

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA
ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

TESIS

**BIOMASA DE RAÍCES FINAS EN CUATRO ESTADÍOS DE
SUCESIÓN DEL BOSQUE SECO TROPICAL Y DOS
ESTACIONES CLIMÁTICAS, SANTA ROSA, COSTA RICA**

SHARI MULLINS RILEY

CARTAGO, COSTA RICA

2011



INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA
ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

TESIS

**BIOMASA DE RAÍCES FINAS EN CUATRO ESTADÍOS DE
SUCESIÓN DEL BOSQUE SECO TROPICAL Y DOS
ESTACIONES CLIMÁTICAS, SANTA ROSA, COSTA RICA**

SHARI MULLINS RILEY

CARTAGO, COSTA RICA

2011

BIOMASA DE RAÍCES FINAS EN CUATRO ESTADÍOS DE SUCESIÓN DEL BOSQUE SECO TROPICAL Y DOS ESTACIONES CLIMÁTICAS, SANTA ROSA, COSTA RICA

RESUMEN

En Costa Rica los bosques tropicales secos han sido las zonas predilectas para el desarrollo de asentamientos humanos lo que ha producido su degradación a los largo del tiempo; el estudio de la biomasa de las raíces finas ($\leq 2\text{mm}$ de diámetro) a lo largo de una gradiente sucesional permitiría evaluar su grado de recuperación. Para esto se realizaron dos muestreos de raíces finas; en la época lluviosa (Noviembre 2010) y en la época seca (Marzo 2011) en Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. En ambas épocas, se analizó la distribución de la biomasa de las raíces hasta 40 cm de profundidad y se estudiaron las diferencias entre los estadíos y las épocas. Se registró mayor biomasa de raíces finas en la época seca, esto según la revisión de literatura probablemente se debe a que la falta de humedad en el suelo induce al crecimiento de raíces finas para aumentar la capacidad de captación de agua y nutrientes a mayores profundidades. En la estación seca, sólo se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) para pastos ($224,693 \text{ g/m}^2$), bosque temprano ($520,713 \text{ g/m}^2$) y los estadíos intermedio ($362,083 \text{ g/m}^2$) y tardío ($419,823 \text{ g/m}^2$) que se agrupan por no tener diferencias estadísticas significativas. En la época lluviosa, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre los estadíos; el bosque tardío presentó la mayor biomasa de raíces finas ($361,943 \text{ g/m}^2$), seguido por los pastos ($341,760 \text{ g/m}^2$) y bosques temprano ($313,140 \text{ g/m}^2$) e intermedio ($297,651 \text{ g/m}^2$). Finalmente se comparó la biomasa de raíces finas entre estación seca y lluviosa encontrándose diferencias significativas solo para bosque temprano, lluviosa ($313,140 \text{ g/m}^2$) contra seca ($520,713 \text{ g/m}^2$) Se concluye que existe una clara tendencia de aumentar la biomasa de raíces finas conforme avanza el estado sucesional, no obstante no se encuentran diferencias estadísticas significativas probablemente porque el tamaño de la muestra y el sistema de muestreo debe ser mejorado.

Palabras claves: biomasa de raíces finas, bosque seco tropical, sucesión secundaria, restauración de bosques, Costa Rica.

ABSTRACT

In Costa Rica, tropical dry forests had suffered the effects of land change for a long time; Hence, the study of fine roots ($\leq 2\text{mm}$ diameter) among successional forest stages would allow us to evaluate the degree of these disturbances. I studied fine root biomass up to 40 cm soil depth along a successional gradient in two climatic seasons; rainy (November 2010) and dry (March 2011). The dry season resulted with more fine root biomass; according to the literature this is a strategy to capture water and nutrients from deeper soil layers. The rainy season resulted with no significant differences among total fine root biomass ($p > 0,05$); late forest obtain $361,943 \text{ g/m}^2$ of fine root biomass, pastures had $341,760 \text{ g/m}^2$; early and intermediate forests obtained $313,140$; $297,651 \text{ g/m}^2$ respectively. In the dry season, significant differences were found ($p < 0,05$) among the following three groups early forest ($520,713 \text{ g/m}^2$), pastures ($224,693 \text{ g/m}^2$) and intermediate ($362,083 \text{ g/m}^2$) plus late ($419,823 \text{ g/m}^2$). Finally I compared the total fine root biomass between dry and rainy seasons and only significant differences were found for early stage; rainy ($313,140 \text{ g/m}^2$) versus dry ($520,713 \text{ g/m}^2$). I conclude that there is a clear trend of increasing fine root biomass along the successional stages, however no statistical significant differences were found probably because the sample size and sampling system should be improved.

Keywords: fine root biomass, seasonality, tropical dry forest, successional gradient, Costa Rica.

Esta tesis de graduación ha sido aceptada por el Tribunal evaluador de la Escuela de Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica y aprobada por el mismo como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura.

BIOMASA DE RAÍCES FINAS EN CUATRO ESTADÍOS DE SUCESIÓN DEL BOSQUE SECO TROPICAL Y DOS ESTACIONES CLIMÁTICAS, SANTA ROSA, COSTA RICA

Miembros del Tribunal Evaluador

Julio Calvo Alvarado, Ph.D.

Director de Tesis

Braulio Vilchez Alvarado, Msc.

Lector

Elizabeth Arnáez, Msc.

Lectora

Shari Mullins Riley

Estudiante

AGRADECIMIENTOS

La autora desea agradecer la colaboración y apoyo que recibió en la realización del presente trabajo por parte de las siguientes personas:

Al Dr. Julio Calvo Alvarado por la confianza depositada para realizar este trabajo.

Al Msc. Braulio Vilchez por sus consejos y apoyo brindado a lo largo de la realización de este proyecto.

A la Msc. Elizabeth Arnáez por su tiempo y ayuda brindados.

Y al Proyecto TropiDry por la oportunidad de participar en su investigación.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	I
ABSTRACT	ii
AGRADECIMIENTOS	iv
ÍNDICE GENERAL	v
ÍNDICE DE CUADROS	vi
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
ÍNDICE DE ANEXOS	viii
INTRODUCCIÓN	1
METODOLOGÍA.....	4
□ Descripción del Sitio.....	4
□ Muestreo.....	5
□ Obtención de Biomasa	5
□ Análisis	5
MARCO TEÓRICO.....	6
□ Antecedentes Parque Nacional Santa Rosa.....	6
□ Recuperación de suelos.....	6
□ Raíces en el suelo y biomasa radical.....	8
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	12
□ Densidad aparente	12
□ Variación en la biomasa de raíces finas en función del estado de sucesión y la estacionalidad 13	
□ Variación de la biomasa de raíces finas en la época lluviosa.....	14
□ Variación en la biomasa de raíces finas en la época seca	16
□ Comparación de biomasa de raíces finas entre estadios de sucesión.....	19
CONCLUSIONES.....	23
RECOMENDACIONES	24
BIBLIOGRAFÍA	25
ANEXOS	31

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Biomasa de raíces g/m^2 en cuatro estadios de sucesión con su respectivo tamaño de muestra (n), promedio y desviación estándar (D.S) en bosque seco tropical Santa Rosa, Costa Rica. Época lluviosa, 2011,	15
Cuadro 2. Biomasa de raíces g/m^2 en cuatro estadios de sucesión con su respectivo tamaño de muestra (n), promedio y desviación estándar (D.S) en bosque seco tropical Santa Rosa, Costa Rica. Época seca, 2011,	18
Cuadro 3. Comparación de promedios de biomasa de raíces finas g/m^2 ($<2\text{mm}$) en cuatro estadios de sucesión en las épocas lluviosa y seca. Bosque seco tropical Santa Rosa, Costa Rica. 2011. ($\alpha=0,05$),	19

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Variación de la densidad aparente g/m^3 en relación a la profundidad y al estado sucesional del bosque seco Tropical Santa Rosa, Costa Rica. 2011,13
- Figura 2.** Biomasa acumulada de raíces finas g/m^2 por profundidad en cuatro estadíos de sucesión en bosque tropical seco Santa Rosa. Época lluviosa. 2011.,16
- Figura 3.** Biomasa acumulada de raíces finas g/m^2 por profundidad en cuatro estadíos de sucesión en bosque tropical seco Santa Rosa. Época seca. 2011,19

ÍNDICE DE ANEXOS

- Anexo 1.** Distribución de la biomasa de raíces finas g/m^2 (<2 mm) con su respectiva desviación estándar (D.S) y número de muestras (n) por profundidad en cuatro estadíos de sucesión en bosque seco tropical, Santa Rosa. Época lluviosa. 2011,30
- Anexo 2.** Distribución de la biomasa de raíces gruesas g/m^2 (>2 mm) con su respectiva desviación estándar (D.S) y número de muestras (n) por profundidad en cuatro estadíos de sucesión en bosque seco tropical, Santa Rosa. Época lluviosa. 2011,..... 31
- Anexo 3.** Distribución de la biomasa de raíces finas g/m^2 (<2 mm) con su respectiva desviación estándar (D.S) y número de muestras (n) por profundidad en cuatro estadíos de sucesión en bosque seco tropical, Santa Rosa. Época seca. 2011,..... 31
- Anexo 4.** Distribución de la biomasa de raíces gruesas g/m^2 (>2 mm) con su respectiva desviación estándar (D.S) y número de muestras (n) por profundidad en cuatro estadíos de sucesión en bosque seco tropical, Santa Rosa. Época seca. 2011,32

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales secos han sido las zonas predilectas para el desarrollo de asentamientos humanos a través del tiempo. Esta condición los convierte en los ecosistemas más amenazados y particularmente vulnerables a cambios de uso del suelo en Mesoamérica, el Caribe y América del Sur, en donde el uso y abandono hacen que la sucesión secundaria sea la más frecuente (Nassar *et.al* 2008). El estudio de estos ecosistemas ha sido estimulado en parte por su rol en el almacenamiento de carbono y su potencial efecto sobre el balance de carbono a nivel mundial (Murphy y Lugo, 1986). Se considera que en Costa Rica, el cambio de uso del suelo en bosques tropicales secos, pudo haber llevado a la pérdida considerable del carbono en el suelo (Jiménez *et.al* 2008); la magnitud de esta disminución depende del uso, manejo y factores ecológicos de cada sitio (Lantz, Lal y Kimble, 2001).

