

Avances de Investigación

Estrategias de los árboles para el uso eficiente del agua y tolerancia a la sequía en sistemas silvopastoriles¹

Pilar Bucheli²; Tamara Benjamin³, Graciela M. Rusch⁴,
Muhammad Ibrahim⁵, Pere Casals⁶; Dalia Sánchez⁷, Francisco Pugnaire⁸

RESUMEN

La adquisición de recursos del suelo por las plantas depende de la especie, las características del suelo y de otros factores del medio ambiente local. El fin de este estudio fue conocer la distribución y los tipos de rasgos radiculares asociados en la relación suelo-agua-planta y las estrategias de las especies para adquirir y conservar los recursos en ambientes con variaciones climáticas cíclicas de sequía y lluvia. Se determinaron los patrones de densidad de raíces finas, la longitud específica radicular y la longitud volumétrica a distintas profundidades del suelo y de posición bajo la copa de seis especies arbóreas: *Albizia saman*, *Guazuma ulmifolia*, *Coccoloba caracasana*, *Tabebuia rosea*, *Crescentia alata* y *Enterolobium cyclocarpum* en fincas con sistemas silvopastoriles de Rivas, Nicaragua. Se extrajeron y analizaron muestras de suelo-raíz; los datos se analizaron con el programa WinRhizo. De acuerdo con los rasgos radiculares de las especies, se conformaron cuatro tipos funcionales de plantas (TFP) en la época seca y tres en la época de lluvias. Los TFP se relacionan con estrategias adquisitivas y conservadoras de los recursos según la estacionalidad climática. *C. caracasana*, con valores altos de longitud y densidad radicular en la época seca, presenta una estrategia de conservación que le permite almacenar reservas y soportar la sequía. *A. saman*, *E. cyclocarpum* y *G. ulmifolia*, con valores bajos de densidad radicular fina que se asocian a una estrategia adquisitiva, tienen mayor accesibilidad a los recursos y humedad del suelo.

Palabras claves: Árboles dispersos, estacionalidad climática, raíces, recursos del suelo, trópico seco, Rivas, Nicaragua.

ABSTRACT

Tree strategies for water use and drought tolerance in silvopastoral systems

The acquisition of soil resources depends on the tree species, soil characteristics, and local environment. The purpose of this study was to determine the distribution of root traits associated within the soil-water-plant relationships and the species strategies to acquire and conserve resources during cyclical climate variations of drought and rain. Patterns of fine root density, specific root length, and volumetric root length at different soil depths and positions under the canopy of six tree species (*Albizia saman*, *Guazuma ulmifolia*, *Coccoloba caracasana*, *Tabebuia rosea*, *Crescentia alata* and *Enterolobium cyclocarpum*) were explored on farms with silvopastoral systems in Rivas, Nicaragua. Root-soil samples were taken and the data were subsequently analyzed with the program WinRhizo. According to the interdependence of root traits and strategies related to resource acquisition or conservation, four plant functional types (PFT) were formed in the dry season and three PFT in the rainy season. *C. caracasana*, with high values for root length and density in the dry season, showed a conservative strategy for storing reserves and tolerating drought. *A. saman*, *E. cyclocarpum* and *G. ulmifolia*, with a low fine root density associated with an acquisitive strategy, showed easy access to soil resources and moisture.

Keywords: Scattered trees, climatic seasonality, roots, soil resources, dry tropics, Rivas, Nicaragua.

¹ Basado en Bucheli (2012).

² Mag. Sc. en Agroforestería Tropical, Turrialba, Costa Rica. Correo electrónico: pbucheli@catie.ac.cr

³ Botany and plant Pathology/Forestry and Natural Resources Dept. Purdue University. Correo electrónico: tamara17@purdue.edu

⁴ Norwegian Institute for Nature Research (NINA), Trondheim, Norway, correo electrónico: graciela.rusch@nina.no

⁵ Representante Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura-Belice. Correo electrónico: mibrahim@catie.ac.cr

⁶ Ecology and management of silvopastoral systems, Centro Tecnológico Forestal de Cataluña (CTFC), Ctra de St. Llorenç de Morunys, km 2, 25280 Solsona, Spain. Correo electrónico: pere.casals@ctfc.es

⁷ Investigadora Programa Ganadería y Manejo del Medio Ambiente, CATIE, Nicaragua. Correo electrónico: dsanchez@catie.ac.cr

⁸ Estación Experimental de Zonas Áridas Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Ctra. Sacramento s/n E-04120 La Cañada, Almería, España. Correo electrónico: fip@eeza.csic.es

