 151–160.
- Olson ME, Soriano D, Rosell JA, Anfodillo T, Donoghue MJ, Edwards EJ, León-Gómez C, Dawson T, Camarero Martínez JJ, Castorena M, *et al.* 2018. Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115: 7551–7556.
- Poorter L, McDonald I, Alarcon A, Fichtler E, Licona JC, Pena-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185: 481–492.
- Rosell JA, Olson ME, Anfodillo T. 2017. Scaling of Xylem Vessel Diameter with Plant Size: Causes, Predictions, and Outstanding Questions. *Current Forestry Reports* 3: 46–59.

Rowland L, da Costa ACL, Galbraith DR, Oliveira RS, Binks OJ, Oliveira AAR, Pullen AM, Doughty CE, Metcalfe DB, Vasconcelos SS, *et al.* 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* 528: 119–122.

Santiago LS, De Guzman ME, Baraloto C, Vogenberg JE, Brodie M, Hérault B, Fortunel C, Bonal D. 2018. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. *New Phytologist* 218: 1015–1024.

Schuldt B, Leuschner C, Brock N, Horna V. 2013. Changes in wood density, wood anatomy and hydraulic properties of the xylem along the root-to-shoot flow path in tropical rainforest trees. *Tree Physiology* 33: 161–174.

Schuldt B, Knutzen F, Delzon S, Jansen S, Müller-Haubold H, Burlett R, Clough Y, Leuschner C. 2016. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? *New Phytologist* 210: 443–458.

Skelton RP, West AG, Dawson TE. 2015. Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 5744–5749.

Torres-Ruiz JM, Cochard H, Mayr S, Beikircher B, Diaz-Espejo A, Rodriguez-Dominguez CM, Badel E, Fernández JE. 2014. Vulnerability to cavitation in *Olea europaea* current-year shoots: further evidence of an open-vessel artifact associated with centrifuge and air-injection techniques. *Physiologia Plantarum* 152: 465–474.

Torres-Ruiz JM, Cochard H, Choat B, Jansen S, López R, Tomášková I, Padilla-Díaz CM, Badel E, Burlett R, King A, *et al.* 2017. Xylem resistance to embolism: presenting a simple diagnostic test for the open vessel artefact. *New Phytologist* 215: 489–499.

Tyree MT. 2003a. Hydraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees. *Trees-Structure and Function* 17: 95–100.

Tyree MT. 2003b. Plant hydraulics: The ascent of water. *Nature* 423: 923–923.



Zanne AE, Westoby M, Falster DS, Ackerly DD, Loarie SR, Arnold SEJ, Coomes DA. 2010. Angiosperm Wood Structure: Global Patterns in Vessel Anatomy and Their Relation to Wood Density and Potential Conductivity. *American Journal of Botany* 97: 207–215.

*6.3 Resultados del objetivo 03: “Crear capacidades nacionales mediante la capacitación de investigadores en las nuevas técnicas y protocolos de estudio”*

En este objetivo se obtienen los siguientes resultados: 1. Artículo de movimiento de flujo de con las técnicas aprendidas en especies nativas; 2. Artículo científico con conocimiento adquiridos en estudios de invernadero 3. Espacio físico condicionado de fisiología (ECOPLANT); 4. Taller sobre fisiología forestal; 5. Publicaciones en periódicos y radio nacional y 6. Curso de grado de ecofisiología forestal.

Producto 01: Artículo de movimiento de flujo de savia en especies nativas con las técnicas aprendidas mediante la transferencia de conocimientos del proyecto (Publicado en la revista “Espirales Revista Multidisciplinaria de investigación”)



Espirales revista multidisciplinaria de investigación

ISSN: 2550-6862



## **Estimación del movimiento de flujo de savia en fustes y ramas de diferente grosor de *Samanea saman* Jacq.**

**Estimation of sap flow meter in trunk and branches of different thickness in *Samanea saman* Jacq.**

ENVIADO OCTUBRE 2018 – REVISADO NOVIEMBRE 2018 PUBLICADO DICIEMBRE 2018

Juan Carlos Valverde<sup>1</sup>

Dagoberto Arias<sup>2</sup>

Marvin Castillo<sup>3</sup>

---

<sup>1</sup> Ingeniero Forestal e investigador, especialista en fisiología e hidráulica of especies arbóreas, desarrollo de instrumentación y uso de biomasa con fines energéticos. Escuela de Ingeniería Forestal. Instituto Tecnológico de Costa Rica. [jcvalverde@tec.ac.cr](mailto:jcvalverde@tec.ac.cr) [orcid.org/0000-0002-3181-1346](https://orcid.org/0000-0002-3181-1346)

<sup>2</sup> Ingeniero Forestal, profesor e investigador en fisiología arbórea y sistemas de producción y uso de biomasa con fines energéticos. Escuela de Ingeniería Forestal. Instituto Tecnológico de Costa Rica. [darias@tec.ac.cr](mailto:darias@tec.ac.cr). <https://orcid.org/0000-0002-3056-9172>

Scopus Author ID: 56300525700

<sup>3</sup> Ingeniero Forestal, profesor e investigador en Silvicultura de bosques tropicales y manejo forestal sostenible. Escuela de Ingeniería Forestal. Instituto Tecnológico de Costa Rica. [mcastillo@tec.ac.cr](mailto:mcastillo@tec.ac.cr)

---

## Resumen

Se evaluó el movimiento de flujo de savia de árboles maduros de *Samanea saman* en Cartago, Costa Rica. A cada individuo se le colocó un medidor de pulso térmico de savia en el fuste y en dos ramas de distinto grosor. Se obtuvieron flujos de 10 a 16  $\text{cm}^3\text{cm}^2\text{h}^{-1}$  en fuste y 4 a 8  $\text{cm}^3\text{cm}^2\text{h}^{-1}$  en ramas; encontrando una relación entre el grosor de rama y el movimiento de agua y acumulación del 32-45 % de agua en ramas con un diámetro de 7-9 cm.

## Palabras clave

*Samanea saman*, flujo de savia, xilema, hidráulica forestal

## Abstract

The sap flow movement was evaluated in *Samanea saman* in Cartago, Costa Rica. Everyone was fitted with a sap heat pulse meter in log and two branches of different thickness. The flow movement in log varied of 10 to 16  $\text{cm}^3\text{cm}^2\text{h}^{-1}$  and 4 to 8  $\text{cm}^3\text{cm}^2\text{h}^{-1}$  in branches, finding a relation between the thickness of the branch and the movement of water, and accumulation of 32-45 % of water in branches with a diameter from 7 to 9 cm.

## key words

*Samanea saman*, sap flow, xylem, forest hydraulic

---

## 1. Introducción

El efecto de las condiciones ambientales (temperatura, humedad relativa, viento, condiciones del suelo), influyen directamente en la sobrevivencia y crecimiento de las especies arbóreas (Alvarado-Barrientos, Hernandez-Santana, & Asbjornsen, 2013). El Cambio climático han generado en la región tropical variaciones entre la estación seca y lluviosa, disminución del régimen hídrico y aumento de la temperatura media anual (Sun y Ma, 2002); aspectos que según Anfodillo et al. (1998) indican que en el mediano plazo implicaría un cambio significativo en dinámica de los ecosistemas boscosos, en el crecimiento y sobrevivencia de muchas especies arbóreas. Se prevé que el cambio climático genere en el largo plazo cambios en la

---

estructura ecológica del bosque tropical con reducciones poblacionales, cambios en la distribución de especies y extinción de especies que no se adapten a la variación hídrica (IPCC, 2007).

De manera tal es necesario disponer de información del comportamiento hídrico de los árboles tropicales (Matyssek, et al., 2009), para lo cual es necesario conocer cuál es el consumo y distribución del agua dentro de su estructura (Corcuera, Camarero y Gil-Pelegrin, 2004); determinar el consumo de agua que se da para procesos metabólicos, transpiración y reserva permite estimar el grado de tolerancia de la especie a condiciones de estrés por sequía y formación de embolismo (presencia de burbujas de oxígeno en el xilema), con ello estimar la tolerancia de mortalidad y sobrevivencia en estaciones secas prolongadas (Gandhi y Herms, 2010), además de estimar el potencial impacto de actividades silviculturales como la poda (eliminación de ramas), como actividad comúnmente desarrollada en proyectos de reforestación con fines maderables (Alvarado-Barrientos, Hernandez-Santana y Asbjornsen, 2013).

Por lo que el desarrollo de mediciones fisiológicas-hidráulicas facilita el entendimiento del crecimiento y desarrollo de los árboles ha sido ampliamente estudiada en la última década (Bush, Hultine, Sperry y Ehleringer, 2010). Entre las técnicas más empleadas está el método estimación de flujo de savia por transferencia calórica que consiste en estimar velocidad a la que se está moviendo la savia a través del xilema durante un período de tiempo a través de la emisión de un pulso calórico y con ello estimar el volumen de agua que es transportado a una parte del árbol (sea toda la copa o una rama en específico) (Matyssek et al., 2009). Es un método no destructivo, de fácil aplicación en la cual se coloca un sensor térmico el cual dispara una onda de calor y dos sensores de desplazamiento con cuatro termocuplas que miden el cambio de temperatura y estiman la velocidad de flujo de savia, conforme el flujo sea mayor la recepción del cambio de temperatura es menor (Aguadé, Martínez-Vilalta y Poyatos, 2011). Sin embargo, la

---

estimación flujo de savia varía a la especie, edad del individuo y características anatómica (especialmente densidad y diámetro de vasos), por lo que la estimación se deben hacer factores de corrección que disminuyan el sesgo de estimación.

Oberhuber et al. (2014) menciona que el poder conocer el movimiento de savia en las especies arbóreas permite optimizar actividades como la poda, en la que se puede eliminar ramas de alto consumo hídrico o estimular el crecimiento con una redistribución del agua (eliminando las ramas con menor aporte fotosintético) (Hernandez-Santana et al., 2015). Gandhi y Herms (2010) mencionan también permite desarrollar estrategias para mitigación de las sequías (para el desarrollo sistemas de riego) y determinación de puntos fisiológicos óptimos para actividades silviculturales como la poda de copa o aplicación de fertilizantes.

Los estudios de movimiento flujo de savia en el trópico han sido muy limitados, destacando Poorter et al., (2009) en ellos con *Eucalyptus* sp. en condiciones de suelos salinizado en Brasil, en el cual se determinó las curvas de movimiento hidráulico máximo y el punto de marchitez permanente; por su parte Hoeber et la. (2014) evaluó ocho especies nativas de bosque seco en el norte de costa rica y determinó los movimientos máximos y mínimo de savia y el potencial punto de marchitez permanente (muerte de la planta) para condiciones de sequía. Sin embargo, estudios que estimen el consumo hídrico del fuste y ramas de un mismo individuo ha sido muy limitado. Por lo que el presente estudio estimó del movimiento de flujo de savia en fuste y ramas de diferente grosor en árboles maduros de *Samanea saman*.

---

## 2. Metodología

### 2.1. Selección de individuos y sitio de estudio

---

En el estudio se trabajó con cinco árboles plantados artificialmente de *Samanea saman*, los árboles presentaron una variación diamétrica de 20 a 32 cm y con una altura total de 6 a 10 m, se seleccionaron por presentar una forma uniforme, con ausencia de daños en la corteza o podas que afectaran la arquitectura de cada individuo, además de estar sembrados en un suelo con condiciones similares (con drenaje moderado y suelo arcilloso). Los árboles se ubicaron dentro del Campus Central de Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica (9.8572° N, 83.9123° O), a una altitud de 1360 m, con una temperatura media anual de 26°C y precipitación anual de 1490 mm.

## 2.2 Instalación de sensores de flujo de savia

A cada individuo se le colocó tres sensores de flujo de savia, uno en el fuste, a una altura de 130 cm sobre el nivel del suelo, y dos en ramas, la primera se caracterizó por ser la de mayor diámetro y la otra representativa al diámetro promedio de las ramas del individuo; el sensor en ramas se colocó a una distancia de 35 cm sobre el punto de bifurcación. El área de colocación de los sensores se caracterizó por estar libre de defectos, daños mecánicos o evidencia de ramas muertas, en dicha área se liberó de la corteza para que las termocuplas no tuvieran errores en la estimación por la contracción de la corteza, además para que tuvieran contacto directo con el xilema.

Los sensores para la estimación del flujo fueron de tipo HSFM (sensor flujo de savia de calor) de ICT International, modelo SFM1; cada sensor contó con una termocupla de temperaturas y dos sensores de medición con una longitud de 50 mm. La colocación los sensores se utilizaron brocas de penetración de 60 mm de longitud y 2,1 mm de diámetro; la distancia entre las tres termocuplas fue de 5 mm.

Las mediciones se desarrollaron con una intensidad de 1 Julio/hora y se aplicó a las 08:00 y 15:00 (GTM-6) durante los meses de Julio,

---

Agosto y Setiembre del 2018: En cada medición se utilizó la misma área de medición y se manejó el mismo protocolo, además se cubrieron las termocupas con una capa de 5 cm de algodón y tres capas de aluminio tal como menciona la metodología de Bush, Hultine, Sperry y Ehleringer (2010).

### 2.3 Estimación de factores de corrección de mediciones

Posterior a la última medición de movimiento de flujo de savia se colectó una muestra de madera de cada fuste y rama evaluada, la longitud de cada muestra fue de 10 cm y se preparó con un micrótopo de corte horizontal para generación de corte transversal liso; de cada pieza se fotografió con un microscopio electrónico Vivitar con una resolución de 5MP con una ampliación de 10X, que posteriormente se procesó con el programa "ImageJ" y se estimó la relación de floema - xilema, la densidad y diámetro promedio de vasos. Con los datos obtenidos se aplicó la metodología de corrección propuesta por Bush, Hultine, Sperry y Ehleringer (2010) para especies arbóreas latifoliadas del trópico.

### 2.4 Estimación del índice de área foliar

La estimación del Índice de área foliar (IAF) se desarrolló paralelamente a la estimación del movimiento de flujo de savia, para lo cual se utilizó la metodología de Valverde et al. (2017) para estimación no destructiva de LAI con fotografías hemisférica. En cada medición se tomaron cuatro fotografías por individuo y se colectaron 10 hojas para estimación del área foliar específica, las fotografías se procesaron en el programa CAN\_EYE versión 3.4.3 con una tolerancia de sesgo inferior al 7%.

### 2.5 Medición de condiciones ambientales

---

La medición de temperatura y humedad relativa se implementaron tres sensores de microclima de tipo “Ibutton” desarrollados por Maxim, los sensores se programaron para coleccionar las condiciones ambientales a la misma hora de la toma de flujo de savia. Además, el equipo se programó para colecta de datos en alta precisión con un error del 0,1%.

## 2.6 Análisis de resultados

Los datos corregidos de flujo de savia del fuste y ramas se analizaron mediante un análisis de varianza (ANDEVA), para determinar si existían diferencias entre los datos anatómicos, de IAF y de movimiento de savia, en caso de encontrar diferencias se utilizó una prueba de Tukey para inferir en las diferencias, posterior a ello se realizó un análisis de correlación de Person entre los flujos de savia y el IAF y condiciones ambientales para estimar el efecto de los factores ambientales en la estimación de movimientos.

Todos estos análisis se realizaron con una significancia del 0,05 y utilizaron el paquete estadístico STATISTICA versión 10.1.

---

## 3. Resultados

### 3.1. Caracterización de los individuos de estudio

Los resultados mostraron la tendencia a una diferenciación estadísticamente significativa entre el fuste y ramas (Tabla 1). Se obtuvo que los diámetros evaluados en fuste un valor promedio de 25,1 cm significativamente mayor al obtenido en ramas que en la más grande fue en promedio de 14,5 cm y 9,5 cm en general en ramas. En cuanto a la densidad de poros el promedio en fuste fue de 4,08/mm<sup>2</sup> significativamente mayor a la presentada en ramas que fue de 3,25/mm<sup>2</sup> (no presentaron diferencias estadísticas entre ramas); caso similar fue el diámetro promedio de los vasos que en



fuste fue significativamente mayor (356,11  $\mu\text{m}$ ), mientras ramas en promedio fue de 236,35  $\mu\text{m}$ . La relación floema-xilema, no mostró diferencias significativas entre ramas y fuste, en promedio mostró la relación 8-92 (8% floema y 92 % xilema); en caso del IAF el promedio fue de 3,14  $\text{m}^2/\text{m}^2$  y no mostró diferencias entre ramas.

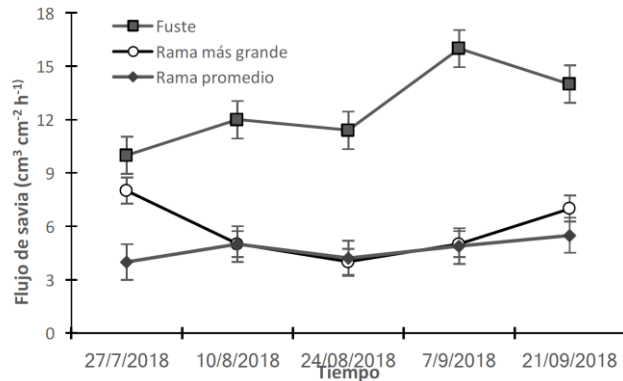
**Tabla 1.** Caracterización anatómica e IAF de los árboles de *S. saman* evaluados.