Actualmente el cambio climático y su relación con el crecimiento de las plantas y los bosques como sumideros de carbono, ha incentivado el buscar metodologías estimar la producción y biomasa de raíces; además, se ha intentado desarrollar nuevos métodos que permitan calcular en forma indirecta la biomasa y producción de raíces finas usando datos correlacionados con su dinámica de crecimiento (Vogt, Vogt y Bloomfield, 1998).

Dada la probabilidad que una gran proporción de los reservorios de carbono y nutrientes acumulados en el suelo se originan a partir de la descomposición de raíces finas (McLaugherty, Aber y Melillo, 1984 citado por Hertel, Leuschner y Holscher, 2003), la biomasa radical se considera un parámetro importante para estimar la fijación de carbono en el ecosistema, ya que expresa la cantidad de gramos de materia seca, en este caso raíces, en una unidad de área determinada a una profundidad de muestreo g/m^2 (Morales, 1997). Vogt *et.al* (1996), estiman que la producción de raíces contribuye al ciclaje del 50% del carbono al año en muchos bosques.

Algunas metodologías para el estudio de raíces finas incluyen la toma de muestras de suelo mediante el uso de barrenos y monolitos, los cuales realizan una determinación cuantitativa del sistema radicular (Almir, 1994) pero no permiten visualizar cambios de la raíz en el tiempo, a diferencia del método visual utilizando rizotrones o minirizotrones a diferentes

profundidades (Morales, 1997; Vogt, Vogt y Bloomfield, 1998) los cuales permiten hacer una evaluación cualitativa del sistema radicular (Almir, 1994). También se emplean cilindros metálicos introducidos a diferentes profundidades para obtener las muestras de suelo (Almir, 1994), bolsas subterráneas de crecimiento radical, bolsas de descomposición, macetas, cajas de cristal y el uso de programas (softwares) especializados en el análisis de imágenes digitalizadas que incorporan además longitudes, diámetros y áreas de superficie de las raíces (Morales, 1997). El empleo de las metodologías dependerá del objetivo del estudio de las raíces.

La comprensión de los cambios de biomasa de raíces finas (<2mm) y su distribución vertical como resultado del uso del suelo y cambio de cobertura, además de estudiar la relación entre diversos tipos de suelo con las raíces y el efecto de factores edáficos como el pH y densidad aparente entre otros (Morales, 1997), permitiría una visión más amplia de las consecuencias de la deforestación, dado que el cambio de uso del suelo puede alterar la profundidad y distribución de raíces, nutrientes, el balance hídrico, etc. (Jackson *et.al* 2000). El estudio de raíces finas, también puede ser utilizado como una herramienta para determinar la recuperación del bosque, valorando la acumulación de biomasa en relación a la edad del bosque.

Las raíces finas juegan un papel importante en las características del suelo: ayudan a la formación de agregados y canales por los cuales penetra el agua y gases atmosféricos (Perry, 1983), modifican el pH al secretar iones de hidrógeno por la rizosfera (Foster, Rovira y Cock, 1983), mejoran la aireación e infiltración del agua (Arias, 2001), proporciona de alimentos a los microorganismos (Foster, Rovira y Cock, 1983; Coyne, 2000; Buckman y Brady, 1991), forman asociaciones simbióticas con los hongos que aumenta la superficie efectiva de absorción de las plantas (Buckman y Brady, 1991) y permiten la incorporación de nutrientes al suelo (Arias, 2001).

Existen varios factores que determinan el crecimiento de las raíces; como la textura del suelo, la compactación, la humedad y presencia de sustancias tóxicas (Pritchett, 1986). Además puede influir la competencia con raíces de otros individuos, plagas (Morales, 1997), la elevación (McGrody y Silver, 2000) y tamaño de las partículas y poros del suelo (Buckman y Brady, 1991); de aquí la importancia por conocer la distribución de las raíces finas a lo largo del perfil del suelo y el efecto de la estacionalidad en su comportamiento; además que

su comprensión es crucial para estimar la productividad en los diferentes ecosistemas (Fukuzawa *et.al*/2009).

El Proyecto TropiDry¹ busca desarrollar un protocolo para comprender y comparar los diferentes estados de sucesión del bosque seco tropical en un gradiente latitudinal ya que no existe un método estandarizado para valorar su estado, complejidad e importancia para la sociedad; es por esta razón que se plantea en el contexto del Proyecto de Investigación TropiDry la realización de un estudio sobre distribución y biomasa de raíces finas en una gradiente sucesional del bosque seco tropical. Los objetivos de este estudio en particular son:

- Estimar y analizar las diferencias de biomasa total de raíces finas ($\leq 2\text{mm}$ de diámetro) de cuatro estadíos sucesionales de bosque seco tropical en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica
- Analizar y comparar el efecto de la estacionalidad de la biomasa total de raíces finas ($\leq 2\text{mm}$ de diámetro) de cuatro estadíos sucesionales de bosque seco tropical.

TROPI-DRY¹: “Dimensiones Humanas, ecológicas y Biofísicas de los Bosques Secos Tropicales”; proyecto desarrollado por una red de investigación respaldada por el Inter American Institute for Global Change Research (IAI) CRN II # 021, y financiada por el US National Science Foundation (Grant GEO-0452325).

METODOLOGÍA

✓ Descripción del Sitio

La investigación se realizó en un gradiente sucesional de bosque seco tropical en el Pacífico Noroeste de Costa Rica, tomando como etapa inicial la cobertura vegetal de pasto y como etapas superiores los estadios secundarios: bosques temprano, intermedio y tardío. Los muestreos fueron realizados bajo las condiciones de época lluviosa y época seca según lo establecido por el manual de métodos Tropi-Dry (Nassar *et.al* 2008).

El área de estudio se localizó en el Parque Nacional Santa Rosa dentro de la zona de vida Bosque Seco Tropical. Con una precipitación anual entre 1500 y 1950 mm; la temperatura media anual oscila entre 24 y 27,8 °C (Leiva *et.al* 2009). Los sitios presentaban las siguientes características:

-Pastos (P): constituyen zonas dedicadas a la ganadería; dominadas por vegetación herbácea compuesta por pastos nativos y exóticos. En nuestro caso los pastos están ubicados en barreras corta incendios con dominancia del pasto Jaragua (*Hyparrhenia rufa*).

-Estadio temprano (E): áreas originalmente utilizadas para ganadería y agricultura las cuales se encuentran bajo regeneración natural por los últimos años. Dominado por hierbas, arbustos y árboles; además con muchos espacios abiertos donde domina el pasto. Entre las especies más abundantes en el área de estudio se encuentran: *Byrsonima crassifolia*, *Cochlospermum vitifolium*, *Gliricidia sepium*, *Rhedeia trinervis*.

-Estadio intermedio (I): áreas utilizadas anteriormente para ganadería y agricultura; se encuentran bajo regeneración natural y ya no tienen espacios abiertos para el crecimiento de pastos. Contiene principalmente arbustos y árboles. Entre las especies más abundantes en el sitio se encuentran: *Cydista heterophylla*, *Luehea candida*, *Piptadenia flava*, *Posopis juliflora*, *Trichilia hirta*.

-Estadio tardío (L): Bosque maduro similar a los bosques originales presenta las siguientes especies: *Sebastiania pavoniana*, *Semialarium mexicanum*, *Stemmadenia obovata*, *Guettarda macrosperma*.