INTRODUCCIÓN

El agropaisaje del sur de Nicaragua corresponde al 34% del territorio nacional (Wafila 2007), con elementos del bosque seco natural y producción agrícola y ganadera (Rusch *et al.* 2010). Esta producción es susceptible a los impactos del cambio climático (aumento de las temperaturas e intensificación de los eventos de lluvias y de los períodos de sequía) debido a su alta dependencia y sensibilidad a las variaciones del clima (Ospina *et al.* 2012). En la ganadería, el impacto del cambio climático implica una menor disponibilidad de alimento y forrajes, lo que genera vulnerabilidad (Thomas *et al.* 2007). En Rivas, Nicaragua, los productores manejan la ganadería con sistemas silvopastoriles, como árboles dispersos en potreros y cercas vivas (Ineter 2010). Las especies leñosas de SSP contribuyen a la generación de servicios ecosistémicos, como el uso eficiente del agua y la tolerancia a la sequía, y pueden responder de forma compleja a la variación climática. Así, el sistema radicular de estas plantas leñosas ha desarrollado adaptaciones en los diferentes gradientes ambientales (Kursar *et al.* 2009, Liu *et al.* 2010). Por ejemplo, la densidad y longitud de las raíces finas puede cambiar para tolerar o evitar los efectos de las sequías temporales y cíclicas (Olivero 2011). Estos mecanismos se relacionan con las estrategias de adquisición de recursos (agua y nutrientes) (Jackson *et al.* 1997, Morales 1997, Ostonen *et al.* 2007, Raats 2007).

Las raíces cumplen funciones fisiológicas fundamentales en la planta, como la absorción y asimilación de nutrientes y agua (Jensen 1994, Morales 1997, Flores 1999). Las raíces finas son una de las estructuras más dinámicas y activas de la planta, en tanto que las raíces leñosas o perennes se encargan del soporte mecánico y proveen la red de conducción de las sustancias asimiladas por las raíces finas en micrositios del suelo (Morales 1997). En este sentido, la dinámica espacial y temporal del sistema radicular de las plantas ha generado gran interés, pues se sabe poco sobre el comportamiento de las raíces finas y el papel que desempeñan en la relación suelo-agua-planta, particularmente por la dificultad metodológica que implica su estudio (Escamilla *et al.* 1991).

Esta investigación tuvo como objetivo investigar los patrones de distribución de la densidad y longitud específica de raíces finas de distintas especies arbóreas presentes en SSP del trópico seco nicaragüense. Se considera que las raíces finas tienen que ver con las estrategias adquisitivas o conservadoras de recursos de la planta y responden a patrones generales de

disponibilidad de agua en el suelo. Se espera que la información generada sea un insumo para proponer arreglos silvopastoriles diversos y acordes a las condiciones socioeconómicas de Nicaragua.

METODOLOGÍA

La investigación se realizó con árboles dispersos en potreros del municipio de Belén (Rivas, Nicaragua). El área se caracteriza por una sequía estacional entre noviembre y abril, por lo que la vegetación ha debido adaptarse a un largo período de déficit hídrico (Alvarado *et al.* 2009, Ramírez *et al.* 2010). La precipitación promedio durante los últimos 30 años ha sido de 25,5 mm mensuales y la temperatura promedio de 24,9°C (Ineter 2012). En la estación lluviosa (mayo – octubre), la precipitación media mensual alcanza 216,2 mm (Ineter 2012). Los sitios de estudio estuvieron ubicados entre 100 y 200 msnm, en dos tipos de suelos: vertisoles y molisoles (Buurman y Hoosbeek 2009, Sánchez *et al.* 2004).

Para la selección de las seis especies arbóreas a evaluar (*Guazuma ulmifolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Crescentia alata*, *Tabebuia rosea*, *Albizia saman* y *Coccoloba caracasana*) se utilizaron los siguientes criterios: a) abundancia y frecuencia de árboles aislados en potreros para tener un número suficiente de repeticiones; b) árboles en terreno plano o ligeramente ondulado para evitar sesgos por topografía; c) potreros con más de ocho meses sin disturbios del suelo por caminos, paso de ganado, manejo agropecuario u otra actividad agrícola establecida; d) determinación de la perennidad o caducidad de las hojas según la época climática; e) existencia de estudios anteriores en la misma zona. Para cada especie seleccionada se utilizaron cinco repeticiones, con un total de 30 individuos muestreados.

El contenido de humedad del suelo se determinó mediante el método gravimétrico en el Laboratorio de suelos de la Escuela Internacional de Agricultura y Ganadería (EIAG) de Rivas. Se tomaron muestras de suelo de aproximadamente 100 g de peso a dos profundidades (0-20 y 20-40 cm) bajo la copa de los árboles en los puntos 50% y 100% del radio de la copa (Figura 1). También se estimó la densidad aparente mediante el método del cilindro (Henríquez y Cabalceta 1999). Las muestras se recolectaron en los mismos sitios donde se realizó el muestreo de contenido de humedad del suelo. Además, se evaluó la composición botánica de especies herbáceas (pastos y herbáceas de hoja ancha) en cada anillo ubicado al 25, 50, 75 y 100% del radio, bajo la copa del árbol (Figura 1); para ello se hizo un muestreo al

azar con un marco cuadrado de 50 x 50 cm que permitió registrar la cobertura porcentual de especies herbáceas dentro del marco.

