

Relaciones hídricas en árboles del bosque tropical seco: el caso de

Enterolobium cyclocarpum

Keilor Rojas-Jimenez¹
Marco V. Gutiérrez²

Resumen

Las relaciones hídricas en árboles de *Enterolobium cyclocarpum* del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, se estudiaron en diferentes momentos del curso diurno y a lo largo de dos ciclos fenológicos. La característica más sobresaliente de esta especie fue su capacidad de brotar su follaje durante la época de sequía y en condiciones de alta demanda evaporativa. Los resultados mostraron una disminución del potencial hídrico de tallos y raíces gruesas durante la brotación temprana del follaje, de -0,3 MPa a -0,55MPa, evidenciando la contribución de las reservas internas de agua para sustentar este proceso. Se determinó que las hojas jóvenes son las principales responsables de evitar la pérdida de agua y de mantener el balance hídrico durante la estación seca, a juzgar por las conductividades estomáticas bajas y la estabilidad de su potencial hídrico (g_s de 50 mmol m⁻² s⁻¹; Ψ_H de -0,75 MPa). El flujo total diario de savia presentó una amplia variación estacional, con transpiraciones diarias de 300 litros durante los meses más lluviosos. Cambios simultáneos en la velocidad del flujo de savia en raíces, tallo y ramas luego de cambios en la radiación indican el alto grado acople entre órganos y la rápida capacidad de respuesta a estímulos ambientales. Este trabajo plantea la importancia de contar con estudios ecofisiológicos que permitan entender mejor los procesos que ocurren en los sistemas forestales.

Palabras claves: *Enterolobium cyclocarpum*, relaciones hídricas, bosque seco tropical, conductividad estomática, potencial hídrico, flujo de savia.

*Autor Corresponsal:

Keilor Rojas-Jiménez
Ministerio de Ciencia y Tecnología
San José, Costa Rica
Apdo. 5589-1000
Tel. (506) 8893 3590
Fax. (506) 2257 8765
E-mail keilorrojas@yahoo.com

Abstract

The water relations of *Enterolobium cyclocarpum* trees of the Santa Rosa National Park, Costa Rica, were studied during different moments of the daily courses and along different periods of the year. The most outstanding feature of this species was its capacity to flush the leaves during the dry season and under conditions of high evaporative demand. The results showed decreased water potentials in stems and coarse roots during early flushing, from -0.3 MPa to -0.55MPa, evidencing the contribution of stem and root water stores in supporting shoot expansion. It was determined that newly flushed leaves constitute a major factor to restrict water loss and to maintain the water balance during the dry season, as observed in the measurements of the stomatal conductance and the leaf water potential (g_s de 50 mmol m⁻² s⁻¹; Ψ_H de -0.75 MPa). Total daily sap flow showed substantial variations during the year, with daily transpirations of 300 liters during the rainiest months. Simultaneous changes in branch, stem and coarse root sap flow in response to sudden changes in solar radiation indicated that different tree organs were tightly coupled and were highly responsive to environmental changes. This study shows the importance of implementing ecophysiological studies for the best understanding of the processes that occur in forestry systems.

Key words: *Enterolobium cyclocarpum*, water relations, tropical dry forest, stomatal conductance, water potential, sap flow.

¹ Ministerio de Ciencia y Tecnología, Apartado 5589-1000 San José, Costa Rica.

² Programa de Ecofisiología de Plantas Tropicales, Estación Experimental Fabio Baudrit, Universidad de Costa Rica, Apartado 183-4050 Alajuela, Costa Rica.

Introducción

Desde un punto de vista meramente fisiológico, los bosques representan el elemento mediador entre el suelo y la atmósfera, donde los árboles se constituyen en las principales unidades conductoras de agua de un ambiente hacia el otro. En estas plantas, el agua se mueve desde zonas de mayores hacia zonas de menores potenciales hídricos; es absorbida por las raíces, cuyo potencial hídrico es levemente inferior al del suelo, luego viaja por el xilema del tronco y llega hasta las hojas donde se evapora y pasa a la atmósfera. Entre la cámara subestomática de las hojas y la atmósfera, existe una delgada interfase gaseosa, denominada capa límite, que presenta un gradiente de presión de vapor y que es la responsable de ejercer el diferencial de potencial hídrico para que ocurra la transpiración. Esta fuerza genera una tensión negativa de gran magnitud, que es capaz de succionar el agua y llevarla hasta varios metros de altura. Este proceso, a la vez, permite que ocurran otros procesos fisiológicos básicos como la nutrición, la fotosíntesis y el crecimiento, así como en aspectos globales relacionados como lo son el ciclo hidrológico y la regulación térmica (Salisbury & Ross, 1985; Taiz & Zeiger, 1998).

En este sentido, el bosque tropical seco de Costa Rica constituye un modelo valioso para estudiar relaciones hídricas en árboles, debido a que en él coexisten diferentes grupos de vegetación con diversas adaptaciones a las condiciones de sequía propias de esa zona de vida. Se distingue una cantidad abundante de especies caducifolias que cohabitan con un número variable de especies siempre verdes, lo cual sugiere que estos hábitos no son incondicionalmente impuestos por el medio más bien pueden ser vistos como parte de una respuesta integral a las condiciones del ambiente (Holbrook *et al.* 1995; Medina, 1995; Murphy & Lugo, 1995). En este ecosistema, las especies caducifolias se caracterizan por perder su follaje a inicios de la estación seca y por producir flores y frutos a mediados de esta estación durante el período de sequía (Reich & Borchert, 1988; Bullock, 1990; Borchert, 1994b; Williams 1997).