Variable	Sección del árbol		
	Fuste	Rama de mayor tamaño	Rama promedio
Diámetro (cm)	25,1 A (10,3)	14,5 B (7,5)	9,5 B (5,4)
Densidad de poros (poros/ $\text{mm}^2$ )	4,08 A (3,44)	3,51 B (2,11)	3,01 B (2,42)
Diámetro promedio de poros ( $\mu\text{m}$ )	356,11A (45,19)	256,78 B (59,99)	216,10 B (62,66)
Relación floema-xilema (%)	5-95 A	8-92 A	9-91 A
IAF ( $\text{m}^2/\text{m}^2$ )	3,14 A (1,16)	1,91 B (0,98)	0,89 B (0,55)

Nota: variables con letras distintas muestran diferencias con significancia de 0,05.

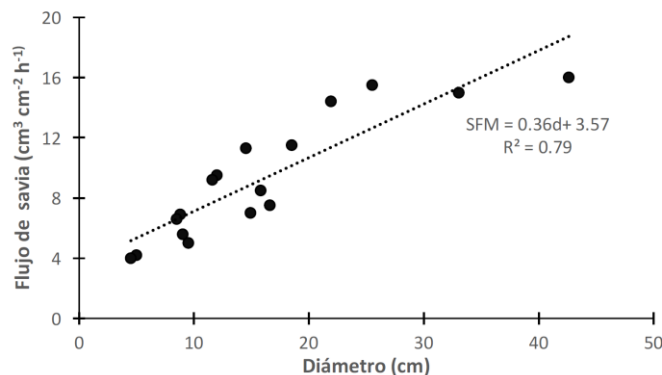
### 3.2 Movimiento de flujo de savia

Se determinó un movimiento de flujo de savia vario significativamente a la sección de árbol evaluada (Figura 1); a nivel de fuste en promedio fue de  $13,9 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , con un valor máximo en 7 de setiembre, mientras el mínimo se presentó el 27 de junio; en caso las ramas gruesas mostraron un valor promedio de  $8,7 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , presentando valores máximos en junio y los mínimos en el mes de agosto, en algunos individuos la rama más gruesa transporte entre el 32 y 45 % de la savia desplazada en el fuste; en caso de ramas promedio el valor medio fue de  $4,5 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ; significativamente menor a las ramas gruesas y fuste.



**Figura 1.** Movimientos de flujo de savia en fuste y ramas en individuos de *S. saman*.

Al analizar la relación de movimiento de flujo de savia con respecto al, se encontró una relación lineal en la que el flujo tendió a aumentar conforme el diámetro fue mayor, encontrando que ramas con densidades de poros menores y menor porcentaje de xilema transportaron poca savia en comparación a ramas gruesas que transportan hasta el 45 % del total de savia (Figura 2). La ecuación determinada para entender el comportamiento fue  $SFM = 3,57 + 0,36 * d$ ; que mostró un coeficiente de determinación del 0,79 y un error inferior al 12 %, por lo que es un modelo se adaptó a la especie y condiciones de est



**Figura 2.** Relación del movimiento de flujo de savia con respecto al diámetro del tronco en *S. saman*.

### 3.3 Relación de los movimientos de flujo de savia con los factores externos

Los resultados de correlación de Pearson (Tabla 2) determinaron:

- i. hay una correlación elevada entre temperatura y humedad relativa con el movimiento de flujo de savia (tanto de fuste como ramas) superior a 0,88;
- ii. La correlación entre IAF es mayor con ramas que con fuste, esto debido afecta directamente el consumo de agua en procesos fotosintéticos;
- iii. No se encontró relación significativa entre las variables de temperatura y humedad relativa con IAF;
- iv. La alta correlación entre el movimiento de flujo de savia de fuste y ramas se debe a ser parte del mismo individuo.

**Tabla 2.** Valores de correlación de Pearson estimado entre el movimiento de flujo de savia y variables ambientales y foliares en árboles de *S. saman*. \*: Significancia al 0,05; ns: no significantes

Variables	Flujo de savia en fuste	Flujo de savia en ramas	IAF	Temperatura	Humedad relativa
Flujo de savia en fuste	1				
Flujo de savia en ramas	0,98*	1			
IAF	0,75*	0,90*	1		
Temperatura	0,92*	0,89*	0,55ns	1	
Humedad relativa	0,88*	0,82*	0,59ns	0,75*	1

## 4. Discusión

### 4.1. Efecto de la anatomía, IAF en el movimiento de flujo de savia

La anatomía de la madera de las especie es fundamental en el movimiento de flujo de savia, aspectos como la densidad y diámetro de poros y la relación floema-xilema afectan directamente el movimiento de flujo (Bush, Hultine, Sperry y Ehleringer, 2010), estudios desarrollados por Hernandez-Santana, Hernandez-Hernandez, Vadeboncoeur y Asbjornsen (2015) con especies arbóreas tropicales determinó que conforme sea mayo el diámetro y densidad de vasos, la especie tiende a mover

---

volúmenes mayores de agua, lo cual incide que el crecimiento sea mayor, pero a su vez genera que la especie sea más susceptible al estrés hídrico y que su sobrevivencia de vea limitada en época seca. Por su parte Corcuera, Camarero y Gil-Peigrin (2004) que la anatomía no solo afecta el movimiento de flujo de agua, sino que también al desarrollo de mecanismos mecánicos ante el estrés hídrico (pérdida de agua) como es la formación de embolismo. Conforme sea mayor el tamaño de vasos la especie más susceptible a la generación de burbujas de oxígeno que pueden desacelerar el movimiento de agua, generando que el individuo limite la transpiración y fotosíntesis y en el mediano plazo disminuya su crecimiento.

Con respecto al IAF la relación con el movimiento de flujo de savia es explicada por Corcuera, Camarero, y Gil-Peigrin (2004) que mencionan que conforme sea mayor la cantidad de hojas en una rama el consumo de agua crecerá esto como parte de los compuestos necesarios para el proceso fotosintético por cual las ramas de mayor tamaño que tenga mayor porcentaje de la copa tendrán consumo de agua mayor en comparación a ramas con poca copa, por lo que la energía y crecimiento se centrarán en dichas áreas, por lo que manejo silvicultural de poda debe considerar los efectos de poda en cuanto capacidad fotosintética y generación de energía en crecimiento de árbol, Gandhi y Herms (2010) destacan que eliminar ramas que generen el 25 a 45 % de energía del árbol puede disminuir en un 31 % la capacidad de crecimiento del individuo en el corto plazo.

#### 4.2 Variación del movimiento de savia entre fuste y ramas

La variación entre el movimiento de flujo de savia entre el fuste y ramas se debe a los principios de conductividad hidráulica presentados por REF: 1. Densidad y tamaño de porosidad, en el fuste es mayor que en rama, aspecto que permite aumentar la

---

movilidad, además que a nivel de fuste el movimiento de agua infiere una mayor presión por parte del árbol. ii. Presión negativa por parte del agua, en la sección de fuste la savia debe transportar con mayor presión al agua desde el sistema radicular, en comparación a ramas que por cercanía de hojas y puntos destino el movimiento requiere una presión menor. iii. Efecto de la transpiración, en ramas la transpiración es mayor en comparación al fuste lo que genera pérdida de presión y con ello menor movimiento de savia en comparación a fuste.

---

## Referencias bibliográficas

- Alvarado-Barrientos, M., Hernandez-Santana, V., & Asbjornsen, H. (2013). Variability of the radial profile of sap velocity in *Pinus patula* from contrasting stands within the seasonal cloud forest zone of Veracruz, Mexico. *Agric. For. Meteorol.*, 108-119.
- Sun, P., & Ma, L. (2002). Research and Application on Water Consumption Characteristics of Water Conservation Tree. *Trees*, 1-9.
- Anfodillo, T., Rento, S., Carraro, V., Furlanetto, L., Urbinati, C., & Carrer, M. (1998). Tree water relations and climatic variations at the alpine timberline: seasonal changes of sap flux and xylem water potential in *Larix decidua* Miller, *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus cembra* L. *Ann For Sci*, 159-172.
- IPCC . (2007). *Climate change 2007*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Matyssek, R., Wieser, G., Patzner, K., Blaschke, H., & Haberle, K. (2009). Transpiration of forest trees and stands at different altitude: consistencies rather than contrasts? *Eur J For Res*, 579-596.
- Corcuera, L., Camarero, J., & Gil-Pelegrin, E. (2004). Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees*, 83-92.
- Gandhi, K., & Herms, D. (2010). Direct and indirect effects of alien insect herbivores on ecological processes and interactions in forests of eastern North America. *Biol. Invasions*, 389-405.
- Bush, S., Hultine, K., Sperry, J., & Ehleringer, J. (2010). Calibration of thermal dissipation sap flow probes for ring and diffuse-porous trees. *Tree Physiol.*, 1545-1554.

- 
- Aguadé, D., Martínez-Vilalta, J., & Poyatos, R. (2011). Water relations of Scots Pine at its dry limit: effects of crown condition and competition by co-occurring Holm. *Trees*, 1100- 1121.
- Oberhuber, W., Kofler, W., Schuster, R., & Wieser, G. (2014). Environmental effects on stem water deficit in co-occurring conifers exposed to soil dryness. *Int. J. Biometeorol.*, 1-10.
- Hernandez-Santana, V., Hernandez-Hernandez, A., Vadeboncoeur, M., & Asbjornsen, D. (2015). Scaling from single-point sap velocity measurements to stand transpiration in a multispecies deciduous forest: uncertainty sources, stand structure effect, and future scenarios. *Can. J. For. Res.*, 1489–1497.
- Hoerber, S., Leuschner, C., Köhler, L., Arias-Aguilar, D., & Schuldt, B. (2014). The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate. *For. Ecol. Manag.*, 126-136.
- Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 565-589.
- Valverde, J., Guevara-Bonilla, M., Arias, D., Briceño, E., & Esquivel, E. (2017). Efectos de las actividades de labranza en el índice de área foliar en una plantación de *Tectona grandis* en la zona norte de Costa Rica. *Maderas y Bosque*, 1-17.
-

Producto 02: Aplicación de los conocimientos adquiridos para investigaciones a nivel de invernadero y que se resumen en el artículo científico en estudios de invernadero (El artículo se encuentra en revisión en la revista Colombia Forestal, Revista indexada en SCOPUS)

**Efectos del estrés hídrico en el desarrollo fisiológico de plántulas de *Gliricidia sepium* (Jacq.)**

**Kunth ex Walp. en condiciones de invernadero**

**Effects of water stress on the physiological development of seedlings of *Gliricidia sepium***

**(Jacq.) Kunth ex Walp. under greenhouse conditions**

**Título corto:** Efecto estrés hídrico en *Gliricidia sepium*

Juan Carlos Valverde-Otárola<sup>1</sup>, Dagoberto Arias-Aguilar<sup>2</sup>

## **Resumen**

El estrés hídrico es una reacción fisiológica de las plantas ante la disponibilidad limitada de agua. El estudio se valoró el efecto del estrés en plántulas de *G. sepium* cultivadas en condiciones de invernadero, utilizando plantas testigo y dos tipos de estrés (lineal y cíclico). El estrés generó reducciones en el crecimiento en altura del 30% y reducción del 40% de la lámina foliar. Las plantas con estrés lineal mostraron a los 98 días un estrés de severo generando con valores fisiológicos mínimos (fotosíntesis  $4,51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , transpiración  $6,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , conductancia  $48,6 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), en cambio las plantas con estrés cíclico si bien se expusieron a un estrés moderado pudieron presentar capacidad de recuperación con valores fisiológicos finales estables mínimos (fotosíntesis  $12,96 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , transpiración

---

<sup>1</sup> Escuela de Ingeniería Forestal, Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3181-1346>, apartado postal: 159-7050 Cartago, Costa Rica. Correo electrónico: [jvalverde@tec.ac.cr](mailto:jvalverde@tec.ac.cr). Autor para correspondencia.

<sup>2</sup> Escuela de Ingeniería Forestal, Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3056-9172>, apartado postal: 159-7050 Cartago, Costa Rica. Correo electrónico: [darias@tec.ac.cr](mailto:darias@tec.ac.cr)

6,22  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , conductancia 196,05  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) con un retardo del crecimiento del 30% con respecto a las plantas testigo.

**Palabras clave:** crecimiento, estrés lineal, estrés hídrico, fotosíntesis, transpiración, turgencia foliar.

### **Abstract**

Water stress is a physiological reaction of plants to limited availability of water. The study evaluated the effect of stress on *G. sepium* seedlings grown under greenhouse conditions, using control plants and two stress types (linear and cyclic). The stress generated reductions in height growth of 30% and reduction of 40% of leaf blade. Plants with linear stress over 98 days a severe stress generating minimal physiological values (photosynthesis 4.51  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , transpiration 6.56  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , conductance 48.6  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), whereas plants with cyclic stress were exposed to moderate stress in order to recover their capacity for recovery with stable final physiological values (photosynthesis 12.96  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , transpiration 6.22  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , conductance 196.05  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) with a growth retardation of 30% with respect to the control plants.

**Keywords:** growth, linear stress, water stress, photosynthesis, transpiration, leaf turgor.

### **Introducción**

El estrés hídrico es una respuesta fisiológica de las plantas a la disminución del agua disponible en el ambiente, que incide en un desequilibrio entre la transpiración y la absorción de agua (Myers 1988, Hammani *et al.* 2013, Girón *et al.* 2015), este fenómeno no solo ocurre cuando hay disponibilidad limitada del agua, sino también por temperaturas en el suelo extremadamente altas o bajas, altos valores de salinidad, baja presión atmosférica o una combinación de los factores anteriormente mencionados (Girón *et al.* 2015).



La respuesta de la planta ante la condición de estrés por la falta de agua es inmediata (Roussos *et al.*, 2010; Varone *et al.*, 2012; Hemmi *et al.*, 2015); primeramente, el crecimiento se ve afectado debido a la pérdida de turgencia que incide en la reducción de volumen celular y aumento de solutos que generan daños mecánicos celulares que pueden incidir en la reducción de crecimiento, fenómeno que es explicado por el modelo Lockhar-Passioura:

$$C = m \cdot (\psi_p \cdot \gamma)$$

Donde  $C$  es tasa de crecimiento,  $m$  es la extensibilidad pared celular,  $\psi_p$  es tensión umbral de la pared celular y  $\gamma$  es el umbral de turgencia; cuando una planta entra en estrés hídrico se da un descenso del valor  $m$  y un aumento de  $\gamma$ , inhibiendo el desarrollo foliar y el crecimiento del meristemo apical y los meristemos laterales. Maallath *et al.* (2010) y Di Vaio *et al.*, (2013); mencionan que la planta puede desarrollar tres niveles de estrés, (i) mínimo: genera pérdida de turgencia celular, reducción de la tasa de expansión celular, disminución de la síntesis de pared celular y limitaciones en la síntesis de proteínas. (ii) moderado: incide en aumentos del ácido abscísico (ABA) y cierre estomático parcial o total y (iii) máximo: en el que la planta produce cavitación de los elementos del xilema, caída de la hoja, acumulación de solutos orgánicos, llegando al punto de marchitez de la planta.

Blum (2011) menciona que el estrés hídrico en especies tropicales incide en una reducción significativa de la conductividad estomática y transpiración debido al cierre de estomas; mientras la asimilación fotosintética es afectada conforme el estrés hídrico sea mayor debido a la resistencia de los cloroplastos que se afectan de manera directa conforme la reducción de la expansión foliar aumente y se genera un cierre total de los estomas (Varone *et al.*, 2012). Estudios previos de Otruño *et al.*, (2006) en árboles maduros de *Citrus limon* y *C. aurantium* encontraron cambios en la conductividad estomática y turgencia foliar después de 15 días sin irrigación y embolismo en el xilema a los 50 días de iniciado el experimento; por su parte Guerfel *et al.*, (2009) estudiaron la especie *Olea europea* de un año de edad y encontraron reducciones en el contenido de humedad,

densidad estomática y espesor de hoja en plantas con más de 20 días sin agua, además de reducciones de un 40% de la asimilación fotosintética y 64% en la conductividad estomática.

En cuanto especies arbóreas forestales se destaca el estudio de Krause *et al.*, (2012) con tres especies tropicales, encontrando reducciones del 20% en el crecimiento de los árboles con estrés hídrico, pérdida de un 25% en la biomasa foliar y reducciones en la tasa fotosintética en un 15%. Ehrenberger *et al.* (2012), determinó para *Quercus robur*, el valor de turgencia foliar óptima es de 186 kPa en el cual los niveles fotosintéticos son máximos y tiene mayor actividad fisiológica, a su vez mostró que la turgencia es el primer indicador de estrés hídrico por salinidad en el suelo encontrado reducciones del 25% en las curvas de turgencia en suelos alfisoles con salinidad superiores al 2% en Europa Central.

Ante tal panorama se hace necesario valorar y determinar los niveles de estrés hídrico que pueden soportar las especies arbóreas tropicales que se implementan en reforestación, con el fin de generar prácticas de manejo que permitan aumentar su sobrevivencia, especialmente en sus primeros años de establecimiento (Blum, 2011) y mejorar la capacidad de adaptación al cambio climático (Lim, 2013). En el caso de *Gliricidia sepium*, es una especie tropical de madera preciosa que es muy utilizada en sistemas agroforestales, dado que desarrolla simbiosis con bacterias, que contribuye a la nitrificación de suelos, aspecto que mejora la calidad nutricional del suelo. Por su capacidad de rebrote, esta especie presenta características óptimas para su uso en bioenergía debido a su alto poder calórico (Zaharah *et al.*, 1999; Lim, 2013). El presente el objetivo del estudio evaluó los efectos del estrés hídrico en el desarrollo fisiológico de plántulas de *G. sepium* en condiciones de invernadero. El entendimiento de la respuesta al estrés hídrico ayudará a optimizar los aspectos del cultivo forestal con esta especie.