✓ **Muestreo**

El muestreo se realizó en 12 parcelas permanentes de 50 x 20 m (1000 m²); 3 parcelas por cada estadio. Cada una subdividida en 10 subparcelas de 10 x 10 m. dentro de las cuales se seleccionaron 3 al azar para un total de 9 muestras completas de 0-40 cm de profundidad por estadio. Para la obtención de raíces, se utilizó un cilindro de 105,3 mm de diámetro y 98,85 mm de altura, y se tomaron submuestras de suelo de 0-10, 10-20, 20-30 y 30-40 cm de profundidad. Los muestreos se realizaron en 2 épocas: lluviosa (1-8 Noviembre, 2010) y seca (7-11 Marzo, 2011). Las muestras fueron empacadas en bolsas de polietileno para su refrigeración y posterior análisis. Para la obtención de la densidad aparente, se utilizaron cilindros de 54 mm de diámetro y 44, 40 mm altura. Se tomaron submuestras cada 5 cm por parcela hasta llegar a la profundidad de 40cm; para un total de 12 muestras completas. Una vez recolectadas se empacaron en bolsas de polietileno para su transporte al laboratorio y obtener luego su peso seco. Importante mencionar que por condiciones de poca profundidad no fue posible recolectar muestras completas en todas las parcelas.

✓ **Obtención de Biomasa**

Una vez recolectadas todas las muestras en ambas épocas las raíces fueron lavadas y separadas entre raíces finas (<2mm) y raíces gruesas (>2mm). Las muestras luego fueron secadas a 70 °C en un horno durante 48 horas para obtener el peso seco y calcular la biomasa (g/m²). Las muestras de suelo fueron secadas y luego pesadas para determinar la densidad aparente (g/cm³).

✓ **Análisis**

Se realizó un análisis de varianza para las muestras obtenidas en cada época; luego se realizaron comparaciones múltiples utilizando la Prueba de Tukey ($p < 0,05$) para comprobar diferencias significativas tanto en la biomasa total de raíces finas solo (≤ 2 mm de diámetro). Para estimar los efectos de la estacionalidad, se comparó la biomasa radical promedio en ambas épocas para cada estadio para determinar diferencias significativas t student con $p < 0,05$. Los análisis estadísticos se realizaron empleando el programa Statística.6.0 (Statsoft, 2001).

MARCO TEÓRICO

✓ **Antecedentes Parque Nacional Santa Rosa**

Según Jansen (2000), a través de los siglos, los bosques secos fueron convertidos a pasturas para ganado con el fin de alimentar la creciente población de Costa Rica. Santa Rosa es considerado el rancho más viejo que data de los años 1500's cuando fue establecido como área para la producción de mulas como sistema de transporte entre el Caribe y el Pacífico. Igualmente, la Hacienda Santa Rosa fue utilizada para producción de leña, carne y cultivos, además, muchas de las tierras fueron quemadas anualmente durante la época seca y plantadas con pasto jaragua (*Hyparrhenia rufa*) introducido desde África en 1940. Ya para mitad de los años 40, cuando una gran porción de los terrenos fueron expropiados, Santa Rosa aún era una zona manejada intensamente para la cría de ganado. En 1966 se recomendó el establecimiento del Parque Nacional Santa Rosa mediante el Decreto Ejecutivo N° 1562; para ese entonces, la zona no era nada más que pasto introducido con campos entre mezclados a causa de siglos de quemas y madereo. Pero no fue hasta 1980 que cesó la cría de ganado y la quema de terrenos y a medida que esto se dio, el bosque seco gradualmente comenzó el proceso de restauración en una multitud de fragmentos de sucesión secundaria de hasta 100 hectáreas.

✓ **Recuperación de suelos**

La importancia del suelo, radica en su función como medio para el crecimiento de las plantas y por consiguiente, como medio para el desarrollo de las raíces (Russel y Russel, 1968). Los procesos responsables de su formación son la meteorización y desintegración de rocas y minerales, además de la colonización y actividad de plantas y microorganismos. Los organismos microscópicos desempeñan un papel importante en los procesos de biorrecuperación. Las bacterias por ejemplo, son considerados como degradadores primarios (Eweis *et.al* 2000), ayudan a la nitrificación, oxidación del azufre y fijación de nitrógeno (Buckman y Brady, 1991). Los hongos metabolizan compuestos orgánicos, además de desarrollar asociaciones simbióticas con las raíces, las cuales resultan ventajosas para ambos. Las algas proveen oxígeno a sistemas microbianos y eliminan nutrientes inorgánicos (Eweis *et.al* 2000). Es por esto que en el contexto de recuperación de los bosques, se torna

necesario el entendimiento integrado de cómo se relacionan las condiciones del suelo con el comportamiento de la planta, especialmente con el sistema radicular (Almir, 1994).

Los bosques tropicales secos constituyen un modelo para la restauración ecológica y estudio de la regeneración de los ecosistemas tropicales (Jansen, 2000). Según Sánchez (1990) en su análisis sobre la sucesión secundaria como alternativa para la recuperación de suelos, cita los siguientes atributos de la sucesión secundaria como medio de recuperación de suelos:

- Produce altos niveles de hojarasca, la cual mediante el proceso de descomposición permite la incorporación de nutrientes al suelo.
- Modifica el microclima por medio del aumento de la humedad relativa y reducción de las fluctuaciones de temperatura, lo que permite un mayor nivel de descomposición de la materia orgánica.
- Aumento de la actividad microbiana por el efecto de la acumulación de materia orgánica.
- Desarrollo de una cobertura vegetal que protege al suelo del efecto directo de los rayos del sol lo que reduce el proceso de evaporación del agua y mantiene los niveles de humedad dentro de las capas del suelo.
- Aumento de la dinámica del suelo al existir mayor actividad de microorganismos, insectos, crecimiento de raíces etc.
- Mejora la porosidad y soltura del suelo por efecto de la penetración de las raíces, lo que facilita el proceso de infiltración del agua.

Jiménez (2004) cita que la estrecha relación entre el suelo y las plantas, se da por la presencia de raíces como órgano de anclaje y responsable de la absorción y reciclaje de nutrientes; además de proporcionar tejidos muertos para la nutrición de los microbios del suelo (Buckman y Brady, 1991). El crecimiento de las raíces a su vez, depende de las propiedades físicas y químicas del suelo que influye en gran manera sobre la aireación,

disponibilidad de nutrientes y retención de agua, y por lo tanto, en la actividad biológica (Eweis *et.al* 2000).

Para el crecimiento óptimo de las raíces, se requiere que el suelo esté bajo ciertas condiciones de humedad y aireación las cuales dependen del tamaño de las partículas y poros del suelo. La densidad aparente (g/cm^3), es determinada por la cantidad de espacios porosos y densidad de los sólidos del suelo (Buckman y Brady, 1991), la cual afecta la resistencia a la penetración de las raíces (Agüero y Alvarado, 1983) ya que estas responden a las condiciones del suelo mediante el incremento de biomasa en las raíces finas y la alteración de su morfología (Powers, Treseder y Lerdau, 2004).

✓ **Raíces en el suelo y biomasa radical**

Las raíces juegan un papel fundamental en la formación de agregados (Buckman y Brady, 1991) y desarrollo del suelo como sustrato (Vanninen y Makela, 1999). Estas al penetrar el material parental, dejan espacios abiertos por los cuales discurre el agua y aire, y a la vez extraen nutrientes del material parental. También proporcionan una fuente de tejidos muertos para la nutrición de los microbios del suelo y (Buckman y Brady, 1991).

Al caer la hojarasca o al morir la planta, inicia el proceso de descomposición por parte de los microorganismos, lo cual permite la incorporación de los nutrientes nuevamente al suelo (Arias, 2001). Este proceso es conocido como reciclaje de nutrientes. Las raíces de las plantas también proveen área superficial para el crecimiento de microorganismos, particularmente en la rizosfera, definida como la superficie del suelo bajo la influencia directa de las raíces, ya que exudan nutrientes orgánicos e inorgánicos, así también como vitaminas para la actividad microbiana (Eweis *et.al* 2000).

En la literatura se enfatiza la necesidad de considerar por separado las raíces finas de las leñosas debido a sus características de crecimiento, mortalidad y funcionalidad ya que las raíces leñosas están asociadas a la función de soporte mecánico de la planta y proveen la red de conducción de las sustancias asimiladas por las raíces finas en distintos micrositios. Por otro lado, las raíces finas están relacionadas ante todo a la función de asimilación y reciclaje de nutrientes del suelo (Santantonio, 1990 citado por Morales, 1997).

La importancia del estudio de raíces, radica en sus funciones como órgano para el anclaje de la planta, absorción de agua y nutrientes, almacenaje de carbohidratos y síntesis de

reguladores de crecimiento (López, Sábate y Gracia, 2001). Prácticamente, todos los minerales y agua absorbidos por las plantas es a través de las raíces; si bien es cierto, las hojas pueden absorber agua y solutos, esto es insignificante si se compara con la absorción por las raíces (Kramer, 1989).