Dentro de las especies que presentan este patrón fenológico de copa, algunas especies como *Enterolobium cyclocarpum* tienen la sorprendente capacidad de producir y expandir el follaje antes de la caída de las primeras lluvias, denominándose especies de brotación temprana (Janzen 1967; Daubenmire 1972; Frankie *et al.* 1974). La brotación de las hojas en esta especie es acompañada por la apertura de las flores y la formación temprana de frutos, los cuales luego interrumpen su desarrollo durante la estación lluviosa (Rojas 2001; Rojas *et al.* 2008). Este comportamiento plantea una serie de interrogantes sobre los mecanismos que controlan la caída y estimulan la producción del follaje, las fuentes que sustentan este proceso y el significado ecológico de esta particularidad.

Al respecto, existen algunas hipótesis que señalan los cambios en el contenido de humedad del suelo (Reich & Borchert 1982; Reich & Borchert 1984), el fotoperiodo (Nilsen 1981; Bullock 1990), la temperatura (Gómez & Fournier 1996) y ritmos endógenos (Fournier & Fournier 1986), como posibles activadores de la brotación temprana y a las reservas internas de agua como las fuentes que soportan la brotación del follaje (Borchert 1994a; Borchert 1994b). Sin embargo, poco se conoce de los ajustes que puedan estar operando en las relaciones hídricas de esta especie en el momento de la brotación temprana con respecto a otros momentos del año (Reich & Borchert 1988; Williams 1997; Andrade 1998).

El presente estudio describe la influencia de algunas variables del ambiente como posibles estimuladores de la brotación temprana en árboles de *Enterolobium cyclocarpum*, examina algunas de las fuentes de agua que sustentan la producción del follaje y describe el papel de los estomas y la edad de la hoja en el comportamiento del potencial hídrico de la planta, en la conductividad estomática y en flujo de savia a través del tallo.

Materiales y Métodos

Sitio experimental

Para estudiar los ajustes que operan en las relaciones hídricas de los sistemas forestales es ideal escoger sitios que presenten condiciones contrastantes de humedad y sequía a lo largo del año, de modo que los cambios ocurridos se puedan distinguir con mayor claridad. Por tanto, para este proyecto se seleccionó el Parque Nacional Santa Rosa, localizado en el Pacífico Norte de Costa Rica, específicamente en un bosque secundario cercano al Museo Histórico La Casona (10°50'15" N. y 85°36'45" O.). Esta región se ubica dentro de la zona de vida Bosque Tropical Seco según sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge (Holdridge, 1967). La temperatura media anual es de 25,7 °C y la precipitación media anual es de 1528 mm, donde más del 90% de la lluvia cae entre los meses de mayo y diciembre, resultando en una estación seca pronunciada entre los meses de enero a abril. Esta estación seca también se caracteriza por presentar mayor incidencia de vientos, alta radiación solar y menor humedad relativa, que conjuntamente generan una alta evapotranspiración (Rojas, 2001).

Material vegetal

Existen ciertos atributos deseables para la escogencia de una especie adecuada para realizar un estudio de relaciones hídricas en el bosque seco, por ejemplo que esta sea abundante y representativa del ecosistema, que el comportamiento fenológico de la copa tenga evidentes variaciones estacionales, que la brotación del follaje sea uniforme para poder estimar la edad de las hojas y que tenga un patrón arquitectural que facilite el acceso a las

ramas de la copa. La especie seleccionada para este estudio fue *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq) conocida en Costa Rica como Guanacaste. Esta especie pertenece al orden Rosales, subclase Rosidae, familia Leguminosae (Fabaceae), subfamilia Mimosoidae (Mora 1990).

Las hojas jóvenes de esta especie son de color verde claro y alcanzan su tamaño final a los 15 días después de la brotación, presentan estomas solamente en la cara abaxial con una densidad de aproximadamente 6200 estomas por cm^2 . Las hojas maduras son de color verde oscuro y tienen edades que oscilan entre 1 y 9 meses, periodo que coincide con la estación lluviosa. La senescencia de las hojas ocurre en la época de transición lluviosa a seca, donde las hojas tienen más de nueve meses, presentan caída de foliolulos y una coloración verde amarillenta (Molina 1996; Rojas 2001; Rojas et al. 2008) Además, la madera de esta especie presenta una composición anatómica que permite diferenciar claramente la albura, que representa el área de xilema conductor y tiene una coloración blanquizca, del duramen que es el área no conductora de coloración café. Los especímenes sujetos de este estudio fueron árboles maduros de 70 a 80 cm de diámetro, con un anillo de albura de 2 a 2,5 cm de espesor. Esta característica es muy importante para poder estimar adecuadamente los flujos de agua a través de los troncos (Rojas 1996; Rojas 2001).