## **Materiales y Métodos**

### *Especie y condiciones de estudio*

Se seleccionaron 112 plántulas de *Gliricidia sepium* de tres meses de edad, procedentes de un huerto semillero del CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza), ubicado en Turrialba, Costa Rica. Las plántulas seleccionadas se caracterizaron por tener una altura, diámetro a la base y composición foliar similar y se sembraron en macetas (con dimensiones de 30 cm de diámetro y 35 cm de profundidad), en grupos de 4 plantas por maceta. El sustrato utilizado es de fertilidad media y se caracterizó por ser arcilloso, con un pH promedio de 4,9 y libre de piedras y desechos orgánicos.

El sitio de estudio se localizó en el vivero de la Escuela de Ingeniería Forestal del Tecnológico de Costa Rica, ubicado en Cartago, Costa Rica (9°50'57.91"N; 83°54'37.27"W), situado a una altitud de 1392 m, con una temperatura media anual de 24°C y una precipitación anual de 2100 mm, distribuida en su mayoría en 7 meses lluviosos (IMN, 2015). El invernadero fue protegido con una capa plástica de poliuretano transparente y malla de sombra de PEAD (polímero de alta densidad al 60 %) de color verde. El sitio presentó una temperatura interna que varió entre los 28 y 32 °C, con una humedad relativa que varió del 80 al 90 % y las plantas se ubicaron dentro del invernadero por tres semanas antes del inicio de experimento para asegurar la aclimatación de los individuos al sitio y se les dosificó 50 ml de agua/planta cada dos días. También se controló que recibieran la misma cantidad de horas luz (en promedio 8 horas). La homogeneidad en luminosidad fue verificada con un luxómetro marca Dr.Meter® modelo LX1330B (con valores promedio de 132 000 lux). Adicionalmente para evitar efectos de borde se colocó una línea de macetas con *Gmelina arborea* alrededor de las macetas de estudio (con una separación de 15 cm).

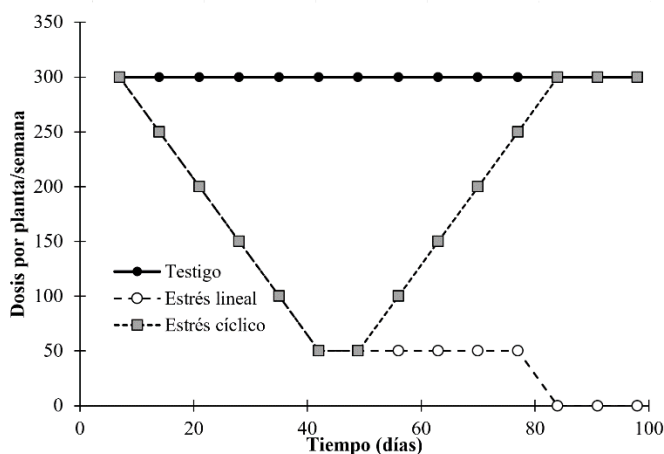
#### *Modelos de estrés hídrico implementados*

Se desarrollaron tres modelos de estrés hídrico (figura 1) generados a partir de la metodología de Zimmermann *et al.* (2008) y datos climáticos de la Zona Pacífica Norte de Costa Rica (IMN, 2015).

Los modelos de simulación fueron: un testigo (ningún estrés hídrico), estrés hídrico lineal y estrés hídrico cíclico. El estudio simuló los tres modelos por un periodo de 98 días.

Las plantas del tratamiento testigo se les aplicó de manera constante 300 ml/planta/semana durante todo el estudio (figura 1.). Con el estrés lineal se redujo semanalmente el agua a razón de 50 ml/planta/semana hasta el día 35, posterior al cual se mantuvo la dosis de 50 ml/semana/planta hasta el día 77 y para las tres últimas semanas del experimento no se aplicó agua a las plantas. En caso de estrés cíclico, se aplicaron las mismas dosis de estrés lineal hasta el día 49, posterior a dicha fecha nuevamente se aplicó un aumento de dosis a razón de 50 ml por planta/ semana hasta el día 77 que llegó a ser la dosis de 300 ml/planta/semana que se mantuvo hasta el día 98.

Para cada simulación de estrés hídrico se utilizaron 8 macetas (32 plántulas). Se utilizó agua a temperatura ambiente y su aplicación fue de tipo manual, controlada con una probeta graduada de 500 ml.



**Figura 1.** Dosificación de agua por planta semanal aplicada a las plantas de *G. sepium* bajo tres tratamientos de manejo hídrico en condiciones de invernadero.

A cada planta de *G. sepium* se le seleccionó una hoja compuesta de edad intermedia, libre de defectos para valorar los siguientes parámetros: tasa fotosintética neta ( $A_n$ ), transpiración ( $E$ ), Área foliar específica (AFE), contenido relativo de clorofila (medido con SPAD), conductividad estomática ( $G_s$ ), contenido de humedad foliar (CHF) y turgencia foliar (Pp). Las variables  $A_n$ ,  $E$  y AFE se evaluaron al inicio (día 0) y el día final de la prueba (día 98), mientras que la turgencia foliar se evaluó durante todo el experimento, programando el equipo para captación de datos cada 15 minutos. Las variables restantes se valoraron cada 14 días. Las mediciones se realizaron entre las 09:00 y 11:00 (GMT-6 Central America), llevando control de la temperatura, humedad relativa y luminosidad con el fin que su variabilidad no infiriera en los datos obtenidos. A continuación, se especifica el procedimiento realizado para cada parámetro:

i. Tasa fotosintética neta y transpiración: ambos parámetros se evaluaron con un medidor de intercambio gaseoso CIRAS-II (PP Systems ®, USA). El CIRAS-II se calibró con un flujo constante de  $\text{CO}_2$  de 380 ppm y se programó para realizar las curvas de asimilación fotosintética de 0 a 2000  $\mu\text{mol}$  (quanta)  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en intervalos de 200  $\mu\text{mol}$  (quanta)  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en un área estándar de 2,5  $\text{cm}^2$  de la hoja. La cubeta de medición del instrumento se ubicó en el lado derecho de todas las hojas para estandarizar el proceso de medición.

ii. Valor del contenido relativo de clorofila en las hojas: Las mediciones del contenido potencial de clorofila se realizaron con un SPAD-502 (Konica Minolta®) que cuenta con un área efectiva de valoración de 5  $\text{mm}^2$ . Dado que la especie tiene hojas compuestas, se tomó la medición a cada hojuela que la conformaba, únicamente se omitieron las hojuelas que no se adaptaran al punto de entrada del equipo o que mostraran algún defecto.

iii. Conductividad estomática: se evaluó mediante el uso de un Leaf Porometer CS-1 (Degacon Devices, Inc®) que cuenta con una cámara de apertura de medición de 6,35 mm de diámetro; el equipo previamente se comparó con los datos de conductividad estomática del CIRAS II para evitar

variaciones entre sí, su implementación se debió a su rapidez de medición que permitió tomar tres mediciones por planta en la primera hojuela de la hoja compuesta.

iv. Turgencia Foliar: este parámetro se determinó mediante unidades ZIM-probe (Yara®) de 82 mm<sup>2</sup> de cobertura, programada para tomar los datos cada 15 minutos según recomienda la metodología de Zimmermann *et al.* (2008), los valores de turgencia foliar ( $P_p$ ) son generados a partir del principio de la ecuación 1.

$$P_p = \left( \frac{b}{aP_c + b} \right)^{\frac{1}{a}} \cdot F_a \cdot P_{clamp} \quad (1)$$

Donde  $a$  y  $b$  son constantes,  $F_a$  es el factor de atenuación específico de la hoja y  $P_{clamp}$  es un factor de atenuación del sensor. Las hojas seleccionadas para adquirir datos con el Zim-probe, se caracterizaron por no tener presencia de agua superficial ni defectos o decoloraciones atípicas que generan distorsiones en la medición.

v. Contenido de humedad foliar: de cada planta se extrajo una hoja compuesta que se pesó y secó a una temperatura de 80°C por 48 horas para obtener el peso seco que permitió calcular el contenido de humedad con la Ecuación 2.

$$CHF(\%) = \left( \left( \frac{PS}{PV} \right) - 1 \right) \cdot 100 \quad (2)$$

Donde CHF es el contenido de humedad en porcentaje, PS es el peso seco de la hoja compuesta (en gramos) y PV es el peso verde de la hoja compuesta (en gramos)

vi Área foliar específica: la totalidad de hojas colectadas de cada planta se escanearon y analizaron en el programa WIN FOLIA versión 2012 pro (Regent Instrument, 2012), implementando el sistema de caracterización de píxeles para determinar el SLA promedio de cada planta y tratamiento.

vii. Análisis de biomasa: en el inicio de la prueba se cosecharon 16 plántulas para calcular el peso seco de hojas, raíz, tallo y total; posteriormente en día 98 se desarrolló una cosecha de las restantes 96 plantas, cada una se segmentó en sus distintos componentes y se secaron 100°C por un periodo de 48 horas para calcular el peso seco.

#### *Diseño experimental y análisis de resultados*

Se implementó un diseño experimental simple aleatorio, en el cual se evaluó si existen diferencias significativas entre los tratamientos de estrés hídrico en cada fecha de medición para lo cual se implementó un análisis de varianza de una vía (One way ANDEVA) y las variables que mostraron diferenciaciones se les aplicó prueba de Tukey con una significancia de 0,05. Los análisis se realizaron con en el programa STATISTICA 9.0 (Statsoft, 2015). En cada análisis se verificaron los supuestos de normalidad de los residuales y la homogenización de las varianzas.

### **Resultados**

#### *Crecimiento y desarrollo de las plantas*

En el cuadro 1 se presentan los valores de crecimiento, biomasa seca y caracterización de las hojas de los individuos en el día de inicio y final del experimento, es importante destacar que en el día 0 los parámetros analizados no mostraron diferencias entre sí. El diámetro a base promedio en día 0 fue de 4.03 mm, posterior del ensayo su valor aumentó a 5.83 mm, sin mostrar diferencias significativas entre los tratamientos, por su parte la altura inicialmente fue de 257.2 mm, y vario significativamente en el día 98 obteniendo que las plantas testigo mostraron las alturas mayores (398.8 mm) en comparación a las plantas con estrés (de 291.9 mm) que no presentaron diferenciación de altura entre los dos tratamientos.

Con el respecto a la biomasa seca, en día 0 en promedio era 1.154 g correspondientes a 5% en hojas, 72% en tallo y 23% raíz, el comportamiento varió en día 98 mostrando en las plantas testigo un aumento del 2.01 g dispuestos en el tallo y raíz principalmente, en cambio las plantas en estrés cíclico con un aumento de 1.586 g acumulado en fuste y el estrés lineal con el menor aumento de apenas 0.82 g apenas perceptible en tallo y raíz.

En cuanto al análisis de la hoja en día 0 las plantas presentaron una cantidad media de 6.5 hojas con un AFE de 13.6 cm<sup>2</sup>; en cambio con día 98 las plantas testigo duplicaron la cantidad de hojas en la planta con 12.9 con un AFE mayor de 22.5 cm<sup>2</sup>, en cambio las plantas con estrés lineal obtuvieron disminución de hojas presentando en promedio 2.0/planta, con un aumento mínimo de AFE a 8.4 cm<sup>2</sup>. Finalmente, las plantas con estrés cíclico presentaron 5.9 hojas/planta con un aumento del AFE a 15.6 cm<sup>2</sup>.

**Cuadro 1.** Valores inicial y final de crecimiento, masa seca y característica de la hoja en las plantas testigo y con estrés lineal y cíclico de *G. sepium*

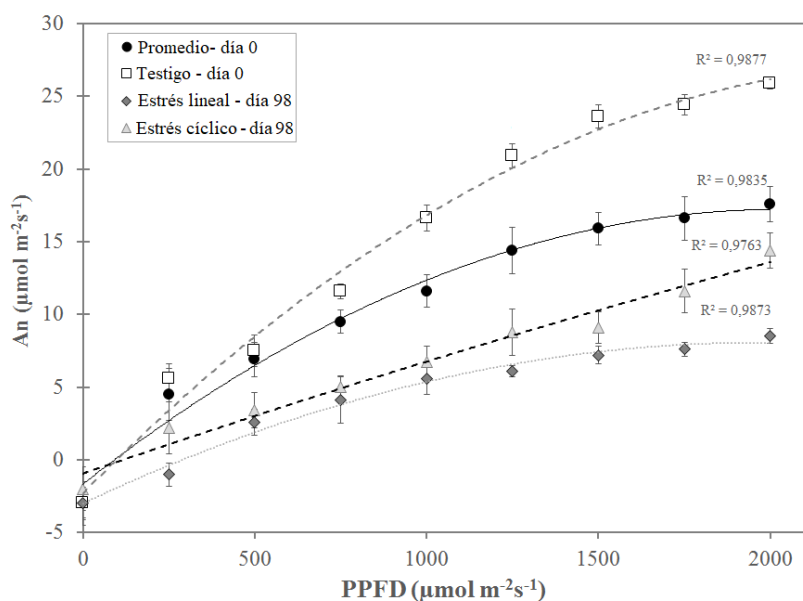
Variable	Tratamiento / día					
	Día 0			Día 98		
	Testigo	Estrés lineal	Estrés cíclico	Testigo	Estrés lineal	Estrés cíclico
Crecimiento (mm)						
Diámetro en base (mm)	3.96 <sup>a</sup> (0.36)	4.05 <sup>a</sup> (0.39)	4.06 <sup>a</sup> (0.26)	6.45 <sup>a</sup> (0.80)	5.35 <sup>a</sup> (1.61)	5.69 <sup>a</sup> (1.09)
Altura (cm)	253.1 <sup>a</sup> (20.5)	259.0 <sup>a</sup> (17.7)	259.5 <sup>a</sup> (15.66)	398.8 <sup>a</sup> (17.1)	284.1 <sup>b</sup> (41.1)	299.6 <sup>b</sup> (46.6)
<i>Peso seco (g)</i>						
Total	1.191 <sup>a</sup> (0.506)	1.156 <sup>a</sup> (0.479)	1.115 <sup>a</sup> (0.458)	3.199 <sup>a</sup> (0.125)	1.974 <sup>c</sup> (0.554)	2.740 <sup>b</sup> (0.206)
Hojas	0.066 <sup>a</sup> (0.033)	0.070 <sup>a</sup> (0.040)	0.060 <sup>a</sup> (0.039)	0.125 <sup>a</sup> (0.018)	0.084 <sup>b</sup> (0.031)	0.088 <sup>b</sup> (0.041)
Ramas	0.869 <sup>a</sup> (0.156)	0.830 <sup>a</sup> (0.114)	0.799 <sup>a</sup> (0.206)	2.061 <sup>a</sup> (0.130)	1.528 <sup>c</sup> (0.120)	1.748 <sup>b</sup> (0.167)
Raíz	0.256 <sup>a</sup> (0.189)	0.256 <sup>a</sup> (0.189)	0.256 <sup>a</sup> (0.189)	1.043 <sup>a</sup> (0.468)	0.363 <sup>c</sup> (0.159)	0.550 <sup>b</sup> (0.240)
<i>Hojas</i>						
Número de hojas	6.9 <sup>a</sup> (3.2)	6.1 <sup>a</sup> (2.9)	6.4 <sup>a</sup> (2.5)	12.9 <sup>a</sup> (3.3)	2.0 <sup>c</sup> (2.0)	5.9 <sup>b</sup> (2.8)
AFE (cm <sup>2</sup> )	12.5 (3.9)	14.5 (4.1)	13.8 (3.8)	22.4 <sup>a</sup> (4.5)	8.9 <sup>c</sup> (5.1)	15.5 <sup>b</sup> (6.5)

Nota: letras distintas muestran diferencias significativas con P>0.05

*Asimilación fotosintética neta y transpiración*



Con respecto a la asimilación fotosintética neta ( $A_n$ ), en las plantas en día 0 no mostraron variaciones entre tratamientos (Figura 2) mostrando un aumento de  $A_n$  exponencial en función al PPFD, con una  $A_n$  max de  $(14.95 \pm 2.16) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En día 98 la  $A_n$  varió con cada tratamiento, si bien mantuvo la tendencia de aumento del  $A_n$  en función de PPFD. Las plantas testigo presentaron una curva de asimilación superior a las plantas en estrés, obteniendo un  $A_n$  max de  $(25.6 \pm 1.33) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , caso distinto a las plantas expuestas en estrés que entre sí mostraron diferenciaciones en sus curvas de asimilación después de los  $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; en estrés cíclico se dio una  $A_n$  max de  $(12.96 \pm 2.60) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , correspondiente a un 49% menos con respecto a la  $A_n$  max de las planta testigo y un 13% menos que las plantas en día 0. Caso similar se dio con las plantas de estrés lineal que presentaron el  $A_n$  máximo de  $(4.51 \pm 1.16) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , valor representante una reducción de  $A_n$  de un 83% con respecto al  $A_n$  testigo en día 98 y 69.9% menos con  $A_n$  max en día 0.