Según Pritchett (1986), la profundidad y extensión de las raíces es determinado en gran parte por la textura del suelo, su compactación, la humedad disponible y la nutrición. La aireación del suelo tiene influencia sobre la morfología de las raíces en general, y la presencia de sustancias tóxicas puede impedir su crecimiento (Pritchett 1986). También influyen la competencia intra e interespecífica con raíces de otros individuos, plagas y enfermedades, presencia y grado de desarrollo de organismos mutualistas y simbióticos (Morales, 1997). Las galerías construidas por microorganismos como larvas de insectos, lombrices, abejones y otros ayudan a la penetración de las raíces en el suelo, a la infiltración del agua, y a la circulación del aire (Arias, 2001).

El movimiento de agua dentro del suelo juega un papel importante en los ecosistemas ya que controla no solamente la infiltración, sino el abastecimiento de agua para las raíces y el flujo subterráneo hacia arroyos y ríos (Kramer, 1989). La tasa de elongación de las raíces resulta afectada en gran medida por los niveles de humedad del suelo durante la estación de crecimiento (Pritchett, 1986).

Cabe resaltar, que los estudios de raíces presentan dificultades por el medio en el que crecen, el cual impide la realización de mediciones directas. Algunos de los problemas asociados a esta limitación, consisten en la dificultad de extraer sistemas radicales completos de su hábitat natural y la gran cantidad de tiempo requerido para los estudios (Morales, 1997).

De igual forma, no se deben dejar de lado factores como minimizar el disturbio causado en el sitio de muestreo, coleccionar información de raíces intactas, considerar la fenología de las plantas y determinar la variabilidad de los cambios estacionales en la actividad de las raíces, para el diseño de un protocolo de muestreo de raíces (Vogt, Vogt y Bloomfield, 1998).

McGroddy y Silver (2000) reportan que la biomasa de raíces finas está positivamente correlacionada con la elevación y la humedad del suelo. Igualmente, en un bosque

siempreverde en Malasia, se determinó que los valores más bajos de producción de biomasa de raíces finas correspondían al período seco (Green *et.al* 2005). Por otro lado, Kavanagh y Kellman (1992) determinaron que el mayor crecimiento de raíces finas en la estación biológica la Mancha, México, se da al inicio de la época lluviosa.

En bosques tropicales secos cercanos al Parque Nacional Santa Rosa en Costa Rica se determinó que conforme aumenta la edad de abandono del sitio, las especies arbóreas pioneras sustituyen el componente herbáceo, aumenta la adición anual de hojarasca y raíces finas, se conserva mejor la humedad y se enriquece la superficie del suelo con cationes y materia orgánica (Alfaro, Alvarado y Chaverri, 2001).

Otros estudios revelan que la concentración de mayor densidad de raíces finas ocurre en las capas superficiales del suelo con una tendencia de disminución conforme se profundiza en el suelo (López, Sábate y Gracia, 2001; Morales, 1997; Cavalier, Estevez y Arjona, 1996; Cavalier, 1992). El aumento en la proporción de arcillas, reducción en la fertilidad del suelo y materia orgánica, además de la escasa aireación, pueden ser algunos de los factores por los cuales se da este comportamiento (López, Sábate y García, 2001).

Cavalier (1992), en un estudio realizado en bosques semidecíduo y montano bajo en Panamá, colectó más del 90% de la biomasa total en los primeros 25 cm. de profundidad. Moreno-Chacón y Lusk (2004) determinaron que el 69% de la biomasa de raíces finas se concentraba en los primeros 30 cm. de profundidad del suelo en un muestreo realizado en el Parque Nacional Puyehue, Chile.

Igualmente en un estudio realizado en La Planada, Colombia, en una sucesión de bosque de 10 y 20 años y en bosque maduro, a 5 cm de profundidad del suelo se determinó un considerable aumento en la biomasa de raíces finas de 1,3 a 2,4 mg/ha en la sucesión de bosque de 10 años a bosque maduro (Cavalier, Estevez y Arjona, 1996).

Calvo Alvarado, Lawton y Arias (2009) registran un valor total de biomasa en pastos de 0,454kg/m² y 1,139kg/m² en bosques de Costa Rica, donde un 97,5% y 39% corresponden a raíces finas, respectivamente.

Igualmente Jiménez (2004) determinó una biomasa de $74,62 \text{ g/cm}^2$ en pastos; $440,62 \text{ g/cm}^2$ en bosque secundario de 24 años; y $357,77 \text{ g/cm}^2$ en bosque primario en la zona norte de Costa Rica.

En los alrededores de Jaboncillo de Dota, Costa Rica, en una sucesión de bosque montano, se determinaron valores de biomasa de raíces finas de hasta 7 veces mayor en el bosque maduro en comparación con el bosque temprano (1300 vs. 200 g/m^2 respectivamente) (Hertel, Leuschner y Holscher, 2003).

Importante mencionar, que las pérdidas de biomasa radical durante la manipulación de muestras en la etapas de muestreo, almacenamiento y lavado pueden llegar a un 30 y 40% de masa seca (Grzebisz, Floris y Van Noordwijk 1989); especialmente durante el proceso de lavado, ya que la cantidad de pérdidas es inversamente proporcional al tiempo que toma el lavado de las muestras, lo cual está muy relacionado al tamaño de apertura de los tamices.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

✓ Densidad aparente

La figura 1 presenta los datos obtenidos de densidad aparente en cada estadio. En el caso del pasto sólo se logro realizar el muestreo hasta los 20 centímetros, de ahí en adelante fue imposible realizar el muestreo por saturación de agua en la estación lluviosa, o endurecimiento en la estación seca con lo cual se reportaban datos muy alterados no representativos.

La figura revela un patrón clásico; alta densidad aparente en pasto y menor densidad en los estadios sucesionales de bosques. Esto debido al efecto de la restauración en las propiedades físicas del suelo donde la biomasa radical, probablemente jugó un papel importante en la porosidad del suelo; además, la adición de hojarasca resulta en mayores contenidos de materia orgánica que se ve reflejado en el mantenimiento de la fertilidad relativamente alta a lo largo de la crono-secuencia sucesional (Leiva *et.al* 2009).

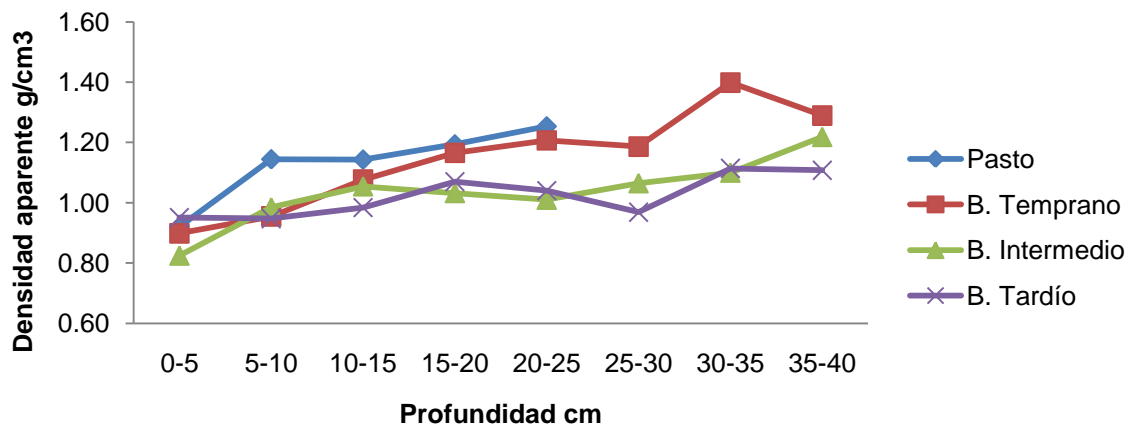


Figura 1. Variación de la densidad aparente g/m^3 en relación a la profundidad y al estado sucesional del bosque seco Tropical Santa Rosa, Costa Rica. 2011

✓ **Variación en la biomasa de raíces finas en función del estado de sucesión y la estacionalidad**

Para ambas épocas, la mayor cantidad de la biomasa de raíces se concentró en los primeros 10 cm de profundidad (Anexos 1, 2,3 y 4) con una disminución promedio del 45% en bosques y del 67% en pastos en el siguiente horizonte. Estas diferencias se dan posiblemente debido a que los pastos no poseen una capacidad de penetración lo suficientemente efectiva como para fijar un número considerable de raíces a grandes profundidades (Jiménez, 2004) por lo que la mayor cantidad de raíces se concentra en los primeros centímetros de profundidad.

Murphy y Lugo (1986) encontraron una proporción similar de biomasa de raíces (57%) en un bosque seco en Puerto Rico. Kummerow *et.al* (1990), determinaron una concentración de más del 50% de raíces finas en los primeros 10 cm de profundidad, debido a la disponibilidad de minerales por la descomposición del mantillo; entre 10-20% en los 10-20 cm de profundidad y los restantes 15-20% de las raíces finas se concentraron en las profundidades de 20-30 y 30-40 cm en bosque seco tropical en México.