Conductividad estomática

La conductividad estomática (g_s) es una variable fisiológica de las hojas que se relaciona directamente con la capacidad que tienen los estomas para evitar la pérdida de agua por transpiración. En este estudio se midieron los valores de g_s en diferentes momentos fenológicos de la copa y a lo largo del curso diurno. Las mediciones se realizaron con un autoporómetro (LI-1600, Li-Cor, Lincoln, NE), instrumento que calcula esta variable a partir de los valores obtenidos de humedad relativa, temperatura del aire y de la hoja y el flujo de aire (LICOR Inc 1989). La pérdida de agua que experimenta la hoja al colocarse dentro de la cubeta del autoporómetro es determinada por la medida de la tasa de aire necesaria para mantener constante la humedad relativa en el interior de esta cubeta. Esta humedad relativa establecida es igual a la existente en el ambiente y el aire seco que entra a la cubeta lo hace a una tasa que es apenas suficiente para balancear el flujo de agua transpirada que sale de la hoja.

Potencial hídrico de las hojas

Con el fin de estimar la cantidad de agua disponible para los tejidos y cómo estos se recuperan luego de los ciclos diurnos de transpiración, se determinó el potencial hídrico (ψ_H) de las hojas jóvenes, maduras y senescentes. Las determinaciones se hicieron tanto al amanecer como al mediodía, mediante el uso de una cámara de presión de Scholander cuyo principio asume que existe un gradiente

dentro de la hoja y que el valor medido es muy cercano a la media ψ_H de todo el órgano (Taiz & Zeiger 1998). En la copa de cada uno de los seis árboles de estudio se tomaron cuatro hojas de distintos puntos a lo largo de las diferentes etapas fenológicas. Cada muestra, después de ser cortada se introdujo en una bolsa plástica y se colocó en una hielera que las mantuvo en condiciones de oscuridad y baja temperatura para evitar pérdidas de agua. Dentro de la cámara Scholander, cada hoja fue sometida a altas presiones con N_2 hasta que se observó salir agua por el corte en el peciolo. La presión requerida para hacer salir el agua es igual a la tensión que retiene la columna de agua en la hoja. Los valores de cada hora en su respectiva fecha sirvieron para determinar mediante análisis de mediciones repetidas si existen diferencias entre la mañana y la tarde, y entre los diferentes meses del año.

Potencial hídrico de tallos y raíces gruesas

El potencial hídrico (ψ_H) de tallos y raíces gruesas se determinó con una técnica basada en el principio de equilibrio osmótico conocida como método de Shardakov (Knipling, 1967). Para esto se tomaron muestras de ambos tejidos con un barreno de 8 mm de diámetro durante diferentes etapas fenológicas. Estas se dejaron reposar en un tubo de ensayo que contenía soluciones de sacarosa de potencial hídrico conocido (-0,1 a -0,7 MPa) por un periodo de 2 a 4 horas hasta que se equilibrara el ψ_H del tejido y la solución. Luego se extrajeron gotas de esta solución teñidas con safranina al 1% y se compararon con las soluciones control. Las direcciones del intercambio de agua entre el tejido muestreado y la solución testigo (de ψ_H conocido) son determinadas por los cambios en la densidad resultante de las soluciones puestas a prueba. La gota permanecerá estable en la solución que contenga el potencial hídrico igual al del tejido muestreado.

Flujo de savia

Se utilizó la técnica de disipación térmica para medir el flujo de savia en los árboles de *Enterolobium cyclocarpum*. Esto con el fin de describir el comportamiento de los cursos diarios de transpiración en diferentes órganos de la planta y su relación con algunas variables ambientales como temperatura, humedad relativa, radiación incidente, así como para estimar la transpiración total diaria en árboles de esta especie durante la estación lluviosa y la estación seca. Se utilizó la técnica de Granier que consiste en la medición de la temperatura de un microcalentador eléctrico implantado en el xilema conductor del árbol con respecto a una temperatura referencia determinada por otro sensor ubicado 15 cm por debajo. Esta técnica se basa en el principio de disipación de la temperatura, en donde un incremento en el flujo de savia provoca un enfriamiento de la fuente de calor. Cuando la velocidad del flujo de savia (V , m s^{-1}) es mínima, la diferencia de temperaturas entre los sensores es máxima, mientras que cuando aumenta el flujo, el diferencial de temperatura

entre los sensores disminuye (Granier 1985; Granier 1997).

En campo, se insertaron los sensores de 20 mm de longitud por 2 mm de espesor en el xilema de los troncos de 4 árboles de Guanacaste a una altura de 1,3 m. La aguja superior de cada par contenía una resistencia que proporcionaba calor constante, mientras que la otra aguja, ubicada a aproximadamente 15 cm por debajo de la anterior se utilizaba como temperatura de referencia del xilema. Las diferencias de temperatura se tomaron cada minuto y se promediaron cada 30, la información se almacenó en un datalogger (10 X Campbell Scientific Corp.). La parte del tronco con los sensores debió ser aislada para evitar variaciones en los datos por influencia de la temperatura y humedad exterior (Andrade 1998; Goldstein 1998).