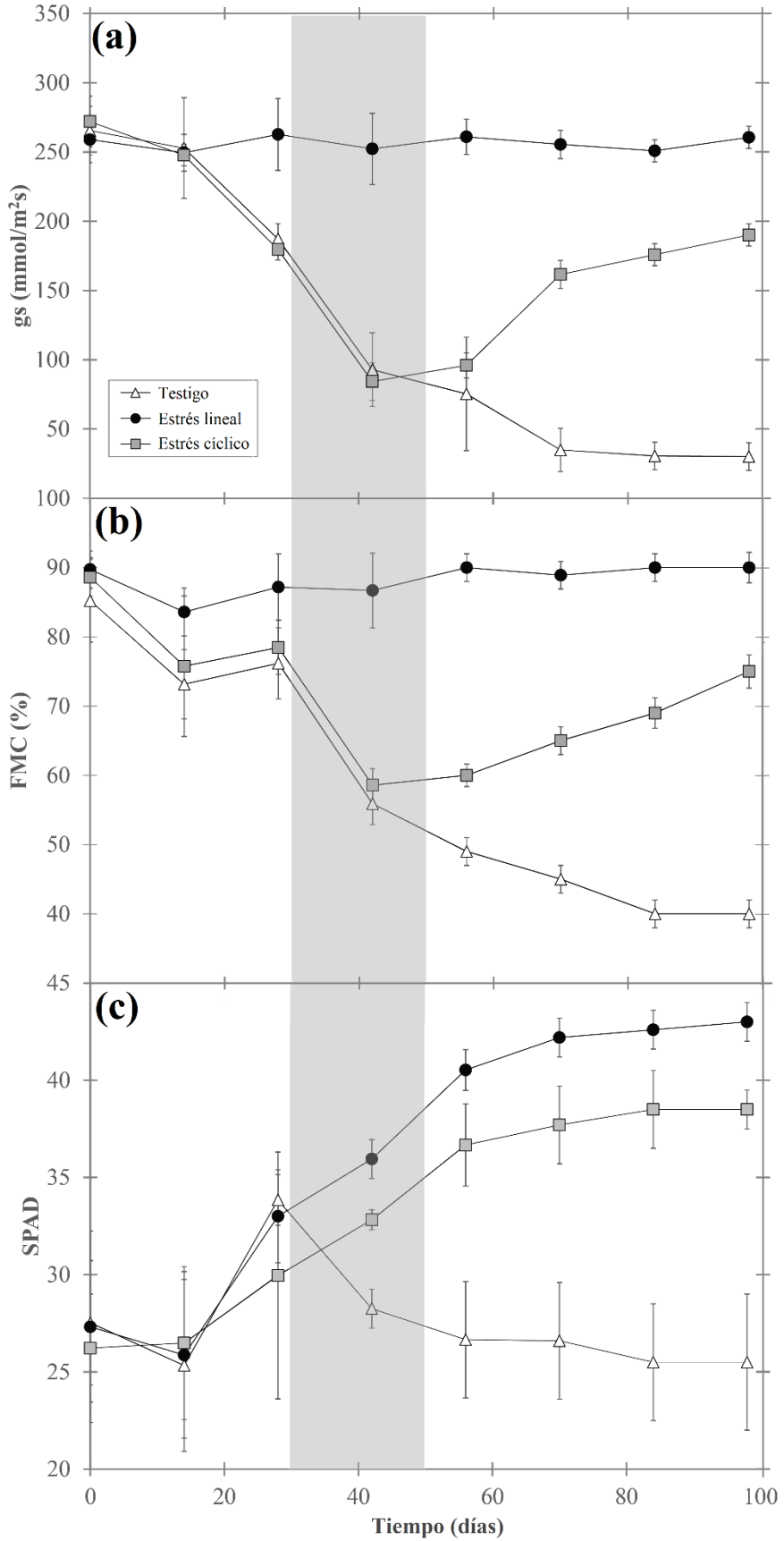
**Figura 2.** Curvas de Asimilación fotosintética neta ( $A_n$ ) con respecto a la Photosynthetic Photon Flux Density (PPFD), obtenida en día 0 y día 98 en plantas de *G. sepium* bajo tres tratamientos de estrés hídrico en condiciones de invernadero.

En cambio con la transpiración (E) en día 0, no mostró diferencias significativas entre tratamientos, mostrando un valor medio de  $(5.66 \pm 1.82) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , que varió considerablemente en DOY 98, las plantas testigo mostraron un aumento de E a  $(11.36 \pm 3.44) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , significativamente mayor a las plantas en estrés que presentaron valores de  $(6.56 \pm 2.44) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en estrés cíclico y  $(6.22 \pm 1.99) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con estrés lineal.

#### *Conductividad estomática, SPAD y contenido de humedad foliar*

Se encontraron diferencias significativas de la conductividad estomática (Gs) y el contenido de humedad foliar (CHF) y mostraron una tendencia similar en su comportamiento (figura 1a y 1b respectivamente). Los tratamientos no mostraron diferencias significativas hasta el día 14, posteriormente las plantas testigo estabilizaron sus valores hasta día 98, obteniendo un Gs promedio de  $(250.16 \pm 2.33) \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y CHF promedio del  $(89.5 \pm 3.95)\%$ ; en cambio las plantas con estrés presentaron reducciones de Gs y CHF, obteniendo valores similares hasta el día 42 de  $97.62 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Gs) y  $59.45\%$  (CHF); posterior al día 42 los comportamiento de ambos grupos vario: con el estrés cíclico se presentó la tendencia de aumento de Gs y FMC hasta el día 98 obteniendo un valor medio de  $196.05 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Gs) y  $78.3\%$  (FMC). En cambio, con estrés lineal, la tendencia de disminución de los parámetros se mantuvo y estabilizó después del día 70 con  $48.6 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Gs) y  $46.3\%$  (FMC)

Para los valores obtenidos con el SPAD (Figura 3c) se presentaron tendencias distintas, hasta día 28 los tres tratamientos no mostraron diferencias y con una tendencia de aumento gradual del SPAD; a partir del día 42 se dan diferencias obteniendo que los valores SPAD de las plantas testigo y con estrés cíclico superaron significativamente a las plantas con estrés lineal, que mostraron una tendencia a reducir su valor hasta el final de la prueba mostrando un aumento de la variabilidad de los valores SPAD conforme avanzó el tiempo. En cambio, las plantas testigo y en estrés cíclico mantuvieron un aumento del SAPD hasta el día 72, momento en el cual se estabilizaron los valores, manteniendo la diferenciación siendo que las plantas testigo presentaron valores mayores a los de estrés cíclico.



**Figura 3.** Variabilidad de la conductividad estomática (Gs), contenido de humedad foliar (FMC) y contenido relativo de clorofila (SPAD) en función al tiempo obtenidos en plantas de *G. sepium* bajo tres tratamientos de estrés hídrico en condiciones de invernadero.

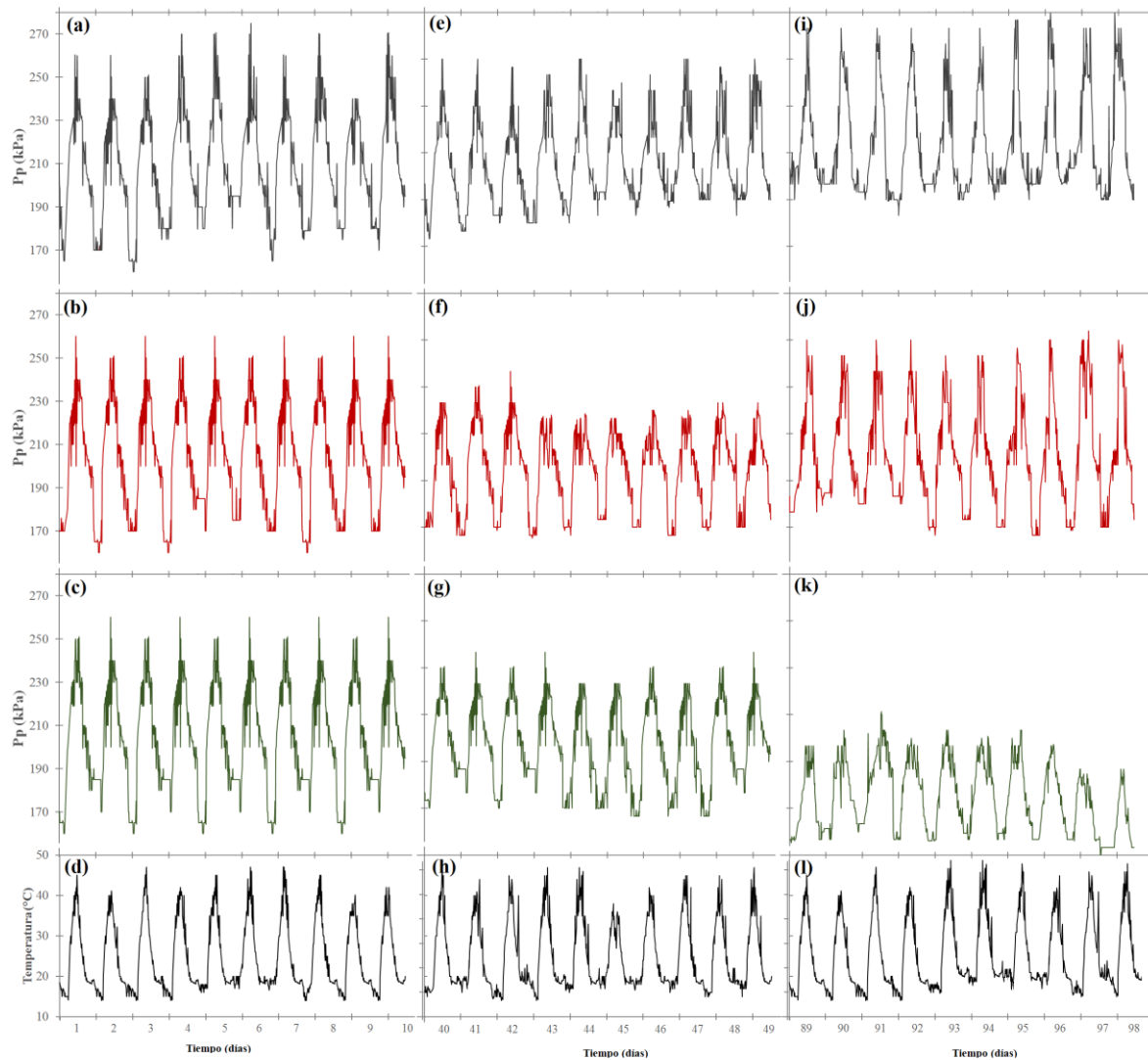
#### *Turgencia foliar*

En la figura 4, se muestra la variación de la turgencia foliar (Pp) y la temperatura en función del tiempo. El comportamiento de Pp en los primeros 10 días (Figura 4a, 4b y 4c) es similar en los tres tratamientos, los valores mínimos de Pp se presentaron entre 12:00 y 06:00 con turgencia de (185 a 199) kPa a una temperatura mínima de 15 a 18°C (Figura 3d), este comportamiento varió entre las 06:00 y 11:30, tendiendo a aumentar tanto Pp como la temperatura que presentaron los valores máximos entre las 11:30 y 14:00 horas con turgencia de (240 a 260) kPa a temperaturas de (43 a 46) °C, posterior de las 14:00 horas nuevamente se dio la tendencia de reducción de Pp hasta las 12:00, momento en el cual vuelve a iniciarse el ciclo de variación.

En el periodo del día 40 al 49 únicamente las plantas testigo (Figura 1e) mantuvieron el comportamiento de turgencia inicial, pero con un aumento de Pp mínimo de (195 a 205) kPa y máximo de (250 a 260) kPa. Mientras que las plantas con estrés (que en ese momento recibían una dosis semanal de 50 ml/planta) mostraron oscilaciones significativas entre el día y la noche (Figura 1f y 1e). La Pp mínima empezó a aumentar en la noche de 190 kPa (día 140) a 210 kPa (día 49), mientras que durante el día se dieron disminuciones del valor máximo, siendo para el día 40 un valor de 250 kPa y de 165 kPa para el día 49, ocurriendo que en los días 46, 47 y 48 no se diera un comportamiento predecible de la turgencia, sino que presentara oscilaciones considerables que incidieran que en el día 47 se mostrara una nueva tendencia en la cual los Pp máximos se obtuvieran en horas de la noche y Pp mínimos en el día.

Finalmente, entre los días 89 y 98 se repite el comportamiento de la planta testigo pero con aumentos en la Pp durante la noche que varió de 205 a 215 kPa, mientras que durante el día, la turgencia disminuyó a 220 a 230 kPa (Figura 3i). Las plantas con estrés hídrico recuperaron turgencia en comparación al día 49 (con la dosis máxima de agua semanal de 300 ml/planta), mostrando valores máximos de 250 a 260 kPa entre las 11:30 y 14:00, en la noche presentaron turgencia mínima de 180 a 190 kPa. Finalmente, las plantas con estrés líneal (en ese momento no tenía dosis alguna de agua) mantuvo el comportamiento inverso de turgencia obtenido después del día 48, presentando el Pp máximo de 150 a 160 kPa en horas de la noche (Figura 3k). En cambio el Pp mínimo se dio en el día con una variación de 100 a 110 kPa.

En todo momento del experimento (Figura 3d, 3h y 3l) la temperatura mostró leves variaciones, mostrando temperaturas mínimas en la noche de 15 a 20°C y máximas en el día de 44 a 47°C.



**Figura 4.** Turgencia foliar (Pp), temperatura y humedad relativa en los períodos del día 0 a 10, día 40 a 49 y el día 89 a 94, en plantas de *G. sepium* bajo tres tratamientos de estrés hídrico en condiciones de invernadero.

## Discusión

Una reducción en el crecimiento de las plantas, en conjunto con el estancamiento en la acumulación de masa seca, así como una disminución del AFE y caída de hojas (Cuadro 1) mostraron ser las evidencias visuales del estrés hídrico en las plantas de *G. sepium*, lo cual es congruente con los

resultados según menciona Pedrero *et al.*, (2014) en plantas tropicales. Es importante destacar que las plantas por procesos evolutivos han desarrollado mecanismos de tolerancia y evitación al estrés hídrico. Los mecanismos de tolerancia son adaptaciones fisiológicas que permiten a la planta acumular agua o dosificarla con el fin de sobrevivir periodos de sequía, mientras los mecanismos de evitación son medidas de respuesta a las condiciones de estrés extendidas y que se tiende a modificar según el sitio. Maallath *et al.* (2010) y Sánchez-Costa *et al.* (2015) identificaron cuatro mecanismos de evitación al estrés en especies tropicales: (i) variando la superficie foliar por la que el agua se transpira, (ii) controlando la pérdida de agua por unidad de superficie foliar mediante los estomas, (iii) modificando la conductividad hidráulica entre las distintas partes de la planta para minimizar las embolismo y (iv) adaptando el sistema radicular para mejorar la captación de agua.

En el presente estudio se verificaron reducciones superiores al 20% del AFE (Cuadro 1), con disminuciones del 50% de la cobertura de hojas y reducciones superiores al 45% en la transpiración de las plantas en estrés, esto se puede explicar en función de las conclusiones de Zimmermann *et al.*, (2007) y Westhoff *et al.*, (2009) que mencionan que el estrés de una planta está altamente ligado a la turgencia, debido a que la disponibilidad de agua que tenga la planta afecta su desarrollo fisiológico, Guerfel *et al.*, (2009) encontró para variedades de olivo un efecto directo de la pérdida de turgencia en el desarrollo de las plantas, definiendo que pérdidas de turgencia de un 10 al 15 % podría retardar el crecimiento de los árboles juveniles en un 30% debido al impacto que se genera en la producción de proteínas y acumulación de solutos orgánicos, que pueden generar intoxicaciones y daños foliares significativos. En el presente estudio se encontró que en día 98, se dio un comportamiento diferente entre las plantas control y las de estrés lineal que según Blum (2011) se explica por un estrés crítico que podría incidir en el marchitamiento de las plantas.

El proceso de estrés hídrico obtenido se pudo categorizar en las fases formuladas por Maallath *et al.* (2010); Di Vaio *et al.*, (2013); de la rosa *et al.* (2014); Sánchez-Costa *et al.* (2015) que realizan la

clasificación en estrés mínimo, moderado y severo. Utilizando este criterio se encontraron diferencias significativas en Gs, LMC y Pp (este último facilitó identificar cada fase). La primera fase de estrés mínimo Maallath *et al.* (2010) atribuyen cambios metabólicos y físicos significativos, se da una disminución en la síntesis de proteínas que incide en la reducción del espesor de las paredes celulares; además un aumento de transpiración, reducción de turgencia foliar y de la expansión foliar. También se incide en cierres estomáticos de tipo hidropasivos de manera esporádica en los momentos de mayor temperatura en el día (Blum, 2011), este comportamiento se denotó después del día 12 mostrando disminuciones de un 20% en CHF, leves reducciones de Gs (inferiores a  $22 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y cambios visuales en la angulación foliar, en el caso de *G. sepium* es una especie que sus hojas presentan peciolo gruesos que permiten generar movimientos de la hoja para reducir o aumentar la incidencia de la lámina foliar al calor (Fernández *et al.* 2011), esto producto de la pérdida de Pp que varió 10 a 15 kPa similares a los presentados por Rodríguez-Domiguéz *et al.* (2012) con arbustos juveniles de Olivo.