Cabe destacar que la biomasa de raíces finas tiende a disminuir conforme aumenta la profundidad; esto es consistente con otros estudios realizados en bosques húmedo tropical (Calvo-Alvarado, Lawton y Arias, 2009); muy húmedo premontano (Jiménez, 2004); tropical lluvioso (Moreno-Chacón y Lusk, 2004); tropical siempreverde (Jaramillo, Ahedo Hernández y Boone Kauffman, 2003); nuboso (Cavalier, Estevez y Arjona, 1996); y tropical semideciduo (Cavalier, 1992) entre otros.

Esto es posiblemente debido a que en el primer horizonte se presentan valores bajos de compactación lo cual tiene como consecuencia el aumento de la disponibilidad de agua y movimiento de aire a través del sustrato (Jiménez, 2004) y menor resistencia a la penetración (Agüero y Alvarado, 1983), lo que permite un mejor desarrollo de las raíces.

Usman, Singh y Rawat (1999) y Coyne (2000) mencionan que gran parte de la actividad microbial ocurre en las capas más superficiales de suelo (0-20cm) a causa de la alta porosidad del suelo y contenido de nutrientes, lo que también favorece el crecimiento de raíces (Alvarado, Forsythe, 2005). Este aspecto no fue considerado en este estudio.

En promedio, un 56% de la biomasa promedio en bosques corresponde a las raíces gruesas (>2mm); en pastos corresponde a un 23,5%. Estas diferencias pueden deberse a la incorporación de biomasa radicular de especies dominantes arbustivas y especies pioneras con abundante presencia de *Guazuma ulmifolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Samanea saman* entre otras (Alfaro, Alvarado y Chaverri, 2001) en los estadíos de mayor edad. Calvo Alvarado, Lawton y Arias (2009) en una gradiente ambiental de bosques en Costa Rica, determinaron una proporción de 39% de raíces finas y 61% de raíces pequeñas.

El bosque seco tropical estudiado registró una biomasa de raíces finas de 322,332 g/m² en época lluviosa y 423,395 g/m² en época seca a 40 cm de profundidad. Estos valores contrastan con la biomasa determinada por Jackson (1997) de 570 g/m² a un metro de profundidad para bosques tropicales deciduos; estas diferencias se pueden deber a las profundidades analizadas. Calvo Alvarado, Lawton y Arias (2009) determinaron una biomasa de 329 g/m² en una gradiente ambiental de bosques en Costa Rica. Los autores atribuyeron estas diferencias a la fertilidad del suelo. Igualmente, el bosque estudiado obtuvo mayor biomasa en la época seca que el bosque primario en la zona norte de Costa Rica (357,77 g/m²) pero fue menor a la biomasa en bosque secundario de 24 años (440,64 g/m²) (Jiménez, 2004).

✓ **Variación de la biomasa de raíces finas en la época lluviosa**

En el cuadro 1 se muestra la biomasa total de raíces finas en cada estado de sucesión. Para esta época, no se encontraron diferencias significativas en la biomasa de raíces finas entre estadios de sucesión ($p > 0,05$).

En esta época, la biomasa de raíces finas < 2 mm oscila entre 297,651 g/m² en el bosque intermedio y 361,943 g/m² en el bosque tardío. Pastos registró 341,790 g/m² y el bosque temprano 313,140 g/m².

Cuadro 1. Biomasa de raíces g/m² en cuatro estadios de sucesión con su respectivo tamaño de muestra (n), promedio y desviación estándar (D.S) en bosque seco tropical Santa Rosa, Costa Rica. Época lluviosa, 2011

Estadio	n	Promedio	D.S
Pasto	2	341.790 ^A	193.492
B. Temprano	6	313.140 ^A	116.457
B. Intermedio	9	297.651 ^A	51.477
B. Tardío	7	361.943 ^A	171.328

En la figura 2 se ilustra la biomasa de raíces finas en pastos y bosques a una profundidad de 40 cm. El bosque presenta mayor acumulación debido a la diversidad de árboles en comparación con los demás estadios.

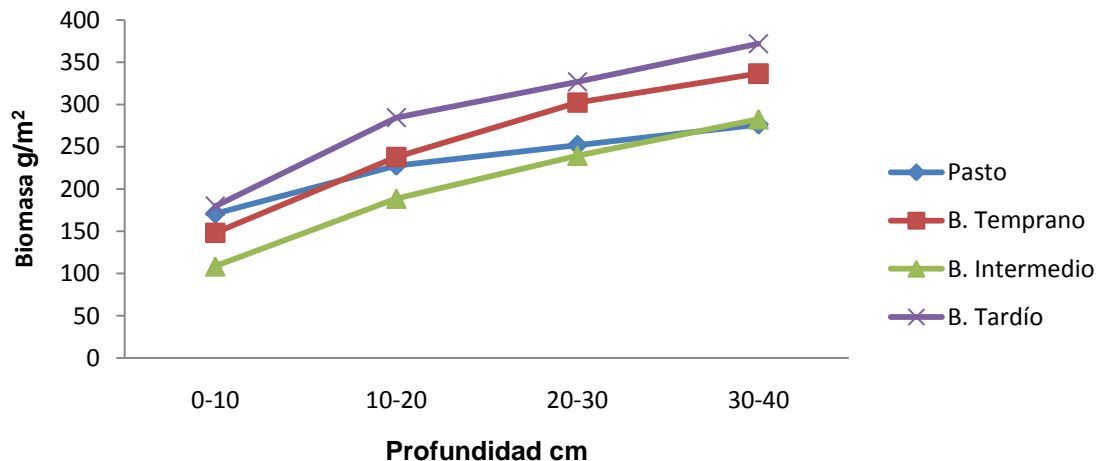


Figura 2. Biomasa acumulada de raíces finas g/m² por profundidad en cuatro estadios de sucesión en bosque tropical seco Santa Rosa. Época lluviosa. 2011.

Jiménez (2004) en una gradiente sucesional de bosques en la zona norte, Costa Rica determinó un comportamiento similar al no encontrar diferencias significativas entre pastos y bosques secundarios de 24, 31 años y bosque primario.

Cavalier, Estevez y Arjona (1996), no encontraron diferencias significativas en biomasa de raíces finas para 3 estados sucesionales de bosque de niebla en Colombia; esto fue atribuido al muestreo, donde no se tomó en cuenta la microtopografía del terreno, aunque si determinaron un aumento en la biomasa de raíces finas de 2,85 a 6,03 Mg/ha al pasar de bosque sucesional de 10 años a bosque maduro en Colombia.

Este comportamiento demuestra la alta variabilidad en la proliferación de raíces finas en los distintos ecosistemas que a su vez se puede ver influenciado por factores como la humedad del suelo (Kummerow *et.al* 1990; Kavanagh y Kellman, 1992; Green *et.al* 2005; Cavalier, Wright y Santamaría, 1999), fertilidad (Calvo Alvarado, Lawton y Arias, 2009; Lima, Miranda y Vasconcelos 2010), variación topográfica (Jiménez, 2004), la textura del suelo (Carvajal, 2003) y elevación (McGrody y Silver, 2000).

Brady y Buckman (1991) mencionan que el crecimiento óptimo de las raíces depende de ciertas condiciones humedad y aireación en el suelo, dadas por el tamaño de las partículas y poros (Brady y Buckman, 1991) estos factores a su vez afectan la resistencia a la penetración de las raíces (Agüero y Alvarado, 1983), ya que estas responden a esto mediante el incremento de biomasa en las raíces y la alteración de su morfología (Powers, Treseder y Lerdau, 2004).

✓ **Variación en la biomasa de raíces finas en la época seca**

Para esta época, existe un aumento en la acumulación de raíces de pasto a bosque tardío. Estas diferencias pueden ser atribuidas a la edad del ecosistema y vegetación presente, ya que conforme aumenta la edad de abandono, hay un incremento en la adición de hojarasca y raíces finas (Alfaro, Alvarado y Chaverri, 2001). Este aumento en la acumulación de raíces, también podría significar una recuperación de los ecosistemas con el paso del tiempo. Hertel, Leushner y Holscher (2003) en una sucesión de bosque tropical montano en los alrededores de Jaboncillo de Dota, Costa Rica, determinaron valores de biomasa de hasta 7 veces mayor en el bosque maduro en comparación con el bosque temprano (1300 vs. 200 g/m² respectivamente); debido a la alta acumulación de raíces finas en la capa orgánica del suelo en los bosques intermedio y tardío.

El bosque temprano obtuvo una biomasa de raíces finas 520,713 g/m², seguido por los bosques tardío (419,829 g/m²) e intermedio (362,083 g/m²). Pastos obtuvo la menor

biomasa ($224,693 \text{ g/m}^2$) (Cuadro 2). Para esta época si se encuentra una marcada diferencia entre pastos y el bosque temprano ($p < 0,05$); posiblemente porque el pasto jaragua (*Hyparrhenia rufa*) tiende a secarse rápidamente y a presentar raíces más débiles y de menor grosor durante la época seca (Payán, 2006) lo cual no se pudo percibir en el primer muestreo (noviembre 2010) por las condiciones de alta humedad en el suelo, pero al ir disminuyendo, conforme iniciaba la época seca, se hizo notable por una disminución del 34% en la biomasa de raíces finas entre los dos muestreos. Dada esta característica, se puede evidenciar el efecto del estadio sucesional sobre la biomasa de raíces finas en la época seca, ya que hay un aumento significativo entre pastos y bosques, aunque no haya diferencias en la biomasa de raíces finas entre las tres coberturas de bosque.