Análisis estadísticos

Los datos de las variables fisiológicas que incluyen la conductividad estomática y el potencial hídrico de las hojas, tallos y raíces gruesas, determinados a lo largo de los cursos diarios y entre las diferentes etapas del ciclo fenológico, fueron sujeto de análisis de varianza con mediciones repetidas en el tiempo (Potvin *et al.* 1990) usando el modelo lineal general del programa SAS (Little *et al.* 1992). Esto permitió estimar las diferencias del comportamiento de las variables fisiológicas de los tejidos en los diferentes momentos del día (horas de la mañana versus horas de la tarde) así como entre los diferentes momentos fenológicos de la copa de los árboles.

Resultados

En este estudio se evaluó el comportamiento de varias variables fisiológicas de *Enterolobium cyclocarpum* en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, a partir de mediciones hechas en diferentes momentos del curso diario y a lo largo de diferentes épocas del año. Estas variables incluyeron el potencial hídrico de las hojas medido con la cámara de presión de Scholander, la conductividad estomática medida con un autoporómetro, la tasa de flujo de savia en los troncos utilizando la técnica de disipación técnica de Granier y el potencial hídrico de raíces gruesas y tallos medida con la técnica de tinción de Shardakov.

Las determinaciones de la conductividad estomática (g_s) hechas durante diferentes momentos fenológicos de la copa mostraron ser significativamente distintas ($p < 0.05$) según edad de la hoja y condiciones ambientales imperantes (Figura 1). Las hojas jóvenes del árbol, a pesar de estar en condiciones de alta demanda evaporativa, presentaron un buen control de la pérdida de agua a juzgar por los bajos valores de g_s , cercanos a los $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Durante la estación lluviosa, las hojas maduras con edades de 2 a 9 meses, experimentaron

un aumento en los valores de esta variable que oscilaron entre 300 y $450 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a lo largo del día. Las hojas senescentes, típicas de la época de transición estación lluviosa-estación seca, presentaron valores medios de g_s cercanos a $150 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

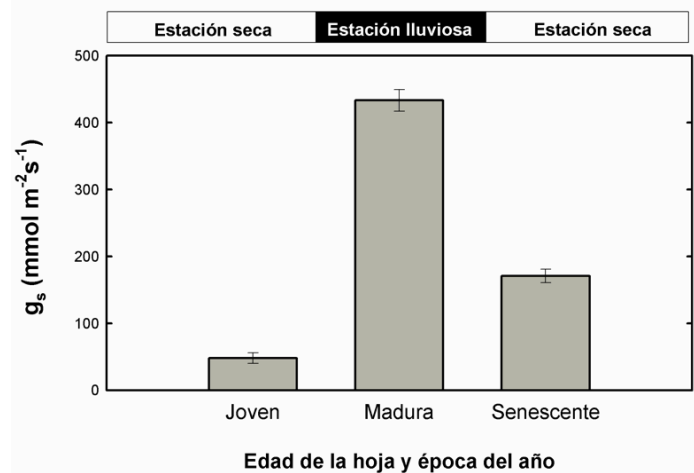
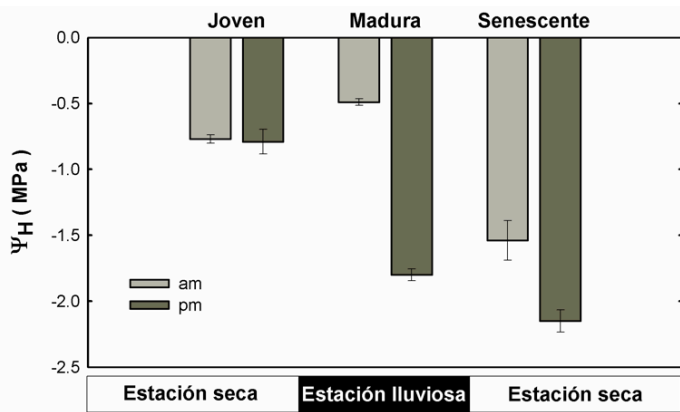


Figura 1. Promedio diario de la conductividad estomática en hojas de *Enterolobium cyclocarpum* determinada en diferentes momentos fenológicos. Las medidas se realizaron con un autoporómetro. Los valores mostrados son la media \pm E.E de mediciones hechas a 4 hojas de 5 árboles durante el curso diario (6:00, 7:30, 9:00, 10:30, 12:00, 15:00).

El comportamiento del potencial hídrico (ψ_H) de las hojas de Guanacaste fue variable a lo largo de la época del año (Figura 2). Se presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en los diferentes periodos de muestreo y también entre las mediciones hechas al amanecer y el mediodía. Las hojas senescentes presentaron los valores más bajos del ψ_H , cercanos a $-1,5 \text{ MPa}$ al amanecer y $-2,2 \text{ MPa}$ al medio día, esto como resultado de una menor disponibilidad de agua para recuperarse o mayor estrés hídrico. Las hojas jóvenes presentaron potenciales alrededor de los $-0,75 \text{ MPa}$ tanto en la mañana como en la tarde. Esto es sobresaliente por que estas hojas a pesar de estar en condiciones de sequía lograron mantener un potencial hídrico constante a lo largo del día. Las hojas maduras, en un curso típico de la estación lluviosa, experimentaron variaciones drásticas del ψ_H pasando de valores cercanos a $-0,5 \text{ MPa}$ al amanecer que disminuyen significativamente en la tarde alcanzando valores de $-1,8 \text{ MPa}$. Posteriormente, los valores de esta variable vuelven a subir en señal de que las hojas recuperan su ψ_H durante la noche.