La segunda fase de estrés considerada como moderada (Figura 3 y 4) se presentó a partir del día 42, los valores de Pp presentaron variaciones superiores a los 60 kPa y con un comportamiento atípico al presentado en la fase anterior que mostró aumentos del Pp durante el día llegando a valores máximos a las 12:00 y posterior a ello, la presión disminuyó obteniendo valores mínimos en la noche debido al movimiento de agua foliar. Zimmermann *et al.*, (2004) y Ehrenberger *et al.*, (2012) determinaron que en el día la fotosíntesis, conductividad estomática y la transpiración es alta generando que la planta deba movilizar agua del xilema y raíces para nivelar la presión en las hojas (Zimmermann *et al.*, 2007), si este movimiento es inferior a 50 kPa se puede asumir que la planta tiene capacidad suficiente de respuesta; sin embargo en el nivel moderado la poca disponibilidad de agua en el ambiente (figura 4) incide en un comportamiento poco uniforme de Pp debido a la capacidad de respuesta que a su vez es limitada por parte de la planta que puede incidir en que se produzca un comportamiento inverso del Pp, debido a que la planta no tiene la capacidad de responder el



desequilibrio de agua, incidiendo en el cierre de estomas (que se presentó con reducciones de Gs en día 42), pérdidas de hasta un 50% del contenido de humedad foliar y aumento de la producción de ABA, esta última medida con el fin de generar regulaciones en las hojas y evitar que la cantidad de agua en las láminas foliares aumente por la dificultad de los estomas en cerrarse ante la falta de agua. Blum (2011) destaca que en esta etapa se inicia la caída de hojas viejas según menciona por ser las hojas con menor capacidad de control estomático y ser la primera en que la fotosíntesis disminuye en condición de estrés. Es importante destacar que aún en esta fase la planta se puede recuperar, pero con retardos en crecimiento. Rodríguez-Domiguéz *et al.* (2012) reportaron una disminución en el desarrollo de un 20 a 35 % en plantas jóvenes de olivo en condiciones de estrés moderado.

Finalmente en la fase 3 que se presentó a partir del día 70, es considerada una fase de no retorno en la cual la planta tiene la conductividad estomática y CHF mínimos (Figura 3), con disminuciones superiores al 60% de los valores iniciales, la turgencia tiene diferenciaciones superiores a 60 kPa y la mayoría de las hojas han caído y han disminuido de tamaño esto con el fin de reducir el área de pérdida de agua, limitar la fotosíntesis en especial la generación de ATP por el consumo energético que genera (Blum 2011); se genera cavitación y embolismo en el sistema radicular inhibiendo la funcionalidad del xilema y la capacidad de absorción de agua desde el suelo. Finalmente la cantidad de solutos orgánicos presentes en las hojas al no poder ser disueltos y transferidos de las hojas, aceleran la marchitez foliar debido a los cambios de pH que generan y las afectaciones en el cierre de estomas, los cuales si bien en su mayoría se encuentran cerrados, la planta no tiene la capacidad suficiente de controlar.

Con evidencia experimental en este estudio, las plantas con estrés lineal en el día 98 no tienen la capacidad de recuperación. Las plantas sometidas a un estrés cíclico mostraron recuperación sustancial pero con retrasos en su desarrollo, esta recuperación fue posible por los bajos efectos del embolismo,

ya que Zimmermann *et al.*, (2004); Zimmermann *et al.*, (2007) y Rodríguez-Domiguéz *et al.* (2012) mencionan que esta condición inhibe la capacidad de recuperación de la planta, ya que la bolsas de oxígeno evitan que de den los procesos de presión necesarios en la planta incidiendo que muera o en el mejor de los casos pueda rebrotar en las áreas libres de embolismo.

## Conclusiones

Se encontraron efectos significativos del estrés en los parámetros fisiológicos de *G. sepium*, Los parámetros de crecimiento mostraron que el diámetro no mostró variaciones (en promedio 5.83 mm); en cambio el crecimiento apical y masa seca fue mayor en el testigo (398.8 mm y 3.199 g respectivamente) con respecto a estrés cíclico (299.6 mm y 2.740 g) y estrés lineal con los valores más bajos (284.1 mm y 1.974 g). Caso similar se registró con las hojas en donde el testigo presentó AFE y cantidad de hojas significativamente mayor (22.4 cm<sup>2</sup> y 6.1 hojas respectivamente) en comparación a las plantas en estrés (5.9 cm<sup>2</sup> y 15.5 hojas en estrés cíclico, en cambio 8.9 cm<sup>2</sup> y 20 hojas en estrés lineal).

En cuanto a las variables fisiológicas, se encontró un aumento en An, Gs y E obteniendo valores en el día 98 de 25.6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de An, 11.36  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , de E, 250.16  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de Gs y 89.5% de CHF, valores significativamente superiores al estrés lineal (An de 4.51  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , E de 6.56  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , Gs de 48.6  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y CHF de 46.3%) y estrés cíclico (An de 12.96  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , E de 6.22  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , Gs de 196.05  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y CHF de 78.3%). Estas variaciones se debieron a la pérdida de turgencia foliar que generó cambios significativos en el experimento, obteniendo valores mínimos de Pp de 185 a 199 kPa en horas de la noche y 240 a 260 kPa en el día. Este comportamiento fue homogéneo en los tres tratamientos en el inicio del experimento. Posterior al día 12 se inicia el estrés moderado que llegó a su punto máximo en el día 42 con aumento de Pp mínimo del testigo de (195 a 205) kPa y máximos de (250 a 260) kPa, y en plantas con estrés un cambio inverso de las

curvas de presión obteniendo de noche Pp de 210 kPa y de día hasta los 165. Comportamiento que varió al día 98 en el que las plantas testigo mantuvieron la tendencia de Pp, el estrés cíclico mostró recuperación y las plantas en estrés lineal entraron en estrés crítico presentando Pp máximo de 150 a 160 kPa en horas de la noche y Pp mínimo en el día de 100 a 110 kPa.

Estas variaciones incidieron que las plantas con estrés crítico, presentaran el punto de no retorno con caída de hojas en la mayoría de los individuos y formación de embolismo radicular y a nivel de los tallos, fenómeno que no se presentó en estrés cíclico ya que apenas llegó a ser moderado.

El presente estudio permite comprender que la especie *Gliricida sepium* tiene buena capacidad para tolerar el estrés hídrico y el conocimiento del punto de no retorno permite planificar las labores de siembra para garantizar su sobrevivencia en condiciones de campo. Se requieren nuevos estudios sobre el uso y distribución de los carbohidratos en la planta para comprender los aspectos de crecimiento y construcción de los tejidos que conforman la biomasa.

## Referencias

- Ashraf, M. y Harris, P.J.** (2013). Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*, 51(2), 163-190. DOI: 10.1007/s11099-013-0021-6
- Blum, A.** (2011). *Plant Breeding for Water-Limited Environments*. Amsterdam: Springer Science+Business Media. 316 p. DOI:10.1007/978-1-4419-7491-4\_2
- de la Rosa, J.M., Conesa, M.R., Domingo, R. y Pérez-Pastor, A.** (2014). A new approach to ascertain the sensitivity to water stress of different plant water indicators in extra-early nectarine trees. *Scientia Horticulturae*, 169,147–153. DOI: 10.1016/j.scienta.2014.02.021

**Di Vaio, C., Marallo, N., Marino, G. y Caruso, T.** (2013). Effect of water stress on dry matter accumulation and partitioning in pot-grown olive trees (cv Leccino and Racioppella). *Scientia Horticulturae*, 164(2013), 155–159. DOI: 10.1016/j.scienta.2013.09.008

**Ehrenberger, W., Rüger, S., Fitzke, R., Vollenweider, P., Günthardt-Goerg, P., Kuster, T., Zimmermann, U. y Arend, M.** (2012). *Concomitant dendrometer and leaf patch pressure probe measurements reveal the effect of microclimate and soil moisture on diurnal stem water and leaf turgor variations in young oak trees*. London: Functional Plant Biology. 55p. DOI: 10.1071/FP11206.

**Fernández, J.E., Rodríguez-Dominguez, C.M., Perez-Martin, A., Zimmermann, U., Rüger, S., Martín-Palomo, M.J., Torres-Ruiz, J.M., Cuevas, M.V., Sann, C., Ehrenberger, W. y Diaz-Espejo, A.**, (2011). Online-monitoring of tree water stress in a hedgerow olive orchard using the leaf patch clamp pressure probe. *Agricultural Water Management*, 100, 25–35.

**Girón, I.F., Corell, M., Galindo, A., Torrecillas, E., Morales, D., Dell'Amico, J., Torrecillas, A., Moreno, F., Moriana, A.** (2015). Changes in the physiological response between leaves and fruits during a moderate water stress in table olive trees. *Agricultural Water Management*, 148.280-286. DOI: 10.1016/j.agwat.2014.10.024

**Guerfel, M., Baccouri, O., Boujnah, D., Chaïbi, W. y Zarrouk, M.** (2009). Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae*, 119, 257-263. DOI: 10.1016/j.scienta.2008.08.006

**Hammani, S.B.M., Costagli, G. y Rapoport, H.F.** (2013). Cell and tissue of olive endo-carp sclerification vary according to water availability. *Physiol. Plant*, 149, 571–582.

**IMN(Instituto Meteorológico Nacional)**. (2015). Condiciones Meteorológico Nacionales, recuperado de <http://www.imn.ac.cr>.

- Krause, G.H., Winter, K., Matsubara, S., Krause, B., Jahns, P., Virgo, A., Aranda, J. y García, M.** (2012). Photosynthesis, photoprotection, and growth of shade-tolerant tropical tree seedlings under full sunlight. *Photosynthesis Research*, 113, 237-285. DOI: 10.1007/s11120-012-9731-z.
- Lim, T.K.** (2013). *Edible Medicinal and Non-Medicinal Plants*. Amsterdam: Springer Netherlands, 816p. DOI: 10.1007/978-94-007-7395-0\_64
- Maatallah, M., Ghanem, M.E., Albouchi, A., Bizid, E. y Lutts, S.** (2010). A greenhouse investigation of responses to different water stress regimes of *Laurus nobilis* trees from two climatic regions. *Journal of Arid Environments*, 74, 327-337. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2009.09.008
- Memmi, M., Gijón, M.C., Couceiro, J.F. y Pérez-López, D.** (2015). Water stress thresholds for regulated deficit irrigation in pistachio trees: Rootstock influence and effects on yield quality. **Agricultural Water Management**. DOI: 10.1016/j.agwat.2015.08.006
- Myers, B.J.** (1988). Water stress integral a link between short term stress and long term growth. *Tree Physiol*, 4, 315–323.
- Ortuño, F.M., García-Orellana, T., Conejero, W., Ruiz-Sánchez, C.M., Alarcón, J. y Torrecillas, A.** (2006). Stem and leaf water potentials, gas exchange, sap flow, and trunk diameter fluctuations for detecting water stress in lemon trees. *Trees*, 20, 1-8. DOI: 10.1007/s00468-005-0004-8.
- Pedrero, F., Maestre-Valero, J.F., Mounzer, O., Alarcón, J.J. y Nicolás, E.** (2014). Physiological and agronomic mandarin trees performance under saline reclaimed water combined with regulated deficit irrigation. *Agricultural Water Management*, 146, 228–237. DOI: 10.1016/j.agwat.2014.08.013.
- Regent instrument.** (2012). WinFOLIA pro 2012. Boston: Regent Instrument. Inc, recuperado de <https://www.regentinstruments.com>

**Rodríguez-Domínguez, C.M., Ehrenberger, W., Sann, S., Rüger, S., Sukhorukov, V., Martín-Palomo, M.J., Díaz-Espejo, A., Cuevas, M.V., Torres-Ruiz, J.M., Pérez-Martin, A., Zimmermann, U. y Fernández, J.E.** (2012). Concomitant measurements of stem sap flow and leaf turgor pressure in olive trees using the leaf patch clamp pressure probe. *Agricultural Water Management*, 114, 50–58. DOI: 10.1016/j.agwat.2012.07.007.

**Roussos, P.A., Denaxa, N.K., Damvakaris, T., Stournaras, V. y Argyrokastritis, I.** (2010). Effect of alleviating products with different mode of action on physiology and yield of olive under drought. *Scientia Horticulturae*, 125, 700–711. DOI: 10.1016/j.scienta.2010.06.003

**Sanchez-Costa, E., Poyatos, R. y Sabate, S.** (2015). Contrasting growth and water use strategies in four co-occurring Mediterranean tree species revealed by concurrent measurements of sap flow and stem diameter variations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 207, 24–37. DOI: 10.1016/j.agrformet.2015.03.012

**Statsoft.** (2015). STATISTICA, version 9.0. London: Statsoft, recuperado de <http://www.statsoft.com>

**Westhoff, M., Zimmermann, D., Schneider, H., Wegner, L.H., Geßner, P., Jakob, P., Bamberg, E., Shirley, S., Bentrup, F.W. y Zimmermann, U.** (2009). Evidence for discontinuous water columns in the xylem conduit of tall birch trees. *Plant Biology*, 11, 307–327.

**Varone, L., Ribas-Carbo, M., Cardona, C., Gallé, A., Medrano, H., Gratani, J. y Flexas, J.** (2012). Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in seedlings and saplings of Mediterranean species pre-conditioned and aged in nurseries: Different response to water stress. *Environmental and Experimental Botany*, 75, 235–247. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2011.07.007

**Zaharah, AR., Bah, AR., Mwange, NX., Kathuli, P., Juma, P.** (1999). Management of *Gliricidia* (*Gliricidia sepium*) residues for improved sweet corn yield in an ultisol. Nutrient Cycling in *Agroecosystems*, 54, 31–39.

**Zimmermann, U., Schneider, H., Wegner, L.H. y Haase, A.** (2004). Water ascent in tall trees: does evolution of land plants rely on a highly metastable state?, *New Phytologist (Tansley Review)*, 162, 575–615.

**Zimmermann, D., Westhoff, M. y Zimmermann, G.** (2007). Foliar water supply of tall trees: evidence for mucilage-facilitated moisture uptake from the atmosphere and the impact on pressure bomb measurements. *Protoplasma*, 232, 11–34.


**Zimmermann, D., Reuss, R., Westhoff, M., Geßner, P., Bauer, W., Bamberg, E., Bentrup, F.W. y Zimmermann, U.** (2008). A novel, non-invasive, online-monitoring, versatile and easy plant-based probe for measuring leaf water status. *Journal of Experimental Botany*, 59 (11), 3157-3167. DOI: 10.1093/jxb/ern171.

## Correo confirmación de sometimiento de la publicación

https://outlook.office365.com/mail/deeplink?version=2019060301.15

Responder a todos | Eliminar | No deseado | Bloquear

**[CF] Envío recibido**

 René López Camacho, Ph.D(c). <centroi@udistrital.edu.co>  
Mar 16/04/2019 16:27  
Para: Juan Carlos Valverde Otárola

Estimado(a)MSc. Juan Carlos Valverde Otárola:

Gracias por tener en cuenta a Colombia forestal para la publicación de sus resultados de investigación. Hemos recibido su manuscrito "Efectos del estrés hídrico en el desarrollo fisiológico de plántulas de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp. en condiciones de invernadero" y le informamos que a través del sistema de gestión de revistas online que usamos podrá seguir su progreso a través del proceso editorial identificándose en el sitio web de la revista:

URL del manuscrito: <https://revistas.udistrital.edu.co/ojs/index.php/colfor/authorDashboard/submission/14786>  
Nombre de usuario/o: jcvalverde

Si tiene alguna inquietud no dude en contactarnos a [colombiaforestal@udistrital.edu.co](mailto:colombiaforestal@udistrital.edu.co)

René López Camacho, Ph.D(c).

--

René López Camacho, Ph.D(c)  
Editor Colombia Forestal  
Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales  
Universidad Distrital Francisco José de Caldas  
<http://revistas.udistrital.edu.co/ojs/index.php/colfor/>



Producto 03: Participación en congresos para la divulgación de los resultados

Se participó en 2 congresos y se publicó una nota en un periódico de Nicaragua:

El primer congreso fue el 1º Simposio Internacional sobre Aguas y Energías Renovables

Primer póster se tituló: “Movimiento de flujo de savia de ocho especies de un bosque seco en Guanacaste, Costa Rica”

# Movimiento de flujo de savia de ocho especies de un bosque seco en Guanacaste, Costa Rica

Roman Link, Dagoberto Arias, Juan Carlos Valverde; Marvin Castillo, Kevin Arias  
1. Escuela de Ingeniería Forestal, Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica; [darias@tec.ac.cr](mailto:darias@tec.ac.cr)

## RESUMEN INTRODUCTORIO

El estudio evaluó el movimiento de flujo de savia de 8 especies de bosque secundario con diámetros de 15 a 45 cm ubicadas en la Estación Forestal Horizontes, Guanacaste, Costa Rica, para lo cual se seleccionaron 10 individuos de cada especie y se les colocó un medidor de flujo de savia por termo desplazamiento con una intensidad de calor de 1 Julio/hora y con una profundidad de evaluación de 8 cm en el xilema y se complementó como muestras anatómicas para el análisis de densidad de vasos y diámetro de los mismos para desarrollo de los valores de corrección para estimar el flujo real. Los resultados indicaron que el 63% de flujo de savia de las 8 especies se centró en los primeros 4 cm de xilema eso debido al grado de madurez y efectividad de movimiento de agua; en cuanto movimiento flujo encontrado varió de 15 a 60 cm<sup>3</sup> cm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> con la tendencia que las especies con una densidad baja el movimiento de savia se centró cerca de la médula esto debido a la estructuración del xilema permitió hacer un movimiento constante y estable en el tiempo, además que variaciones de presión es más simple pérdida de agua en las partes externas del xilema; en cambio las de densidad elevada se obtiene tendencias contrarias, con un movimiento de savia mayor en la parte externa del xilema debido la presión estas áreas es menor y por la baja densidad y diámetro de vasos es más simple el movimiento de savia en comparación a las partes internas.