La alta biomasa de raíces finas en el bosque temprano según Guariguata y Ostertag (2002) fue posiblemente a que en esta sucesión, la biomasa sobre todo se destina a la producción de hojas y raíces finas, mientras que en etapas más avanzadas a materiales estructurales como tallos y raíces leñosas; esto puede darse a tal punto que la biomasa de raíces finas puede ser similar o hasta mayor que la de un bosque primario (Raich, 1980). Consideramos que este comportamiento no fue observado en la época seca posiblemente a las condiciones de alta humedad en el suelo que inhibieron el crecimiento de las raíces por deficiencias de oxígeno ya que este estadio presenta tasas bajas de infiltración.

En la Amazonia oriental, se ha observado que la densidad de raíces finas del un bosque secundario de 15 años puede ser mayor a la de un bosque primario adyacente (Carvalho y Nepstad, 1996 citado por Guariguata y Ostertag, 2002). Jiménez (2004) reporta mayor biomasa en bosque de 24 años ($440,62 \text{ g/cm}^2$) que bosque maduro ($357,77 \text{ g/cm}^2$) en la zona norte, Costa Rica; estas diferencias fueron atribuidas a mejoras en las condiciones físicas del suelo.

Cuadro 2. Biomasa de raíces g/m² en cuatro estadios de sucesión con su respectivo tamaño de muestra (n), promedio y desviación estándar (D.S) en bosque seco tropical Santa Rosa, Costa Rica. Época seca, 2011.

Estadio	n	Promedio	D.S
Pasto	4	224.693^A	63.167
B. Temprano	6	520.713^B	163.198
B. Intermedio	9	362.083^{AB}	91.616
B. Tardío	9	419.829^{AB}	133.867

La figura 3 ilustra la biomasa acumulada de raíces finas a 40 cm de profundidad. Aunque no se hayan encontrados diferencias significativas entre los pastos y los bosques intermedio y tardío, se puede observar como conforme aumenta la edad del sitio, existe mayor acumulación de raíces finas. Este comportamiento demuestra que la sucesión del bosque seco tropical tuvo efectos sobre algunas propiedades físicas y químicas de los suelos (Leiva *et. al* 2009). Cuevas (1995; citado por Leiva *et. al* 2009) menciona que la dinámica y biomasa radical de los bosques secos tropicales juega un papel en los cambios en la porosidad y conductividad hidráulica; además que el aumento en los nutrientes durante la sucesión ecológica, puede deberse a la descomposición de hojarasca y raíces finas que adicionan materia orgánica y minerales al suelo.

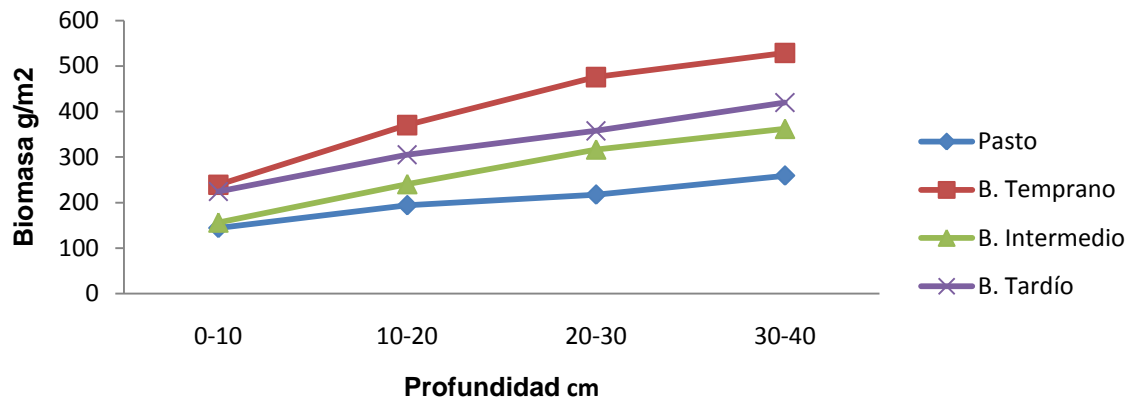


Figura 3. Biomasa acumulada de raíces finas g/m² por profundidad en cuatro estadios de sucesión en bosque tropical seco Santa Rosa. Época seca. 2011.

✓ **Comparación de biomasa de raíces finas entre estadios de sucesión**

En el cuadro 3 se ilustra la biomasa de raíces finas por época de muestreo. Sólo se encontraron diferencias significativas entre ambos muestreos en el bosque temprano ($p > 0,05$).

Cuadro 3. Comparación de promedios de biomasa de raíces finas g/m² (<2mm) en cuatro estadios de sucesión en las épocas lluviosa y seca. Bosque seco tropical Santa Rosa, Costa Rica. 2011. ($\alpha = 0,05$)

Estadio	n	E. Lluviosa	n	E. Seca
Pasto	2	341.790 ^A	4	224.693 ^A
B. Temprano	6	313.140 ^A	6	520.713 ^B
B. Intermedio	9	297.651 ^A	9	362.083 ^A
B. Tardío	7	361.943 ^A	9	419.829 ^A

Para las tres coberturas de bosque, se registró un aumento de biomasa de raíces finas en la época seca de 66, 21 y 16% conforme aumenta la edad; sólo la biomasa de pastos disminuyó en un 34%.

Datos similares se presentan en un estudio realizado en un sistema agroforestal de cacao con sombra de poro o laurel en Turrialba, donde se esperaba que la biomasa total de raíces fuese menor en la época seca, sin embargo se mantuvo estable (Muñoz, 1992).

Igualmente en Barro Colorado, Panamá, en un estudio sobre los efectos de la irrigación en un bosque húmedo tropical, no se determinaron diferencias significativas entre las parcelas control y las parcelas irrigadas durante la época seca, aunque la biomasa en los primeros 30 cm de suelo en las parcelas control (no irrigadas) presentan valores más altos de biomasa de raíces finas ($372 \pm 63\text{g/m}^2$) a diferencia de las zonas irrigadas ($286 \pm 39\text{g/m}^2$) (Yavitt y Wright, 2001). A través de este estudio, los autores apoyan la hipótesis donde afirman que los períodos secos aumentan la estabilidad de los agregados del suelo. García Oliva y Tapia (2001), en un ecosistema tropical estacional en México, determinaron que la biomasa de raíces finas asociadas a macroagregados (fracciones $>250 \mu\text{m}$) presenta mayores valores a finales de la época lluviosa, lo que sugiere que los macroagregados pueden ser una fuente importante de agua para las plantas durante los períodos de menor disponibilidad de agua en el suelo. Estas observaciones, pueden llevar a la hipótesis de que el aumento de la biomasa de raíces finas durante la época seca en el Parque Nacional Santa Rosa, puede deberse posiblemente a los macroagregados del suelo, los cuales permiten a la planta adquirir agua para realizar sus procesos durante los meses secos. Esta variable no fue evaluada en la presente investigación.

Muchos autores afirman que existe una estrecha relación entre la época lluviosa y la producción de biomasa de raíces finas. Kummerow *et.al* (1990) determinaron que al inicio de las lluvias la respuesta de crecimiento de las raíces fue inmediato en bosque seco en Chamela, México. Kavanagh y Kellman (1992) mencionan que la humedad del suelo, más que altas concentraciones de nutrientes, es el indicio para la proliferación de raíces. Sus datos sugieren que la mayoría del crecimiento se concentró al inicio de las lluvias en un bosque seco tropical en Veracruz, México. Cavalier, Wright y Santamaría (1999) reportaron mayor biomasa de raíces finas durante la época seca en parcelas irrigadas en un bosque semideciduo en Panamá; sus resultados sugieren un efecto positivo del suplemento de agua

sobre las raíces. Igualmente, Green *et.al* (2005) determinaron los valores más bajos de biomasa de raíces finas durante el período seco en un bosque en Danum, Malasia. Los datos de biomasa de raíces finas indican que posiblemente la disminución de la humedad del suelo indujo a las plantas a producir mayor cantidad de raíces para aumentar la capacidad de absorción de agua y nutrientes; igualmente Metcalfe *et.al* (2004) mencionan como una estrategia alternativa de las plantas para estimular la captación de agua, la producción de raíces más finas y de mayor longitud y superficie por unidad de área; éste componente no fue evaluado en la presente investigación.