Edad de la hoja y época del año

Figura 2. Potencial hídrico (ψ_H) de las hojas de árboles de *Enterolobium cyclocarpum* medidos al amanecer y al medio día durante diferentes momentos fenológicos del año. Las determinaciones del ψ_H fueron hechas con la cámara de presión de Scholander a partir del muestreo hecho a 4 hojas por árbol de 6 árboles. Los valores mostrados corresponden a la media \pm E.E.

La característica más sobresaliente de las determinaciones del potencial hídrico de los tallos y raíces gruesas consistió en un descenso dramático en el ψ_H de dichos órganos durante el periodo de brotación del follaje, pasando de $-0,3$ MPa a $-0,55$ MPa en un periodo de tan solo 15 días (Figura 3). Los valores de esta variable volvieron a subir al entrar la estación lluviosa. Así mismo, los valores del potencial hídrico de las raíces gruesas fueron significativamente menores ($p < 0.05$) que los potenciales de los tallos en las diferentes épocas muestreadas, siendo esto consistente con el diferencial de potenciales que debe existir para permitir el movimiento de agua la copa de los árboles.

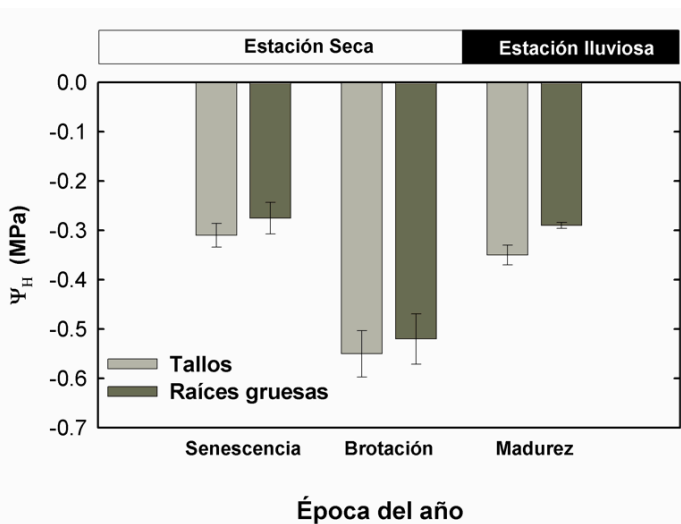


Figura 3. Potencial hídrico del tallo y raíces gruesas de *Enterolobium cyclocarpum* durante diferentes momentos fenológicos de la copa. Cada valor es la media \pm E.E de mediciones hechas a 4 árboles utilizando la técnica de Shardakov.

En la figura 4 se muestra el comportamiento típico de la velocidad del flujo de savia en raíces, tallos y ramas de *Enterolobium cyclocarpum* respecto a la radiación incidente durante un curso diurno de la época lluviosa. Al amanecer, cerca de las 06:00 horas, la radiación solar empieza a incidir sobre las hojas de los árboles ubicados en esta latitud, lo que incita la apertura de los estomas y el inicio de la transpiración, que minutos más tarde se observó como un aumento en la velocidad del flujo de savia. Los valores más altos de esta variable se observaron alrededor del medio día manteniéndose altos hasta aproximadamente las 15:00 horas, momento a partir del cual la velocidad del flujo empieza a descender. Un detalle sobresaliente de este experimento fue que aumentos o disminuciones repentinas en la radiación incidente fueron acompañados por una respuesta rápida y de similar magnitud en los tres órganos de la planta. Adicionalmente, se observó que a partir de las 17:30 horas, aún cuando la radiación incidente había decaído, el flujo de savia se mantuvo activo durante prácticamente toda la noche.

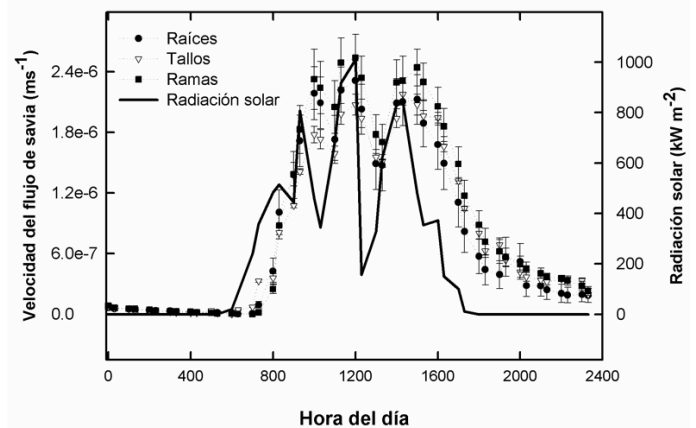


Figura 4. Comportamiento de la velocidad del flujo de savia en raíces gruesas, tallo y ramas de *Enterolobium cyclocarpum* (DAP 80cm) con respecto a la radiación incidente durante el día juliano 282 de 1999. Las determinaciones de la velocidad de flujo fueron hechas utilizando la técnica de disipación térmica de Granier medidas en 4 raíces, 2 puntos del tallo y 3 ramas. Los valores mostrados corresponden a la media \pm E.E.