## OBJETIVO

"Estimar el movimiento de flujo de savia de ocho especies de bosque seco"

## MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

 **Guanacaste**, Costa Rica

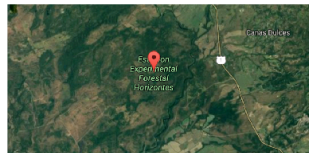
 **55 m.s.n.m**

 **29 °C**

 **bosque seco secundario**

**8 especies**

 **estación lluviosa** fue el periodo que se desarrolló el estudio



**Movimiento de savia** se estimó con medidores de impulso de calor tipo ICT

**Análisis anatómico** de cada especie evaluada fue necesario para calibración de los flujos reales

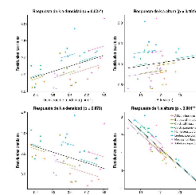
## RESULTADOS

**63 %** del movimiento flujo de savia se presentó en primeros 4 cm del xilema de los árboles

**15 a 60 cm<sup>3</sup>cm<sup>-2</sup>h<sup>-1</sup>** es densidad máxima de flujo de savia de las 8 especies

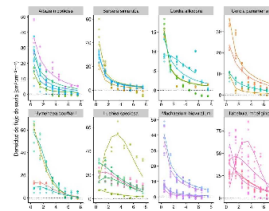
**Densidad madera** afecta directamente el movimiento de flujo de savia

## Corección de cálculo en función densidad



Dependiendo de la densidad de la madera y aspectos anatómicos como densidad y diámetro de vasos de afecta directamente el movimiento de savia y con ende la sobrevivencia de la especie a sequías amplias, en gráfico muestra residuales de los modelos en función densidad como forma corregir los modelos

## Movimiento de flujo de savia



**Árboles con baja densidad** tienden a tener mayor velocidad movimiento de savia cerca de la médula

**Árboles con alta densidad** tienden a tener mayor velocidad movimiento de savia cerca del cambium

## CONCLUSIÓN

"El estrés hídrico genera atrass en el crecimiento debido a la disminución de las actividades fisiológicas e hidráulicas de las plantas como estrategia de sobrevivencia ante el faltante de agua, en el estudio encontró periodos prolongados puede darse la muerte de la especie, además, el uso equipo no destructivos facilitan dicha cuantificación"



# Segundo póster titulado: “Evaluación del efecto del estrés hídrico mediante instrumentación avanzada en plantas juveniles de *Gliricidia sepium*”

## Evaluación del efecto del estrés hídrico mediante instrumentación avanzada en plantas juveniles de *Gliricidia sepium*

Juan Carlos Valverde; Dagoberto Arias

1. Escuela de Ingeniería Forestal, Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica; jvalverde@tec.ac.cr; daras@tec.ac.cr



### RESUMEN INTRODUCTORIO

El estrés hídrico es una reacción fisiológica de las plantas ante la disponibilidad limitada de agua en el ambiente, con ello se generan cambios de la asimilación fotosintética máxima (An), transpiración (E), conductividad estomática (Gs), entre otros; las variaciones pueden ser mínimas, moderadas o severo generando atrasos en el desarrollo de la planta o en peor de los casos su muerte. Por lo cual en este estudio se valoró el efecto del estrés en plántulas juveniles *G. sepium* cultivadas en condiciones de invernadero, utilizando plantas testigo y dos medidas de estrés de tipo lineal (reducción gradual del agua) y cíclica (reducción y aumento gradual del agua). Los resultados mostraron que el estrés incidió en reducciones en el crecimiento en altura superiores al 30% pero sin efecto en crecimiento diamétrico, afectó el SLA que se redujo en un 40% y se generaron caídas de hojas superiores al 70%. Además se encontró que las plantas con estrés lineal mostraron en 98 días un estrés de tipo severo generando valores fisiológicos mínimos (An de  $4,51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , E de  $6,56 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , Gs de  $48,6 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y LMC de 46,3%) incidiendo a la potencial marchitez de las plantas, en cambio las plantas con estrés cíclico si bien se expusieron a un estrés moderado pudieron presentar capacidad de recuperación con valores fisiológicos finales estables mínimos (An de  $12,96 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , E de  $6,22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , Gs de  $196,05 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y LMC de 78,3%) aunque presentaron retardo del crecimiento cercano al 30% con respecto a las plantas testigo.

### OBJETIVO

“Analizar los efectos del estrés hídrico en plantas juveniles de *G. sepium* mediante instrumentación avanzada”

### MATERIALES Y MÉTODOS

#### Sitio de estudio

- Cartago**, Costa Rica
- 1390** m.s.n.m
- 26 - 35** °C
- 114** plantas (38 plantas por tratamiento/ 3 tratamientos).
- 98** días de estudio
- Simple aleatorio** el diseño experimental

#### Evaluación hídrica realizada



**Turgencia foliar** evaluada con un Zim probe cada hora.

**Transpiración** se analizó semanalmente con un medidor tipo “leaf porometer”



**Fotosíntesis** analizada con un CIRAS 2

**Índice de área específica** se analizó con fotografías planas

### RESULTADOS

- 40 %** recuperación del área de las láminas de las hojas
- 70 %** recuperación del área de las láminas de las hojas
- 60 días** tolerancia máxima de la especie antes que entre a punto de marchitez

### RESULTADOS

#### Caída de fotosíntesis

periodos inferiores a 45 días con niveles de estrés moderado la especie tiene capacidad de recuperación

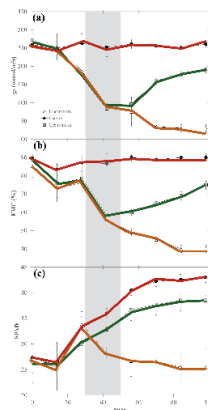
#### Estrés lineal

mostró tendencias de punto marchitez permanente en la plantas

#### Capacidad de recuperación

periodos inferiores a 45 días con niveles de estrés moderado la especie tiene capacidad de recuperación

#### Comportamiento a 98 días del experimento



conforme estrés aumenta la planta tiende a cerrar estomas y con ello la conductividad estomática es menor

la reducción de agua en la planta como estrategia mecánica se disminuye contenido de humedad en la hoja

la potencial cantidad de nitrógeno tiende a ser menor en periodos de estrés hídrico extendidos

### CONCLUSIÓN

“El estrés hídrico genera atraso en el crecimiento debido a la disminución de las actividades fisiológicas e hidráulicas de las plantas como estrategia de sobrevivencia ante el faltante de agua, en el estudio encontró periodos prolongados puede darse la muerte de la especie, además, el uso equipo no destructivos facilitan dicha cuantificación”



El segundo congreso que se participó fue el VIII Encuentro de Investigadores de la VIE realizado en diciembre del 2018”

Se presentó el póster “Análisis de las adaptaciones fisiológicas al cambio climático en árboles del bosque seco en Guanacaste”

TECI Tecnológico de Costa Rica

## Análisis de las adaptaciones fisiológicas al cambio climático en árboles del bosque seco en Guanacaste,

Dagoberto Arias-Aguilar, Juan Carlos Valverde-Otárola, Maren Castillo-Ugalde  
Escuela de Ingeniería Forestal, Tecnológico de Costa Rica. [darias@tec.ac.cr](mailto:darias@tec.ac.cr)

### Introducción

El estudio evaluó el movimiento de flujo de savia de ocho especies representativas del bosque secundario con diámetros de 15 a 45 cm, ubicadas en la Estación Experimental Horizontes, Guanacaste. Se seleccionaron 10 árboles de cada especie y se les colocó un instrumento que estima el flujo de savia por termo desplazamiento con una intensidad de savia de 1 Julio/hora y con una profundidad de evaluación de 8 cm en el xilema y se complementó con el análisis de muestras anatómicas de la madera para obtener datos de la densidad de vasos y su diámetro; esto permite realizar la corrección del instrumento para una estimación precisa del flujo real. Los resultados indicaron que el 63 % de flujo de savia de las ocho especies se lleva a cabo en los primeros 4 cm de xilema, eso debido al grado de madurez y a la efectividad de movimiento de agua; en cuanto al movimiento del flujo se obtuvieron variaciones de 15 a 60 cm<sup>3</sup> cm<sup>2</sup> h<sup>-1</sup>. Se encontró una tendencia en las especies con una densidad de la madera baja, siendo que el movimiento de savia se centró cerca de la médula; esto, debido a una mejor estructuración del xilema que permite un movimiento de la savia constante y estable en el tiempo, además de que por variaciones de presión es más simple la pérdida de agua en las partes externas del xilema. En cambio, las especies de densidad elevada mostraron tendencias contrarias, con un movimiento de savia mayor en la parte externa del xilema debido a que la presión en estas áreas es menor y por la baja densidad y diámetro de vasos es más simple el movimiento de savia a lo externo, en comparación con las partes internas.

### Resultados y Discusión

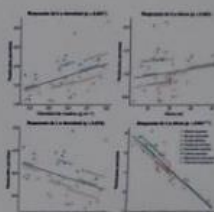
63 % del movimiento flujo de savia se presentó en primeros 4 cm del xilema de los árboles.

15 a 60 cm<sup>3</sup> cm<sup>2</sup> h<sup>-1</sup> densidad máxima de flujo de savia de las ocho especies.

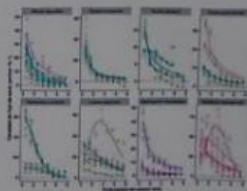
Densidad de la madera afecta directamente el movimiento de flujo de savia y establece diferencias entre especies y edades fisiológicas.

### Metodología

- Sitio:**  
Guanacaste, Costa Rica
- Altitud:**  
55 m.s.n.m
- Temperatura:**  
29 °C
- Estudio:**  
Bosque seco secundario  
Ocho especies  
Estación lluviosa fue el periodo en que se desarrolló el estudio
- Movimiento de savia** se estimó con medidores de flujo de savia que usan el principio del método del cociente calórico de la marca ICT
- Análisis anatómico** a cada especie evaluada se le realizó un análisis de densidad y diámetro de los vasos.



**Movimiento de flujo de savia**



**Corrección de cálculo en función densidad**

### Conclusiones

“El estrés hídrico genera atrasos en el crecimiento debido a la disminución de las actividades fisiológicas e hidráulicas de las plantas y árboles, siendo este mecanismo una estrategia de adaptación ante el faltante de agua. En este estudio se encontró que periodos prolongados de déficit hídrico puede producir la muerte de árboles en los bosques, lo cual alerta sobre la necesidad de estrategias de conservación de las especies más susceptibles.”

VIII Encuentro de Investigación y Extensión, San Carlos 2018

La nota periodística titulada “Investigan cambio climático para los bosques de Costa Rica” fue publicada en el diario El Nuevo Diario de Nicaragua el día 05 de octubre del 2016 y puede ser accesada en el siguiente link <https://www.elnuevodiario.com.ni/internacionales/centroamerica/406408-investigan-efecto-cambio-climatico-bosques-costa-r/>

#### Producto 04: Espacio físico condicionado de fisiología (ECOPLANT)

El proyecto permitió con el apoyo de la Vicerrectoría de Investigación y Extensión, La Vicerrectoría de Administración y la EIFO, remodelar un espacio de 50 m<sup>2</sup> con dos oficinas y a su vez un espacio acondicionado con mesas de trabajo para estudios fisiológicos e hidráulicos. El laboratorio cuyo nombre completo es “Laboratorio de Ecofisiología Forestal y Aplicaciones Ecosistémicas (ECOPLANT)”, se ubica en el edificio L2 que forma parte de los edificios de la Escuela de Ingeniería Forestal.





Producto 05: Taller sobre ecofisiología forestal y estudios de hidráulica.

Se organizó un taller dirigido profesionales forestales interesados en profundizar sobre aspectos de ecofisiología y en entendimiento de las relaciones Suelo-Agua-Planta.

Este taller se llevó a cabo el día 27 de noviembre del 2017 y contó con la participación de 16 profesionales de diferentes partes del país.

TECNOLOGICO DE COSTA RICA  
ESCUELA DE INGENIERIA FORESTAL  
ESCUELA DE INGENIERIA AGRICOLA

TEC

CURSO

**Curso Mediciones de hidráulica de plantas con el Xylem Plus y la bomba de Scholander**

FECHA: 27 noviembre del 2017, a iniciar a las 8:00 a.m.  
LUGAR: Laboratorio de suelos, Escuela de Ingeniería Agrícola, Cartago  
INSTRUCTORES: Román M. Link y Adrian Fröhlich (Universidad de Göttingen, Alemania)

Mayor información con Dr. Dagoberto Arias al correo [darias@itcr.ac.cr](mailto:darias@itcr.ac.cr)

CUPO LIMITADO



#### Producto 06: Publicaciones en periódicos y radio nacional

El proyecto se dio a conocer en diversos medios de comunicación y se tienen las siguientes notas de noticias en medios de circulación nacional e internacional que pueden ser revisados en los siguientes links:

<https://www.nacion.com/brandvoice/proyectos/innova/cuando-los-arboles-nos-hablan-sobre-cambio-climatico/CJPCIJHO6RF5TIKFHOELI2QOWI/story/>

<https://www.larepublica.net/noticia/cambio-climatico-en-arboles-de-costa-rica-se-investiga-en-alemania>

<https://www.elpais.cr/2017/05/08/estudian-arboles-de-costa-rica-para-determinar-impacto-del-cambio-climatico/>

<https://ojoalclima.com/ramas-de-40-arboles-mostraran-las-marcas-del-cambio-climatico-en-bosques-ticos/>

<https://www.ameliarueda.com/nota/investigacion-tec-alemania-cambio-climatico-bosques-costa-rica>

<https://www.cfb.org.bo/noticias/medioambiente/costa-rica-investigan-efecto-de-calentamiento-global-para-los-bosques>

<https://contactohoy.com.mx/estudian-arboles-de-costa-rica-para-determinar-impacto-del-cambio-climatico/>

Una entrevista de radio permitió explicar a las sociedad costarricense los impactos del cambio climático y el rol de las universidades realizando investigación. El audio puede ser accesado en <https://www.panoramadigital.co.cr/enlace-tec-cambio-climatico/>

OJO AL CLIMA Energía ▾ Biodiversidad ▾ Agropecuario ▾ Gente ▾ Mundo ▾ Más ▾ 🔍

Noticias | Oct 19, 2016

## Ramas de 40 árboles mostrarán las marcas del cambio climático en bosques ticos

por Mariana Cerdas Gutiérrez



(Créditos: Ruth Garita / OCM)

Investigadores alemanes y costarricenses están **recolectando muestras de ramas de 40 árboles de diferentes especies** en diversas zonas del país, desde Punta Salinas en Guanacaste hasta la Península de Osa, para analizar qué tan afectados se encuentran debido al cambio climático.

Esta investigación conjunta del Instituto Tecnológico de Costa Rica (TEC) y la Universidad de Göttingen, Alemania **busca aprovechar las condiciones que ofrecen Costa Rica y sus universidades** para estudiar este fenómeno en un ambiente tropical.

La **recolección de ramas inició hace dos meses** y se espera que los investigadores involucrados concluyan la selección de muestras en dos meses más.

Recientes

- Reino Unido alcanza carbono junio 12, 2019
- Chile anuncia carbono junio 5, 2019
- 7 actividades el Día Mundial del Ambiente junio 4, 2019
- Paneles solares eléctricos de impulso mayo 30, 2019
- Por primera vez se suma desastre mayo 30, 2019

Búsqueda

Texto

Airtrn

URL: <https://ojoalclima.com/ramas-de-40-arboles-mostraran-las-marcas-del-cambio-climatico-en-bosques-ticos/?fbclid=IwAR2cJhuKtl5ckIO26OYs3A8rM0SVUTtEv6Gc9B4M6jckfng3jMvxEzlyFWM>



AMELIARUEDA.COM

Invitamos a empresas a unirse al  
#RETOCEROBASURA



/www.ameliarueda.com

**Investigación busca probar si sequía mata especies maderables del país**  
Científicos ticos y alemanes se unen para explorar impacto del cambio climático en cedros, laureles y nazarenos, entre otras

AFP

05/10/16 01:25 PM

🕒 Lectura: 2 min.

El cambio climático podría estar causando la muerte o afectando el crecimiento de ciertas especies de árboles maderables como cedro, laurel o nazareno en Costa Rica. Para validar una serie de teorías que apuntan en esa dirección, científicos nacionales y de Alemania realizan una investigación en el país.

El estudio se concentra principalmente en zonas del Pacífico costarricense, ya que por ser la región más afectada por la sequía es donde mejor se puede medir el impacto del cambio climático en los bosques, explicó el ingeniero forestal Dagoberto Arias, del Instituto Tecnológico de Costa Rica (TEC), uno de los directores del proyecto.