Varios autores describen este comportamiento como un mecanismo de sobrevivencia de las raíces; Metcalfe *et.al* (2008) mencionan que cuando la disponibilidad de agua es limitada, las plantas desplazan la fijación de carbono hacia las raíces donde los fotosintatos (productos de la fotosíntesis) pueden ser usados para incrementar la captación de agua. Este desplazamiento podría incrementar el crecimiento de las raíces conforme disminuye la humedad del suelo. Asferachew (2004) determinó mayor biomasa de raíces finas durante la época seca en bosque en Etiopía. El autor argumentó que un alto contenido de humedad en el suelo resultó en un bajo crecimiento de raíces finas y que niveles bajos de humedad, resultaron en un aumento en la producción de raíces finas. A esto, Joslin, Wolfe y Hanson (2000) indica que durante la época seca, las raíces incrementan su crecimiento hacia las capas más profundas del suelo para aprovechar la humedad en estos horizontes. Prictchett (1986) menciona que la tasa de elongación de las raíces resulta afectada en gran medida por los niveles de humedad del suelo durante la estación de crecimiento.

El aumento de la biomasa de raíces finas durante la época seca es un comportamiento también registrado por otros autores; Castellanos *et.al* (2000) encontraron en bosque tropical seco de Jalisco, México un incremento significativo en la biomasa de raíces finas durante la época seca en los primeros 10 cm de profundidad. Los autores determinaron un aumento de 44,5 g/m² en Marzo a 58,2 g/m² en Mayo, sin embargo, no encontraron una adecuada explicación a este comportamiento.

Lima, Miranda y Vasconcelos (2010) en un bosque abandonado desde 1987 después de múltiples ciclos de cultivos al noreste de Pará, Brasil, reportan resultados similares aquellos encontrados en esta investigación. Los autores determinaron un incremento en las raíces finas asociado a la disminución de la disponibilidad de agua en el suelo, además que su

crecimiento fue mayor significativamente mayor en la época seca. Los autores demostraron una alta relación entre nutrientes en el suelo y la producción de biomasa de raíces; además que atribuyen el aumento de raíces vivas y muertas durante la época seca como una estrategia para aumentar la capacidad de captación de agua y nutrientes.

En esta investigación surgen muchas incertidumbres acerca de la tendencia de distribución de biomasa de raíces finas en bosque seco tropical y los factores que según varios autores, afectan su crecimiento además de la humedad en el suelo, por lo que resulta importante considerarlos en un siguiente muestreo.

CONCLUSIONES

En la época lluviosa, la biomasa de raíces finas disminuyó conforme aumentaba la profundidad del suelo en los cuatro tipos de coberturas. El estadio que presentó mayor biomasa fue el bosque tardío (361,943 g/m²), seguido por los pastos (341,760 g/m²) y bosques temprano (313,140 g/m²) e intermedio (297,651 g/m²). No se encontraron diferencias significativas en la biomasa de raíces finas en relación a la cobertura ($p > 0,05$).

En la época seca, si se presentaron diferencias significativas en la biomasa de raíces finas entre pastos y el bosque temprano y de forma agrupada bosque intermedio más bosque tardío ($p < 0,05$). Igualmente, la biomasa disminuye conforme aumenta la profundidad del suelo. El bosque temprano presenta la mayor biomasa de raíces finas (520,713 g/m²) seguido por los bosques tardío (419,829 g/m²) e intermedio (362,083 g/m²).

Posiblemente la estacionalidad si tuvo un efecto sobre la producción de raíces finas en los cuatro estadios, ya que impulsó una mayor producción durante el período de menor disponibilidad de agua en el suelo. Además propició diferencias entre la biomasa de raíces en pastos y el bosque temprano.

RECOMENDACIONES

Este estudio no logró encontrar diferencias estadísticas en la gradiente sucesional debido probablemente al esquema de muestreo y número de muestras. Por lo tanto se recomienda mejorar estos dos aspectos en lo sucesivo.

Para este análisis se recomienda completar el tamaño de las muestras para aquellos estadios que no llegaron a 9 muestras, de tal manera que se pueda reanalizar estos datos y mejorar las interpretaciones de estos resultados.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguero, M; Alvarado, A. 1983. Compactación y compactabilidad de suelos agrícolas y ganaderos en Guanacaste. *Agronomía Costarricense* 7(1/2):27-33
- Alfaro, E; Alvarado, A; Chaverri, A. 2001. Cambios edáficos asociados a tres etapas sucesionales tropical seco en Guanacaste. *Agronomía Costarricense* 25(001):7-19
- Almir, A. 1994. Estudio de raíces. *Dialogo XXXIX- Metodologías para investigación en manejo de suelos.* 17-22
- Alvarado, A; Forsythe, W. 2005. Variación de la densidad aparente en órdenes de suelo de Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 29(1):85-94
- Arias, A. 2001. *Suelos tropicales.* San José, CR, EUNED. 188p.
- Asferachew Abate. 2004. Biomass and nutrient studies of selected tree species of natural and plantation forest: Implication for sustainable management of the Munesa-Shashamane forest, Ethiopia. Tesis Ph.D. DE:University of Bayreuth.166p
- Buckman, H; Brady, N. 1991. *Naturaleza y propiedades de los suelos.* Distrito Federal, MEX, Editorial LIMUSA. 590p
- Calvo Alvarado, J; Lawton, R; Arias, O. 2009. Distribución de biomasa de raíces finas en bosque y pasto en una gradiente ambiental en Costa Rica. In XVIII Congreso Latinoamérica de la Ciencia de Suelo. San José, CR.
- Carvajal Salas, A. 2003. Distribución de raíces finas en suelos de bosque nuboso y pastos en Monteverde, Costa Rica. Informe de práctica de especialidad. CR: Cartago, Instituto Tecnológico de Costa Rica. 78p.
- Castellanos, J; Jaramillo, V J; Sanford Jr. R L; Kauffman Boone, J. 2000. Slash-and-burn effects on fine root biomass and productivity in a tropical dry forest ecosystem in México. *Forest Ecology and Management* 148 (1-3):41-50.

- Cavalier, J. 1992. Fine root biomass and soil properties in a semideciduous and lower montane rain forest in Panama. *Plant and Soil* 142:182-201.
- Cavalier, J; Estevez, J; Arjona, B. 1996. Fine –roots biomass in three successional stages of and Andean Cloud Forest in Colombia. *Biotropica* 28(4)B: 728-736.
- Cavalier, J; Wright, S J; Santamaría, J. 1999. Effects of irrigation and litterfall, fine root biomass and production in a demideciduos lowland forest in Panama. *Plant Soil* 211: 207-213
- Coyne, M. 2000. *Microbiología del suelo: un enfoque exploratorio*. Editorial Paraninfo. Madrid, ES 416p
- Eweis, J; Ergas, S; Chang, D; Schroeder, E. 2000. *Principios de biorrecuperación: Tratamientos para la descontaminación y regeneración de suelos y aguas subterráneas mediante procesos biológicos y físico-químicos*. ES, McGraw-Hill. 329p.
- Foster, R C; Rovira, A D; Cock, T W. 1983. *Ultrastructure of the root-soil interface*. The American Phytopathological Society. Minnesota, USA. 158p
- Fukuzawa, K; Dannoura, M; Kanemitsu, S; Kosugi, Y. 2009, In: *International Symposium “Root Research and Application” RootRAP*. Boku-Vienna, Austria.
- García Oliva, F; Tapia, M P. 2001. Dinámica estacional de la biomasa de raíces finas de agregados del suelo en un ecosistema tropical estacional. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. Distrito Federal, MEX. Num 069. P 15-21
- Green, J J; Dawson, L A; Proctor, J; Duff, E I; Elston, D A. 2005. Fine root dynamics in a tropical rain forest is influenced by rainfall. *Plant and Soil* 276: 23-32.
- Guariguata, M R; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. **In:** *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Eds M R Guariguata; G H Kattan. 1ª.ed. Cartago: Ediciones LUR. Pag 612-615.
- Grzebisz, W; Floris, J; Van Noordwijk, M. 1989. Loss of dry matter and cell contents from fibrous roots of sugar beet due to sampling, storage and washing. *Plant Soil* 113:53-57.