El comportamiento del flujo total diario de savia en los tallos de *Enterolobium cyclocarpum* estuvieron estrechamente relacionados con la cantidad de agua en el ambiente, siendo significativamente mayores ($p < 0.05$) durante la estación lluviosa (Figura 5). De esta manera, se estimó que un árbol de esta especie, con un diámetro de 80 cm, puede transpirar alrededor de 300 litros de agua por día en un mes lluvioso como setiembre. Durante la estación seca, con la disminución en las precipitaciones y el agua del suelo, los valores de esta variable disminuyeron considerablemente hasta alcanzar valores mínimos cercanos a 22 litros por día. Curiosamente, estos valores fueron registrados en el mes de marzo momento en el cual el árbol había perdido prácticamente todo su follaje.

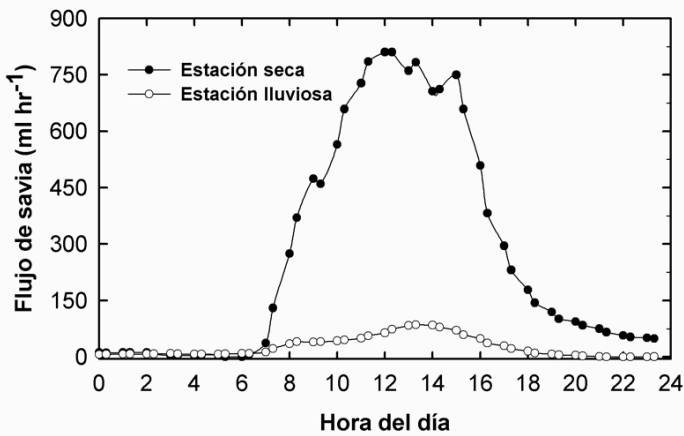


Figura 5. Comparación de dos cursos diarios representativos del flujo de savia en tallos de *Enterolobium cyclocarpum* en la estación seca y la estación lluviosa del bosque seco tropical del Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste.

Discusión

La característica más sobresaliente de *Enterolobium cyclocarpum*, desde un punto de vista fenológico, es su capacidad de brotar su follaje, florecer y fructificar en las condiciones de alta evapotranspiración propias de la estación seca del Pacífico Norte de Costa Rica. Este comportamiento exige varios ajustes en las relaciones hídricas de esta especie de modo que por un lado permitan proveer suficiente agua para el desarrollo de esos nuevos tejidos y que por el otro eviten la pérdida de agua por transpiración.

El resultado del análisis de las variables fisiológicas determinadas en este estudio indican que las hojas jóvenes son las principales responsables de evitar la pérdida de agua durante la estación seca. Esto a juzgar por los bajos valores de conductividad estomática obtenidos, que sugieren que los estomas se mantienen prácticamente cerrados durante esta época, evitando así la transpiración. Esta característica fue consistente con la capacidad de las hojas jóvenes de mantener el potencial hídrico constante tanto al amanecer como al medio día (Reich & Borchert 1988; Rojas *et al.* 2007). Aún más, estos resultados son sustentados por otro estudio realizado en esta especie, en el que se observaron valores bajos de la conductividad hidráulica de las ramas recién brotadas y una baja actividad fotosintética de las hojas jóvenes (Brodrribb *et al.* 2002; Brodrribb *et al.* 2003)

La disminución del potencial hídrico en los tallos y raíces gruesas durante el período de brotación sugiere un reajuste en las relaciones hídricas de los árboles de *Enterolobium cyclocarpum* para proveer el agua necesaria para la brotación, expansión y transpiración del follaje a finales de la estación seca. Este evento pudo ser sustentado por reservas internas almacenadas en el tallo y las raíces (Holbrook 1995; Borchert 1994a; Borchert

1994b; Von Fircks & Sennerby 1998), que además pudo estar acompañado por una reducción en el diámetro del árbol, como se ha descrito para esta y otras especies (Daubenmire 1972; Bullock 1990; Oliveira 1996).

Con la caída de las primeras lluvias y consecuentemente mayor agua en el ambiente, las hojas maduras experimentaron un aumento considerable en la conductividad estomática cuyas variaciones diurnas estuvieron relacionadas a la radiación incidente principalmente. Así mismo, durante este periodo el ψ_H de las hojas maduras presentó grandes descensos de esta variable durante el mediodía que luego se recuperaba durante la noche para amanecer con valores altos. Lo anterior sugiere que durante la estación lluviosa, las hojas maduras experimentan altas tasas de transpiración y aunque durante el día estas pueden experimentar diferencias considerables en el potencial hídrico, luego el árbol tiene altas posibilidades de rehidratarse porque hay mayor disponibilidad de agua en el ambiente (Meinzer 1983; Sobrado 1986; Wright 1990; Williams 1997). Estas condiciones favorables donde existe alta transpiración y alta recuperación durante un curso diario también fueron consistentes con incrementos significativos de hasta 5 veces de la actividad fotosintética, medida como la tasa de transferencia de electrones del fotosistema II (Brodrribb *et al.* 2002).