URL: <https://www.ameliarueda.com/nota/investigacion-tec-alemania-cambio-climatico-bosques-costarica>

Nuevo diario (Nicaragua)

EL NUEVO DIARIO .COM.NI INICIO GLOBO CENTROAMÉRICA Suscribirse

## Investigan efecto de cambio climático para los bosques en Costa Rica

“ La investigación se desarrolla mediante un convenio entre el TEC y la Universidad de Göttingen de Alemania

elnuevodiario.com.ni



+ NOTICIAS

1. Sacerdote de I  
MANAGUA
2. Duarte: "en es  
MANAGUA, N
3. Costa Rica pre  
trabajo  
SAN JOSÉ

URL: <https://www.elnuevodiario.com.ni/internacionales/centroamerica/406408-investigacion-efecto-cambio-climatico-bosques-costarica/>

Producto 07: Curso de grado de ecofisiología forestal

Se permitió la generación y aplicación del conocimiento dentro del curso de Ecofisiología Forestal, que forma parte del troco común de los dos énfasis de la Escuela de Ingeniería Forestal. El curso también está ofertado para programas de maestría. En el primer semestre

del 2019 se impartió por primera vez dicho curso, a continuación, se presenta el plan del curso.

Programa del curso FO4417

## **Ecofisiología forestal**

Escuela de Ingeniería Forestal  
Licenciatura en Ingeniería Forestal.



TEC

Tecnológico de Costa Rica

## I parte: Aspectos relativos al plan de estudios

### 1 Datos generales

<b>Nombre del curso:</b>	Ecofisiología forestal
<b>Código:</b>	FO4417
<b>Tipo de curso:</b>	Teórico práctico
<b>Electivo o no:</b>	No
<b>Nº de créditos:</b>	3
<b>Nº horas de clase por semana:</b>	4
<b>Nº horas extraclase por semana:</b>	5
<b>% de las áreas curriculares:</b>	NA
<b>Ubicación en el plan de estudios:</b>	V semestre
<b>Requisitos:</b>	FO4107 Suelos forestales
<b>Correquisitos:</b>	FO2116 Establecimiento de Plantaciones Forestales
<b>El curso es requisito de:</b>	NA
<b>Asistencia:</b>	Obligatoria
<b>Suficiencia:</b>	No
<b>Posibilidad de reconocimiento:</b>	Sí
<b>Vigencia del programa:</b>	I semestre del 2019



## 2 Descripción general

Estudiar las bases fisiológicas y ecológicas necesarias para comprender la interacción de la fisiología de los árboles en la producción de la madera y sus subproductos, con el manejo silvicultural. Considera el análisis, la selección y la evaluación de las principales variables y procesos fisiológicos y su relación con las técnicas silviculturales. Análisis de datos colectados con instrumentación, relacionados con los procesos ecológicos y a los aspectos de interacción con el clima.

## 3 Objetivos generales

Proporcionar al estudiante los conocimientos teóricos básicos para entender los aspectos ecofisiológicos que rigen la productividad de bosques y árboles individuales. En la parte práctica se busca brindar a los estudiantes el detalle de las técnicas e instrumentos para recolectar y estudiar las variables fisiológicas y su interrelación con el microclima. La teoría y la práctica se complementarán con los aspectos de ecológicos y silviculturales del manejo de plantaciones y bosques neotropicales.

### Objetivos específicos:

- Comprender los aspectos de la fisiología vegetal a nivel de planta y de ecosistema.
- Conocer y aplicar técnicas e instrumentación para el estudio de las variables fisiológicas a nivel de campo.
- Integrar los conocimientos teóricos con la información generada con la instrumentación, para relacionarlas con el comportamiento fisiológico de las especies.

## 4 Contenidos

SEMANA	CONTENIDO
1	<b>I. Introducción</b> <ul style="list-style-type: none"><li>- Concepto y campo de acción de la ecofisiología forestal.</li><li>- Avances actuales en los estudios sobre ecofisiología forestal: proyectos a escala mayor</li><li>- Necesidad de interpretar factores fisiológicos en la toma de decisiones de manejo silvicultural.</li></ul> <hr/> <b>II. Factores determinantes de la productividad</b> <p>Proceso fotosintético y su relación con la productividad.</p> <ul style="list-style-type: none"><li>- Dinámica de raíces: micorrizas, demografía espacial, toma de nutrientes y reciclaje.</li><li>- Análisis de artículos científicos</li></ul>

2,3, 4	<p><b>III. Estudio de la fotosíntesis y variables relacionadas</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Morfometría del árbol, índice de área foliar (IAF), área foliar específica (AFE), hojarasca, retranslocación.</li> <li>- Implementación de programas de medición de IAF y AFE</li> <li>- Reacciones de luz, reflectancia, PAR, fluorescencia</li> <li>- Fotosíntesis: medición de fotosíntesis, consideraciones ecológicas y fisiológicas (ambiente lumínico, concentración de CO<sub>2</sub>, respuestas a temperatura)</li> </ul>
5,6	<p><b>IV. Balance de carbono a nivel de planta</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Absorción de carbono: factores que la determinan.</li> <li>- Respiración, distribución de los carbohidratos y senescencia.</li> <li>- Acumulación de carbono en árboles y rodales.</li> <li>- Balances de carbono: escalamiento del árbol al paisaje y su relación a regímenes climáticos.</li> <li>- Fertilización de CO<sub>2</sub></li> </ul>
7, 8	<p><b>IV. Relaciones hídricas de los árboles y balance hídrico de rodales y ecosistemas</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Potencial Hídrico.</li> <li>- Absorción, transpiración y balance hídrico de los árboles.</li> <li>- Estrés hídrico.</li> <li>- Balance hídrico en rodales naturales, plantaciones forestales</li> </ul>
9, 10	<p><b>VI. Ecofisiología de las plantas en condiciones adversas</b></p> <p><b>Efecto del clima:</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Temperaturas altas: Efecto de las temperaturas altas sobre las plantas. Resistencia al calor. Estrategias fisiológicas de adaptación a las altas temperaturas.</li> <li>- Bajas temperaturas. Efecto de las temperaturas bajas sobre las plantas. Estrés por frío y por congelación. Estrategias fisiológicas de adaptación a las bajas temperaturas.</li> <li>- Acción ecofisiológica de la luz en las plantas. Estrés por radiación. Efectos y adaptaciones al estrés por radiación.</li> <li>- Sequía. Efectos de la escasez del agua. Adaptaciones de las plantas a la escasez de agua. Estrategias y</li> </ul>

	<p>mecanismos de resistencia y supervivencia a la sequía.</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Acción mecánica del viento. Influencia del viento en las plantas. Modificaciones anatómicas producidas por el viento. Estrategias y adaptaciones a los vientos.</li> </ul> <p><b>Factores edáficos.</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Salinidad. Suelos salinos. El estrés salino. Plantas halofóbicas y halotolerantes. Mecanismo de escape, tolerancia y resistencia.</li> <li>- Estrés edáfico. Acidez del suelo. Tolerancia y resistencia a la acidez del suelo. Suelos alcalinos. Mecanismo de adaptación a los suelos alcalinos. Estrés por metales pesados. Principales iones tóxicos. Absorción de metales pesados por las plantas y efectos tóxicos. Mecanismo de resistencia.</li> </ul>
11	<p><b>VII. Dinámica de nutrientes y crecimiento</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Desarrollo de la raíz y su función</li> <li>- Ciclos de nutrientes esenciales y reciclaje a nivel planta</li> <li>- Asimilación de nutrientes: Nitrógeno / Nitratos/ Amonio/ Fijación de nitrógeno atmosférico</li> <li>- Variación de la productividad primaria: crecimiento desarrollo y diferenciación</li> </ul>
12	<b>Tiempo asignado para dedicación a los avances del proyecto final</b>
13	<b>Presentación de avances de proyectos</b>
14, 15	<p><b>VIII. Relación de la eco fisiología con el manejo forestal</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Consecuencias ecofisiológicas de las prácticas silvícolas</li> <li>- Efectos ecofisiológicos del fuego en árboles y bosques</li> <li>- Polución ambiental y productividad forestal.</li> </ul>
16	<b>Presentación proyectos finales</b>



TEC

Tecnológico de Costa Rica

## II parte: Aspectos operativos

**5 Metodología de enseñanza y aprendizaje** Las clases se desarrollarán en sesiones presenciales una vez por semana cubriendo los temas por contenidos de manera expositiva por parte del profesor titular. Se requiere la participación del estudiante en el uso de la instrumentación disponible en el laboratorio ECOPLANT o directamente en el campo. Por ello las clases se pueden dividir en una sesión teórica y una práctica. Los temas se desarrollarán con lecturas previas asignadas y procurando una discusión dinámica de conceptos, ejemplos y debatiendo su utilidad en estudios de caso reales.

Los recursos con los que el curso contará son una extensa gama de información sobre fisiología vegetal, bases de datos, equipamiento y experimentación.

En algunos temas se traerán expositores invitados (estudiantes de maestría y doctorado) para enriquecer las sesiones.

**6 Evaluación** Se realizan dos exámenes parciales a mitad y a final del semestre. Se asignará un proyecto final de curso que demuestre de forma práctica la habilidad del seguimiento de un experimento o tipo de instrumentación particular; donde el tema es expuesto a final del curso. Además durante el curso se realizan prácticas de instrumentalización que exigen el dominio de los instrumentos.

<b>RUBRO</b>	<b>PORCENTAJE</b>
Examen parcial 1	12.5
Examen parcial 2	12.5
Proyecto final	25
Prácticas con instrumentos	50
<b>TOTAL</b>	<b>100</b>



## 7 Bibliografía

1. Biochemistry & molecular biology of plants. Author(s): Bob B. Buchanan, Wilhelm Gruissem y Rusell L. Jones. Edition: American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland(cop. 2002) . ISBN: 0-943088-39-9
2. BOWEN, G. and NAMBIAR, E. Nutrition of Plantation Forests. Academic Press. 1984, 235 p.
3. DONOSO,C. Ecología Forestal. El bosque y su medio ambiente. Editorial Universitaria. 369 p.
4. Forrester, D. I., J. J. Collopy, et al. (2012). "Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on transpiration, photosynthesis and water-use efficiency in a young Eucalyptus nitens plantation." *Forest Ecology and Management* 266(0): 286-300.
5. Handbook of plant ecophysiology techniques Author(s): edited by Manuel J. Reigosa Roger Edition: Kluwer Academic Publishers, Dordrecht [etc.](cop. 2001) ISBN: 0-7923-7053-8
6. HENNESSEY, T. et al. Stress physiology and Forest Productivity. Martinus Nijhoff Publishers. 1986, 239 p.
7. IUFRO. Crown and Canopy Structure in relation to Productivity. Ed. Takao Fujimori y David Ehtehead. Forestry and Forest Products Research Institute. Ibaraki, Japón. 1985, 448 p.
8. Jenkins, J. P., A. D. Richardson, et al. (2007). "Refining light-use efficiency calculations for a deciduous forest canopy using simultaneous tower-based carbon flux and radiometric measurements." *Agricultural and Forest Meteorology* 143(1–2): 64-79.
9. KIMMINS, J. Forest Ecology. A foundation for sustainable management. Prentice Hall. Second Edition. 1996. 594 p.
10. KOZLOWSKI, T.; KRAMER, P. and PALLARDY, S. The Physiological Ecology of Woody Plants. Academic Press. Inc. 1991. 657 p.
11. La ecofisiología vegetal : una ciencia de síntesis (\*1) Author(s): coordinadores, Manuel J. Reigosa, Nuria Pedrol, Adela Sánchez Edition: , Madrid(Thomson [2004]) ISBN: 84-9732-267-3
12. LAMBERS, H., STUART, F. and PONS, T. Plant Physiological Ecology. Springer. 1998. 540 p.
13. LANDSBERG, J. and GOWER, S. Applications of Physiological Ecology to Forest Management. Academic Press. 1997. 354 p.
14. LANDSBERG, J. Physiological Ecology of Forest Production. Academic Press. 1986.180 p.
15. Lobo, F. d. A., M. P. de Barros, et al. (2013). "Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel — a critical look at the models." *Photosynthetica* 51(3): 445-456.
16. Morison, J. I. L. (1998). "Stomatal response to increased CO<sub>2</sub> concentration." *Journal of Experimental Botany* 49(Special Issue): 443- 452.
17. NILSSON, L., HUTTL, R. and JOHANSSON, U.(editors). Nutrient

Uptake and Cycling in Forest Ecosystems. Kluwer Academic Publishers. 1995, 685 p.

18. Physiological plant ecology : the 39th Symposium of the British Ecological Society held at the University of York, 7-9 september 1998 (\*1) Author(s): edited by Malcolm C. Press, Julie D. Scholes and Martin

G. Barker Edition: Blackwell, Oxford(cop.1999) ISBN: 0-632-05491-3 (pbk)

19. Plant physiological ecology (\*1) Author(s): Hans Lambers, F. Stuart Chapin, Thijs L. Pons Edition: Springer-Verlag, New York [etc.] (1998) ISBN: 0-387-98326-0

**20. Plant Physiology, Fourth Edition. Taiz, L. and Zeiger, E. (2006). Sinauer Associates. Sunderland, MA. 764 pages**

21. Ploschuk, E. L., L. A. Bado, et al. (2014). "Photosynthesis and fluorescence responses of *Jatropha curcas* to chilling and freezing stress during early vegetative stages." Environmental and Experimental Botany 102: 18-26.

22. Silva, E. N., R. V. Ribeiro, et al. (2012). "Coordinate changes in photosynthesis, sugar accumulation and antioxidative enzymes improve the performance of *Jatropha curcas* plants under drought stress." Biomass and Bioenergy 45(0): 270-279.

23. Stape, J. L., D. Binkley, et al. (2010). "The Brazil Eucalyptus Potential Productivity Project: Influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production." Forest Ecology and Management 259(9): 1684- 1694.

24. Wright, J. (2002). "Mapas de radiación solar en Costa Rica." Top. Meteor. Oceanog 9(2): 79-87.

25. Wullschleger, S. D., T. J. Tschaplinski, et al. (2002). "Plant water relations at elevated CO<sub>2</sub> -- implications for water-limited environments." Plant Cell Environ 25(2): 319-331.

26. Yavitt, J. B. and S. J. Wright (2001). "Drought and Irrigation Effects on Fine Root Dynamics in a Tropical Moist Forest, Panama." Biotropica 33(3): 421-434.

- 
27. Yin, C., X. Pang, et al. (2009). "The effects of water, nutrient availability and their interaction on the growth, morphology and physiology of two poplar species." Environmental and Experimental Botany 67(1): 196- 203.



**TEC**

Tecnológico de Costa Rica

## **8 Profesores**

Dagoberto Arias Aguilar, PhD

Lugar y horario de atención de estudiantes: Laboratorio de Ecofisiología Forestal y aplicaciones ecosistémicas (ECOPLANT), Edificio L2. Martes de 9:00 am a 12:00 md

Teléfono: 2550 2753, celular 85331016

Correo electrónico: [darias@itcr.ac.cr](mailto:darias@itcr.ac.cr)

Máster. Juan Carlos Valverde Otárola

Lugar y horario de atención de estudiantes: Laboratorio de Ecofisiología Forestal y aplicaciones ecosistémicas (ECOPLANT), Edificio L2. Martes de 9:00 am a 12:00 md

Teléfono: 8535 2710

Correo electrónico: [jcvalverde@itcr.ac.cr](mailto:jcvalverde@itcr.ac.cr)

## 7. Principales conclusiones del proyecto

1. Con respecto al conocimiento sobre el crecimiento de los árboles estudiados en el bosque seco, se determinó una relación entre el crecimiento con la densidad de la madera que tiene su explicación en los aspectos hidráulicos, encontrando para densidades inferiores a  $0,5 \text{ g/cm}^3$  los mayores crecimientos en época lluviosa (2,2 a 3,0 mm/año), con una correlación crecimiento/precipitación del 88% y con la temperatura y la humedad relativa del 70 y 66% respectivamente. Las especies con densidades  $0,51$  a  $0,7 \text{ g/cm}^3$  mostraron crecimientos netos anuales de 1,1 a 1,9 mm, con una correlación crecimiento/precipitación del 91% y con la temperatura y humedad relativa inferiores al 70%. Finalmente, las especies con densidades superiores a  $0,7 \text{ g/cm}^3$ , el crecimiento anual fue inferior a 0,08 mm con correlaciones asociadas a los factores ambientales inferiores al 61%.
2. Las mediciones de flujo de savia a diferente distancia en la albura en los 38 árboles muestreados en el bosque seco secundario permitieron desarrollar un modelo flexible que explicó el 96% de la varianza en el conjunto de datos. Gran parte de la variabilidad observada se debió a diferencias aleatorias entre especies y árboles individuales. Sin embargo, la inclusión de rasgos funcionales como predictores mejoró considerablemente la precisión de las predicciones tanto para nuevos árboles como para nuevas especies. El uso diario de agua en todo el árbol se asoció positivamente con la altura del árbol, el incremento del diámetro y la densidad de la madera. Las estimaciones que extrapolan el flujo promedio de la savia en los 2 cm más alejados de la madera en toda el área de la albura sobreestimaron el uso de agua en promedio en un 26% en comparación con las estimaciones basadas en perfiles radiales.
3. Los resultados obtenidos con muestras de madera contribuyen a una base para futuros estudios dendrocronológicos en la región tropical. Los proyectos sobre dinámica forestal, restauración forestal o silvicultura sostenible muy necesarios y deben considerar la adaptación futura de las especies. Sin embargo, también es necesario identificar otras especies dendrocronológicas útiles para estudios que relacionan productividad y clima. En particular, las especies de árboles de larga vida podrían ser de gran valor para futuras investigaciones.