- Hertel, D; Leuschner, C; Holscher, D. 2003. Size and structure of fine root systems in old-growth and secondary tropical montane forests (Costa Rica). *Biotropica* 35(2):143-153
- Jackson, R B; Schenk, J H; Jobbágy, E G; Canadell, J ; Colello, G D; Dickinson, R E; Field, C B; Friedlingstein, P; Heimann, M; Hibbard, K; Kikcklighter, D W; Kleidon, A; Neilson, R P; Parton, W J; Sala, O E; Syke, M T. 2000. Belowground consequences of vegetation change and their treatment models. *Ecological applications* 10(2): 470-483.
- Jansen, D. 2000. Costa Rica's Área de Conservación Guanacaste: a long march to survival through non - damaging biodevelopment. *Journal Biodiversity* 1(2): 7-20
- Jaramillo, V; Ahedo-Hernández, R; Boone Kauffman, J. 2003. Root biomass and carbon in a tropical evergreen forest of Mexico: changes with secondary succession and forest conversion to pasture. *Journal of Tropical Ecology* 19: 457-464.
- Jiménez, C. 2004. Caracterización de la distribución de la biomasa y densidad de raíces finas en un gradiente sucesional de bosques en la Zona Norte de Costa Rica. Informe Final de Proyecto de Investigación, Cartago, CR, ITCR. 39p.
- Jiménez, J J; Lal, R; Leblanc, H A; Russo, R O; Raut, Y. 2008. The soil C pool in different agroecosystems derived from the dry tropical forest of Guanacaste, Costa Rica. *Ecological Engineering* 34(4): 289-299
- Joslin, J D; Wolfe, M H; Hanson, P J. 2000. Effects of altered water regimes on forest root systems. *New Phytologist* 147: 117-129.
- Kavanagh, T; Kellman, M. 1992. Seasonal pattern of fine root proliferation in a tropical dry forest. *Biotropica* 24(2a): 157-165
- Kramer, P J. 1989. Relaciones hídricas de suelo y plantas. Trad. L Tejada. MEX. Editorial Industrial Mexicana. 538p
- Kummerow, J; Castillanos, J; Maas, M; Larigauderie, A. 1990. Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90:73-80

- Lantz, A; Lal, R; Kimble, J. 2001. Land use effects on soil carbon pools in 2 major land resources areas of Ohio, USA. In: DE, Stott; RH, Mohtar; GC, Steinhardt (eds). Sustaining the global farm. 499-502p
- Leiva, J A; Mata, R; Rocha, O J; Gutiérrez Soto, M V. 2009. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. I. Características edáficas. *Biología Tropical* 57(3):801-815
- Lima, T T S; Miranda, I S; Vasconcelos, S S. 2010. Effects of water and nutrient availability on fine root growth in eastern Amazonian forest regrowth, Brazil. *New Phytologist*, 187: 622–630.
- López, B; Sabaté, S; Gracia, C A. 2001. Vertical distribution of Forest fine root density, length density, area index and mean diameter in a *Quercus ilex* forest. *Tree Physiology* 21: 555-560
- McGroddy, M; Silver, W L. 2000. Variations in belowground carbon storage and soil CO₂ flux rates along a wet tropical climate gradient. *Biotropica* 32(4a):614-624.
- Metcalfe D B; Meir P; Aragão L E O C; Costa A C L; Braga A P; Gonçalves P H L; Silva Junior J A; Aimeida S S; Dawson L A; Malhi Y et al. 2008. The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest. *Plant and Soil* 311: 189–199.
- Morales, E. 1997. Apuntes Metodológicos para el estudio de raíces en plantaciones forestales y bosques naturales. In: Simposio Internacional Posibilidades de Manejo Forestal Sostenible en América Tropical. La Sierra, BO. CATIE 11p.
- Moreno Chacon, M; Lusk, C H. 2004. Vertical distribution of fine root biomass of emergent *Nothofagus dombeyi* and its canopy associates in a Chilean temperate rain forest. *Forest Ecology Management* 199:177-181.
- Muñoz, F. 1992. Dinámica de raíces finas en los sistemas agroforestales de cacao con sombras de poro o laurel en Turrialba, Costa Rica. Tesis M. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 109p

- Murphy, P; Lugo, A. 1986. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 18(2): 89-96
- Nassar, J M; Rodríguez, J P; Sánchez-Azofeifa, A; Garvin, T; Quesada, M. 2008. Manual of Methods: Human, ecological and biophysical dimensions of tropical dry forests. Caracas, VE.136p.
- Payán, A. 2006. Evaluación participativa de los forrajes mejorados para el manejo sostenible de los recursos naturales en la subcuenca del río Jacuapa, Matagalpa, Nicaragua. Serie técnica, Informe técnico/CATIE; no 356. Turrialba, CR, CATIE.36p
- Perry, D. 1983. The soil ecosystem In: Forest ecosystems. John Hopkins University Press. Baltimore, Maryland. 267-296
- Powers, J; Treseder, K; Lerdau, M. 2005. Fine roots, arbuscular mycorrhizal hyphae and soil nutrients in four neotropical rain forests: patterns across large geographic distances. *New Phytologist* 165: 913-921
- Pritchett, W. 1986. Suelos forestales: Propiedades, conservación y mejoramiento. Editorial LIMUSA. MEX. 213-233
- Raich, J W. 1980. Fine roots regrow rapidly after forest felling. *Biotropica* 12: 231-232.
- Russel, E J; Russel, E W. 1968. Las condiciones Del suelo y el crecimiento de las plantas. 4^{ta} ed. Madrid, ES. Aguilar, S.A. 801p
- Statsoft. 2001. STATISTICA 6.0
- Usman, S; Singh, S P; Rawat, Y S. 1999. Fine root productivity and turnover in two evergreen Central Himalayan Forests. *Annals of Botany* 84:87-94
- Vanninen, P; Makela, A. 1999. Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland. *Tree physiology* 19: 823-830.
- Vogt, K A; Vogt, D A; Palmiotto, P A; O'Hara, J; Asbjornsen, H. 1996. Review of root dynamiscs in Forest ecosystems grouped by climate, clamatic Forest type and species. *Plant and Soil* 187: 159- 219

Vogt, K A; Vogt, D J; Bloomfield, J. 1998. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forest at an ecosystem level. *Plant and Soil* 200:71-89

Yavitt, J B; Wright, S J. 2001. Drought and irrigation effects on fine root dynamics in a tropical moist forest, Panama. *BIOTROPICA* 33(3): 421-431.

ANEXOS

Anexo 1. Distribución de la biomasa de raíces finas g/m^2 (<2 mm) con su respectiva desviación estándar (D.S) y número de muestras (n) por profundidad en cuatro estadíos de sucesión en bosque seco tropical, Santa Rosa. Época lluviosa. 2011

	0-10			10-20			20-30			30-40			Total
	n	Prom.	D.S	n	Prom.	D.S	n	Prom.	D.S	n	Prom.	D.S	
Pasto	9	170.713	104.282	9	56.764	25.665	5	24.183	13.439	2	24.459	3.085	276.119
B. Temprano	9	147.862	57.024	9	89.937	47.705	8	64.204	41.795	6	34.430	29.047	336.433
B. Intermedio	9	108.412	22.286	9	80.138	27.236	9	50.767	30.165	9	43.150	20.504	282.468
B. Tardío	9	179.568	93.417	9	104.839	65.365	7	42.208	23.185	7	45.062	32.979	371.677

Anexo 2. Distribución de la biomasa de raíces gruesas g/m^2 (>2 mm) con su respectiva desviación estándar (D.S) y número de muestras (n) por profundidad en cuatro estadíos de sucesión en bosque seco tropical, Santa Rosa. Época lluviosa. 2011

	0-10			10-20			20-30			30-40			Total
	n	Prom.	D.S	n	Prom.	D.S	n	Prom.	D.S	n	Prom.	D.S	
Pasto	3	51.099	31.581	4	444.964	811.614	3	221.583	224.939	1	40.420	-	758.066
B. Temprano	6	212.588	217.670	5	66.597	66.597	3	102.198	60.914	1	121.719	-	503.102
B. Intermedio	7	86.218	55.760	6	225.965	96.369	3	215.535	257.874	4	168.541	98.615	696.259
B. Tardío	7	385.023	787.919	9	265.174	284.449	5	139.058	59.574	2	106.332	66.581	895.588

Anexo 3. Distribución de la biomasa de raíces finas g/m² (<2 mm) con su respectiva desviación estándar (D.S) y número de muestras (n) por profundidad en cuatro estadios de sucesión en bosque seco tropical, Santa Rosa. Época seca. 2011

	0-10			10-20			20-30			30-40			Total
	n	Prom.	D.S	n	Prom.	D.S	n	Prom.	D.S	n	Prom.	D.S	
Pasto	9	144.213	82.536	9	49.887	16.314	8	23.336	24.538	4	41.712	39.518	259.148
B. Temprano	9	239.024	143.866	9	131.314	67.442	8	105.370	47.205	6	53.051	20.677	528.759
B. Intermedio	9	156.411	43.535	9	84.323	19.164	9	76.030	43.874	9	45.319	24.056	362.083
B. Tardío	9	224.402	106.943	9	80.942	36.743	9	52.311	25.329	9	62.174	40.565	419.829

Anexo 4. Distribución de la biomasa de raíces gruesas g/m² (>2 mm) con su respectiva desviación estándar (D.S) y número de muestras (n) por profundidad en cuatro estadios de sucesión en bosque seco tropical, Santa Rosa. Época seca. 2011

	0-10			10-20			20-30			30-40			Total
	n	Prom.	D.S	n	Prom.	D.S	n	Prom.	D.S	n	Prom.	D.S	
Pasto	2	78.027	58.543	3	35.674	21.020	2	24.114	14.615	1	22.851	-	82.639
B. Temprano	8	263.591	180.230	6	383.473	326.312	4	140.092	140.739	2	50.410	63.333	573.975
B. Intermedio	7	276.788	434.966	5	90.003	27.687	5	184.393	115.847	3	94.658	122.174	369.054
B. Tardío	7	270.341	214.839	7	115.223	125.567	8	292.413	220.617	7	147.113	120.396	554.749