Las hojas senescentes de mediados de la estación seca presentaron valores intermedios de conductividad estomática y los valores más bajos observados de los potenciales hídricos. Esto sugiere que estas hojas con el tiempo van perdiendo el control sobre la apertura y cierre de los estomas y que los árboles tampoco se pueden rehidratar fácilmente durante la noche, a juzgar por los bajos potenciales hídricos observados al amanecer. Por lo tanto, la edad de la hoja puede ser un factor importante en el mantenimiento del control sobre la pérdida de agua, donde las hojas senescentes pueden ser sujeto de mayor estrés hídrico y deshidratación que a la vez provoque su caída, como se ha mostrado en una variedad de estudios (Lieberman 1984; Medina 1985; Reich & Borchert 1988; Fredericksen 1996; Williams 1997).

La similitud entre el patrón del comportamiento de la velocidad del flujo a través de raíces, tallos y ramas y el patrón diario de la radiación sugiere un alto grado de acople entre estos órganos. De este modo, cambios bruscos en la radiación solar incidente, por ejemplo por el paso de una nube, fueron acompañados por cambios casi simultáneos y sincrónicos en la velocidad del flujo de savia a través de los tres órganos estudiados. Estos datos indican que los estomas de esta especie son altamente sensibles a los cambios que ocurren en el ambiente, que presentan una rápida capacidad de respuesta y que además el agua es transportada en un sistema continuo (Oberbauer & Strain 1986; Meinzer 1993; Fredericksen 1996; Andrade 1998; Goldstein 1998). Adicionalmente,

fue sobresaliente que el flujo de savia continuó aún durante las horas de la noche, posiblemente debido a la recuperación de las reservas de agua agotadas como consecuencia de la transpiración ocurrida durante las horas de mayor incidencia de la radiación. Esta rehidratación fue concordante con el aumento del potencial hídrico que presentan las hojas al amanecer durante la estación lluviosa.

El comportamiento del flujo total diario de savia en los árboles de Guanacaste estudiados presentó una amplia variación estacional. Esta variación pudo ser el resultado de cambios en las reservas de agua en el suelo, la edad de las hojas, la funcionalidad de los estomas, el tamaño del árbol, su arquitectura hidráulica y las condiciones ambientales imperantes. Valores altos de esta variable durante la estación lluviosa pudieron ser el reflejo de una abundante disponibilidad de agua en el suelo, así como de una alta capacidad de transpiración de las hojas maduras, lo que concuerda con los altos valores de la conductividad estomática observados durante este periodo. Al entrar la estación seca, disminuyen las reservas de agua en el suelo y los valores del flujo de savia. Estos dos factores, junto con la pérdida de la funcionalidad de los estomas en las hojas senescentes y bajos potenciales hídricos de las hojas pudieron ser los causantes de la caída del follaje durante esta época (Andrade 1998; Granier 1987; Granier 1996; Wullschleider 1998).

En conclusión, en este estudio se pudo observar los ajustes que operan en las relaciones hídricas de *Enterolobium cyclocarpum*, una especie típica del bosque seco de Costa Rica. Se observaron las variaciones que experimenta esta especie en diferentes variables fisiológicas tanto a lo largo del año como en los propios cursos diarios, las cuales son fundamentales para llevar a cabo otros procesos fisiológicos como la absorción y el transporte de agua y nutrientes, la fotosíntesis, la respiración y el crecimiento. Este tipo de estudios, normalmente ausentes en el quehacer forestal, evidencian la complejidad del árbol como organismo y también plantea la necesidad de más información que nos permita una mejor comprensión de la fisiología, la ecología y la evolución de los sistemas forestales.

Agradecimientos

Esta investigación fue realizada gracias al aporte de la Fundación Andrew W. Mellon. Agradecemos al personal del departamento de investigación Área de Conservación Guanacaste por permitirnos llevar a cabo este estudio en el Parque Nacional Santa Rosa.