4. Existió una relación positiva entre la altura del árbol y el diámetro del vaso en los tres sitios caracterizados como bosques tropicales húmedos. La densidad de la madera no se relacionó con la conductividad potencial ni con el diámetro del vaso ponderado hidráulicamente, en ningún sitio a través del gradiente. En cambio, la densidad de la madera se relacionó positivamente con el incremento de AGB. La altura del árbol demostró ser un buen predictor para el incremento de la biomasa sobre el suelo, tanto dentro como a través de los sitios. Debido a la relación funcional de la captación de carbono y la liberación de agua, un sistema de transporte de agua altamente eficiente, tanto a nivel del tallo como de la rama, parece ser un requisito previo para lograr sobrevivencia y altas tasas de crecimiento o acumulación de biomasa.
5. La altura de los árboles y el incremento de la biomasa por encima del suelo se compensarían con la resistencia a la embolia ramificada; es decir, los árboles altos con un sistema hidráulico eficiente dan como resultado una alta productividad, pero son los más vulnerables al fallo hidráulico inducido por la sequía. De hecho, se observó una relación entre la resistencia a la embolia ramificada y la altura del árbol, pero de forma negativa y no tan positiva como se plantea en las hipótesis iniciales del proyecto. En los árboles de la muestra, las especies de árboles de mejor crecimiento fueron más resistentes contra la falla hidráulica inducida por la sequía,
6. Al menos en lo que respecta al contenido de almidón en la madera del fuste, no se observaron diferencias en el gradiente. Sin embargo, se observó una estrecha relación negativa entre la presión del xilema con una pérdida del 50% de la conductancia hidráulica (P50) y el contenido de almidón en la madera del fuste. Aunque este hallazgo es muy prometedor y merece más atención, se están esperando los datos de los laboratorios en Francia, para incluir los contenidos de azúcares solubles para confirmar nuevos hallazgos.
7. Se pudo crear el Laboratorio de Ecofisiología Forestal y Aplicaciones Ecosistémicas (ECOPLANT), nueva infraestructura muy prometedora que ha permitido incluir el conocimiento adquirido en el proyecto para transferirlo en el curso de grado de la Escuela de Ingeniería Forestal y a través de investigaciones propias (se debe resaltar que se presentó un perfil aceptado y una propuesta completa en la pasada ronda de

proyectos, teniendo actualmente una publicación en revisión y otra publicada (SCOPUS y DOAJ respectivamente).

8. Se generó nuevo conocimiento novedoso y suficiente para lograr la aceptación de presentación de resultados en dos congresos nacionales y uno internacional, publicaciones en periódicos de circulación nacional e internacional de los potenciales resultados del proyecto, permitiendo transmitir conocimiento a la población nacional.

## **8. Recomendaciones**

1. Corresponde en adelante desarrollar estudios sobre los movimiento de flujo de savia en especies de bosques secundarios, plantaciones forestales y sistemas agroforestales en otras regiones del país, lo cual permita entender mucho mejor el comportamiento las especies en distintas condiciones ambientales y escenarios de variabilidad climática.
2. Realizar estudios hidráulicos en las mismas especies en distintas condiciones ambientales, esto con el fin entender los patrones de distribución y regiones críticas de desarrollo (por ejemplo por zonas de vida).
3. Desde la EIFO lograr sensibilizar al CIE y a la VIE para que se siga apoyando el desarrollo de esta nueva línea de investigación que es totalmente novedosa en el trópico y cuyos resultados generarían grandes impactos en la sostenibilidad de la gestión de los recursos naturales e investigaciones en la región.
4. Se requiere el apoyo de la EIFO y de la VIE para la compra de equipos de investigación y especialmente para la docencia para continuar los estudios sobre hidráulica, tales como osmómetros, medidores de luz PAR. Se requieren más medidores de flujos de savia y cicrómetros.
5. Se requiere apoyo de la VIE para la captación de recursos internacionales y el desarrollo de instrumentación propia, la cual es potencialmente viable en el mediano plazo pero se requiere presupuesto y apoyo de asignación de tiempos. Ya se dispone de una propuesta de investigación nueva, pero se requiere de apoyo financiero en una modalidad compartida.

## **9. Referencias**

Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzeberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, et al. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660–684.

- Asbjornsen H, Goldsmith GR, Alvarado-Barrientos MS, Rebel K, Van Osch FP, Rietkerk M, Chen J, Gotsch S, Tobon C, Geissert DR, et al. 2011. Ecohydrological advances and applications in plant-water relations research: a review. *Journal of Plant Ecology* 4: 3–22.
- Awad H, Barigah T, Badel E, Cochard H, Herbette S. 2010. Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiologia Plantarum* 139: 280–288.
- Bagnouls F and Gaussen H. 1953. Saison seche et indice xerothermique. Documents pour les cartes des productions végétales. t. III, Vol. 1, Art. 8, 47 p. Toulouse.
- Bates BC, Kundzewicz ZW, Wu S and Palutikof JP. 2008. Climate Change and Water. Technical Paper of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Eds. IPCC Secretariat, Geneva, 210 pp.
- Brodersen CR, McElrone AJ, Choat B, Matthews MA, Shackel KA. 2010. The dynamics of embolism repair in xylem: in vivo visualizations using high-resolution computed tomography. *Plant physiology* 154: 1088–95.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24: 891–899.
- Chave J, Andalo C, Brown S, Cairns MA, Chambers JQ, Eamus D, Fölster H, Fromard F, Higuchi N, Kira T, et al. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87–99.
- Choat B, Ball MC, Luly JG, Holtum JAM. 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees-Structure and Function* 19: 305–311.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG, et al. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752–5.
- Clark DA. 2004. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 359: 477–91.
- Cochard H, Bodet C, Ameglio T, Cruiziat P. 2000. Cryo-scanning electron microscopy observations of vessel content during transpiration in walnut petioles. Facts or artifacts? *Plant Physiology* 124: 1191–1202.
- Cochard H, Cruiziat P, Tyree MT. 1992. Use of Positive Pressures to Establish Vulnerability Curves - Further Support for the Air-Seeding Hypothesis and Implications for Pressure-Volume Analysis. *Plant Physiology* 100: 205–209.
- Cochard H, Damour G, Bodet C, Tharwat I, Poirier M, Ameglio T. 2005. Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiologia Plantarum* 124: 410–418.
- Corlett RT. 2012. Climate change in the tropics: The end of the world as we know it? *Biological Conservation* 151: 22–25.
- Da Costa ACL, Galbraith D, Almeida S, Portela BTT, Da Costa M, De Athaydes J, Braga AP, De Gonçalves PHL, De Oliveira AAR, Fisher R, et al. 2010. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytologist* 187: 579–91.

- Dai A. 2012. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change* 3: 52–58.
- De Micco V, Aronne G, Baas P. 2008. Wood anatomy and hydraulic architecture of stems and twigs of some Mediterranean trees and shrubs along a mesic-xeric gradient. *Trees-Structure and Function* 22: 643–655.
- Domec JC, Schafer K, Oren R, Kim HS, McCarthy HR. 2010. Variable conductivity and embolism in roots and branches of four contrasting tree species and their impacts on whole-plant hydraulic performance under future atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Tree Physiology* 30: 1001–1015.
- Engelbrecht BMJ, Comita LS, Condit R, Kursar TA, Tyree MT, Turner BL, Hubbell SP. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447: 80–U2.
- Ewers FW, Fisher JB. 1989. Techniques for Measuring Vessel Lengths and Diameters in Stems of Woody-Plants. *American Journal of Botany* 76: 645–656.
- Fan ZX, Zhang SB, Hao GY, Ferry Slik JW, Cao KF. 2012. Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than wood density. *Journal of Ecology* 100: 732–741.
- Feeley KJ, Wright SJ, Nur Supardi MN, Kassim AR, Davies SJ. 2007. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology letters* 10: 461–9.
- Granier A, Reichstein M, Breda N, Janssens IA, Falge E, Ciais P, Grunwald T, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, et al. 2007. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and Forest Meteorology* 143: 123–145.
- Granzow-de la Cerda I, Lloret F, Ruiz JE, Vandermeer JH. 2012. Tree mortality following ENSO-associated fires and drought in lowland rain forests of Eastern Nicaragua. *Forest Ecology and Management* 265: 248–257.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloch KA. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457–461.
- Hartmann H. 2011. Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon? - How trees may cope with more frequent climate change-type drought events. *Global Change Biology* 17: 642–655.
- Hertel D, Moser G, Culmsee H, Erasmi S, Horna V, Schuldt B, Leuschner C. 2009. Below- and above-ground biomass and net primary production in a paleotropical natural forest (Sulawesi, Indonesia) as compared to neotropical forests. *Forest Ecology and Management* 258: 1904–1912.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG and Jarvis A 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Hoch G, Popp M, Körner C. 2002. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos* 3: 361–374.
- Hoch G, Richter A, Körner C. 2003. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell and Environment*: 1067–1081.
- Horna V, Schuldt B, Brix S, Leuschner C. 2011. Environment and tree size controlling stem sap flux in a perhumid tropical forest of Central Sulawesi, Indonesia. *Annals of Forest Science*.



- Itoh A, Nanami S, Harata T, Ohkubo T, Tan S, Chong L, Davies SJ, Yamakura T. 2012. The Effect of Habitat Association and Edaphic Conditions on Tree Mortality during El Niño-induced Drought in a Bornean Dipterocarp Forest. *Biotropica* 44: 606–617.
- Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönlisch G, Garnier E, Westoby M, Reich PB, Wright IJ, et al. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*: 17: 2905-2935.
- Kraft NJB, Metz MR, Condit RS, Chave J. 2010. The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. *The New phytologist* 188: 1124–36.
- Kursar TA, Engelbrecht BMJ, Burke A, Tyree MT, El Omari B, Giraldo JP. 2009. Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology* 23: 93–102.
- Latt CR, Nair PKR, Kang BT. 2001. Reserve carbohydrate levels in the boles and structural roots of five multipurpose tree species in a seasonally dry tropical climate. *Forest Ecology and Management* 146: 145–158.
- Lewis SL, Brando PM, Phillips OL, Van der Heijden GMF, Nepstad D. 2011. The 2010 Amazon drought. *Science* 331: 554.
- Li W, Fu R, Juárez RIN, Fernandes K. 2008. Observed change of the standardized precipitation index, its potential cause and implications to future climate change in the Amazon region. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 363: 1767–72.
- Machado SR, Rodella RA, Angyalossy V, Marcati CR. 2007. Structural variations in root and stem wood of *Styrax* (Styracaceae) from Brazilian forest and cerrado. *Iawa Journal* 28: 173–188.
- Maharjan SK, Poorter L, Holmgren M, Bongers F, Wieringa JJ, Hawthorne WD. 2011. Plant Functional Traits and the Distribution of West African Rain Forest Trees along the Rainfall Gradient. *Biotropica* 43: 552–561.
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85: 2184–2199.
- Maherali H, Moura CF, Caldeira MC, Willson CJ, Jackson RB. 2006. Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant Cell and Environment* 29: 571–583.
- Markestijn L, Poorter L, Paz H, Sack L, Bongers F. 2011b. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell and Environment* 34: 137–48.
- Martínez-Cabrera HI, Jones CS, Espino S, Schenk HJ. 2009. Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. *American journal of botany* 96: 1388–98.
- McCulloh KA, Meinzer FC, Sperry JS, Lachenbruch B, Voelker SL, Woodruff DR, Domec JC. 2011. Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. *Oecologia* 167: 27–37.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178: 719–739.

- McDowell N G, Beerling DJ, Breshears DD, Fisher RA, Raffa KF, Stitt M. 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in ecology & evolution* 26: 523–32.
- McDowell Nathan G. 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant physiology* 155: 1051–9.
- Meinzer FC, Bond BJ, Warren JM, Woodruff DR. 2005. Does water transport scale universally with tree size? *Functional Ecology* 19: 558–565.
- Meister K, Ashton MS, Craven D and Griscom H. 2012. Carbon Dynamics of Tropical Forests. Managing Forest Carbon in a changing climate, Eds. Ashton et al., Springer.
- Nadezhdina N, Cermak J, Nadezhdin V. 1998. Heat field deformation method for sap flow measurements. In: Proceedings of the 4th International Workshop on Measuring Sap Flow in Intact Plants (Eds. Cermak J, Nadezhdina N), Publishing House of Mendel University, Czech Republic, pp. 72–92.
- Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S. 2011b. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? *Plant science : an international journal of experimental plant biology* 180: 604–11.
- Nepstad DC, Tohver IM, Ray D, Moutinho P, Cardinot G. 2007. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an amazon forest. *Ecology* 88: 2259–2269.
- Phillips OL, Aragão LEOC, Lewis SL, Fisher JB, Lloyd J, Lopez-Gonzalez G, Malhi Y, Monteagudo A, Peacock J, Quesada CA, et al. 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science* 323: 1344–1347.
- Phillips OL, Van der Heijden G, Lewis SL, Lopez-Gonzalez G, Aragão LEOC, Lloyd J, Malhi Y, Monteagudo A, Almeida S, Davila EA, et al. 2010. Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist* 187: 631–646.
- Poorter L, McDonald I, Alarcon A, Fichtler E, Licona JC, Pena-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185: 481–492.
- Russo SE, Jenkins KL, Wiser SK, Uriarte M, Duncan RP, Coomes DA. 2010. Interspecific relationships among growth, mortality and xylem traits of woody species from New Zealand. *Functional Ecology* 24: 253–262.
- Saatchi S, Asefi-Najafabady S, Malhi Y, Aragão LEOC, Anderson LO, Myneni RB, Nemani R. 2013. Persistent effects of a severe drought on Amazonian forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110: 565–70.
- Sala A, Piper F, Hoch G. 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist* 186: 274–281.
- Sala A, Woodruff DR, Meinzer FC. 2012. Carbon dynamics in trees: feast or famine? *Tree physiology*: 1–12.
- Scheidegger Y, Saurer M, Bahn M, Siegwolf R. 2000. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. *Oecologia* 125: 350–357.
- Schuldt B, Leuschner C, Horna V, Moser G, Köhler M, Van Straaten O, Barus H. 2011. Change in hydraulic properties and leaf traits in a tall rainforest tree species subjected to long-term throughfall exclusion in the perhumid tropics. *Biogeosciences* 8: 2179–2194.

- Schuldt B, Leuschner C, Brock N, Horna V. 2013. Changes in wood density, wood anatomy and hydraulic properties of the xylem along the root-to-shoot flow path in tropical rainforest trees. *Tree Physiology*: 1–14.
- Secchi F, Zwieniecki MA. 2011. Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling. *Plant, cell & environment* 34: 514–24.
- Sheffield J, Wood EF. 2008. Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Climate Dynamics* 31: 79–105.
- Slik JWF. 2004. El Nino droughts and their effects on tree species composition and diversity in tropical rain forests. *Oecologia* 141: 114–120.
- Stephenson NL, Mantgem PJ V. 2011. Causes and implications of the correlation between forest productivity and tree mortality rates. *Ecological Monographs* 81: 527–555.
- Timmermann A, Oberhuber J, Bacher A, Esch M, Latif M, Roeckner E. 1999. Increased El Nino frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* 398: 694–697.
- Tyree MT. 2003. Hydraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees. *Trees-Structure and Function* 17: 95–100.
- Tyree MT, Davis SD, Cochard H. 1994. Biophysical Perspectives of Xylem Evolution - Is There A Tradeoff of Hydraulic Efficiency for Vulnerability to Dysfunction. *Iawa Journal* 15: 335–360.
- Unger M, Homeier J, Leuschner C. 2012. Effects of soil chemistry on tropical forest biomass and productivity at different elevations in the equatorial Andes. *Oecologia* 170: 263–74.
- Wang W, Peng C, Kneeshaw DD, Larocque GR, Luo Z. 2012. Drought-induced tree mortality: ecological consequences, causes, and modeling. *Environmental Reviews* 20: 109–121.
- Williams JW, Jackson ST, Kutzbach JE. 2007. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 5738–5742
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Condit R, Dalling JW, Davies SJ, Díaz S, et al. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91: 3664–74.
- Zach A, Schuldt B, Brix S, Horna V, Culmsee H, Leuschner C. 2010a. Vessel diameter and xylem hydraulic conductivity increase with tree height in tropical rainforest trees in Sulawesi, Indonesia. *Flora* 205: 506–512.
- Zach A, Schuldt B, Horna V, Tjitrosemito S and Leuschner C. 2010b. The hydraulic performance of tropical rainforest trees in their perhumid environment. Is there evidence for drought vulnerability? In: Teja Tschardt et al. (eds.), Tropical rainforests and agroforests under global change, pp. 391-410, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Zanne AE, Westoby M, Falster DS, Ackerly DD, Loarie SR, Arnold SEJ, Coomes DA. 2010. Angiosperm Wood Structure: Global Patterns in Vessel Anatomy and Their Relation to Wood Density and Potential Conductivity. *American Journal of Botany* 97: 207–215.

- Zhao M, Running SW. 2010. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science* 326: 2–5.
- Zwieniecki MA, Holbrook NM. 2009. Confronting Maxwell's demon: biophysics of xylem embolism repair. *Trends in Plant Science* 14: 530–534.