Referencias

- Andrade, J; Meinzer, F; Goldstein, G; Holbrook, M; Cavelier, J; Jackson, P; Silveira, K. 1998. Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of lowland tropical forest. *Oecologia* 115:463-471.
- Borchert, R. 1994a. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* 8:115-125.
- Borchert, R. 1994b. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75(5):1437-1449.
- Brodribb, TJ; Holbrook, NM; Edwards, EJ; Gutiérrez MV. 2003. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant Cell Environ.* 26:443-450.
- Brodribb, TJ, Holbrook, NM; Gutiérrez, MV. 2002. Hydraulic and photosynthetic coordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant Cell Environ.* 25:1435-1444.
- Bullock, S; Solís-Magallanes, A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotrópica* 22(1):22-35.
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forests in northwestern Costa Rica. *Journal of Ecology* 60:147-170.
- Federicksen, T; Steiner, K; Skelly, J; Joyce, B; Kolb, T; Kouterick, K; Ferdinand, J. 1996. Diel and seasonal patterns of leaf gas exchange and xylem water potentials of different-sized *Prunus serotina* Ehrh. trees. *Forest Science* 42(3):359-365.
- Fournier, L; Fournier, M. 1986. Fenología y ecofisiología de *Gliricidia sepium* "Madero Negro" en Ciudad Colón, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 34(2):283-288.
- Frankie, G; Beker, H; Opler, P. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919.
- Goldstein, G; Andrade, J; Meinzer, F; Holbrook, M; Cavalier, J; Jackson, P; Celis, A. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment* 21:397-406.
- Gómez, P; Fournier, L. 1996. Fenología y ecofisiología de dos poblaciones de *Tabebuia rosea* ("Roble de Sabana") en Costa Rica (Bignoniaceae). *Rev. Biol. Trop.* 44(1):61-70.
- Granier, A. 1985. Une nouvelle methode pour la mesure du flux de seve brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.* 42:193-200.
- Granier, A. 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology* 3:309-320.
- Granier, A; Huc, R; Barigah, S. 1996. Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. *Agricultural and Forests Meteorology* 78:19-29.
- Holbrook, M. 1995. Stem water storage. In *Plant stems: Physiology and functional morphology*. San Diego, US, Academic Press. p. 151-173.
- Holbrook, M; Whitbeck, J; Mooney, H. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. In *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge, US, University Press. p. 243-276.
- Holdridge, L. 1967. Life zone ecology. San José, CR, Tropical Science Center. 149 p.

- Janzen, D. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-637.
- Knipling, E. 1967. Measurement of leaf water potential by the dye method. *Ecology* 48(6):1038-1041.
- LICOR Inc. 1989. LI-1600 Steady state porometer instruction manual. Nebraska, US, LICOR. 4 p.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70:791-806.
- Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. In *Seasonally tropical dry forest*. Cambridge, US, University Press. p. 221-242.
- Medina, E; Olivares, E; Marín, D. 1985. Eco-physiological adaptations in the use of water and nutrients by woody plants of arid and semiarid tropical regions. *Medio Ambiente* 7(2):91-102.
- Meinzer, F. 1993. Stomatal control of transpiration. *Ecology and Evolution* 8(8):289-294.
- Molina, M. 1996. Descripción y viverización de 14 especies forestales nativas del bosque seco tropical. Grecia, CR, Editorial Esfera. p. 55-59.
- Mora, B. 1990. Estudio de la fenología de *Enterolobium cyclocarpum* en la vertiente de Pacífico Central de Costa Rica. *Tecnología en Marcha* 10(4):28-36.
- Murphy, P; Lugo, A. 1995. Dry forests of Central America and Caribbean. In *Seasonally in tropical dry forest*. Cambridge, US, University Press. p. 9-34.
- Nielsen, E; Muller, W. 1981. Phenology of the drought-deciduous shrub *Lotus scoparius*: climatic controls and adaptive significance. *Ecological Monographs* 51(3):323-341.
- Oberbauer, S; Strain, B. 1986. Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology and morphology of *Pentaclethra macrocarpa* (Mimosaceae). *Amer. J. Bot.* 73(3):409-416.
- Oliveira, P; Silva, J. 1996. Reproductive biology of two species of Kiehmeyera (Guttiferae) in cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:67-79.
- Reich, P; Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree *Tabebuia neochrisantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63(2):294-299.
- Reich, P; Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:61-74.
- Reich, P; Borchert, R. 1988. Changes with leaf age in stomatal function and water status of several tropical tree species. *Biotropica* 20(1):60-69.
- Rojas Jiménez, K. 2001. Fenología de la copa y del sistema de raíces finas y relaciones hídricas de *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) un árbol de brotación temprana en el bosque tropical seco. Tesis de Maestría. San José, CR, Universidad de Costa Rica. 64 p.
- Rojas-Jiménez, K; Hoolbrok, NM; Gutiérrez, M. 2007. Dry-season leaf flushing of *Enterolobium cyclocarpum* (ear-pod tree): above and belowground phenology and water relations. *Tree Physiology* 27:1561-1568.
- Rojas, V. 1996. Guía práctica para laboratorio de anatomía e identificación de maderas por medio de una descripción macroscópica específica. Cartago, CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica. Departamento de Ingeniería Forestal. 24 p. (Serie de Apoyo académico No. 2).
- Salisbury, FB; Ross, CW. 1985. *Plant physiology*. Belmont, CA, US, Wadsworth Publ. 540 p.
- Sobrado, M. 1986. Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68:413-416.
- Taiz, L; Zeiger, E. 1998. *Plant physiology*. 2nd ed. Massachusetts, US, Sinauer Associates Inc. Publishers. 729 p.
- Von Fircks, Y; Sennerby, L. 1998. Seasonal fluctuations of starch in root and stem tissues of coppiced *Salix viminalis* plants grown under two nitrogen regimes. *Tree Physiology* 18:243-249.
- Williams, R; Myers, B; Muller, W; Duff, G; Eamus, D. 1997. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. *Ecology* 78(8):2542-2558.
- Wright, J; Cornejo, F. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* 71(3):1165-1175.
- Wulschleger, S; Hanson, P; Todd, D. 1996. Measuring stem water content in four deciduous hardwoods with a time-domain reflectometer. *Tree Physiology* 16:809-815.