Para la determinación de la densidad de raíces finas vivas se colectaron muestras de suelo-raíces por medio de un barreno con volumen de 1256,6 cm³ (cilindro de 8 cm de diámetro por 25 cm de longitud). Las muestras se tomaron en dos momentos estacionales (periodo de lluvias y periodo seco) y a las distancias indicadas en la Figura 1. El procesamiento de las muestras fue el siguiente: prelavado, lavado, identificación y selección de las raíces arbóreas y de pasturas, escaneo con el equipo HPJET 6200, con resolución de 100 dpi y 24 bits de profundidad de campo. Se analizaron las imágenes con el programa WinRHIZO *Arabidopsis* 2012a (Regent Instruments Inc., Quebec, Canadá). Después del escaneo, las muestras se empacaron en bolsas de papel previamente codificadas y se secaron a 65°C durante 48 horas.

Análisis estadístico

Se empleó estadística descriptiva (media, desviación estándar, error estándar, coeficiente de variación mínima y máxima) para todas las variables. El nivel de significación considerado fue $p \leq 0,05$. El diseño estadístico fue de parcelas sub-sub-sub-divididas; las épocas estacionales (lluviosa y seca) constituyeron la parcela principal; cada individuo muestreado fue la subparcela 1; los cuatro puntos de muestreo bajo la copa fueron la subparcela 2 y las dos profundidades (0-20 y 20-40 cm) fueron la subparcela 3. Se utilizó el análisis de modelos mixtos para comparar las diferencias entre las especies y una prueba de diferencias de Fisher (LSD). Asimismo, se realizó un análisis de conglomerados con el objetivo de agrupar a las especies a partir de los rasgos funcionales por medio del método de Ward y la distancia Euclidea. Se utilizó un análisis de componentes principales con el fin de analizar la interdependencia entre los rasgos funcionales y los tipos funcionales de plantas. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software estadístico InfoStat, actualización 2011 (Di Rienzo 2008).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Componentes del suelo

La densidad aparente del suelo bajo las seis especies estudiadas fue de 1,1 g cm³; valor considerado como muy suelto (1-1,2 g cm³) en una clase textural franca-arcillosa a arcillosa (Ad-hoc-AG-Boden 2005); no hubo diferencias significativas entre las especies ($p = 0,3633$). En el contenido de humedad se encontraron diferencias significativas entre épocas climáticas ($p < 0,0001$); el contenido

de humedad en época de lluvia fue de 42,72% vs. 14,25% en época seca. Además, se encontró un efecto significativo de la interacción entre especie y profundidad del suelo ($p = 0,014$) para la humedad de suelo. Estas interacciones se observaron en la época lluviosa, cuando todas las especies mostraron diferencias significativas entre las dos profundidades. En la época seca no hubo diferencias entre especie ni entre profundidades (Figura 2).

El contenido de humedad del suelo refleja la dinámica del agua, especialmente en la época de lluvias y con las profundidades de suelo muestreadas. Zapata (2010) encontró la misma variabilidad debido a la influencia de las precipitaciones en la época de lluvia. También, encontró una menor humedad del suelo en pastizales asociados con *Cassia grandis* (26,4%), en comparación con *G. ulmifolia* (35,5%) y *T. rosea* (33,3%). En nuestro estudio, *A. saman* (57,1%) y *E. cyclocarpum* (55,51%) presentaron un mayor contenido de humedad en la profundidad de 0-20 cm que a los 20-40 cm. Es de suponer que este resultado tiene que ver con el porcentaje de transferencia de agua de lluvia a través de la copa. Según Miranda (2012), *E. cyclocarpum* (84%) y *A. saman* (67%) son las especies que mayor cantidad de agua transfieren desde la copa al suelo. *A. saman* presenta un movimiento de sus hojas (cierre de hojas en días nublados y días lluviosos, así como en horas de la noche) que podría favorecer el paso de las gotas de lluvia a través de la copa del árbol (World Agroforestry Center 2010). La alta densidad de copa, además, influye en la baja evaporación del agua y aumenta la cantidad de horas de sombra bajo la copa (Olivero 2011). Nuestros resultados apoyan la hipótesis de que las distintas especies arbóreas afectan el contenido de humedad del suelo de manera diferente.

En cuanto a la composición botánica, el análisis de correspondencia muestra que las especies arbóreas se

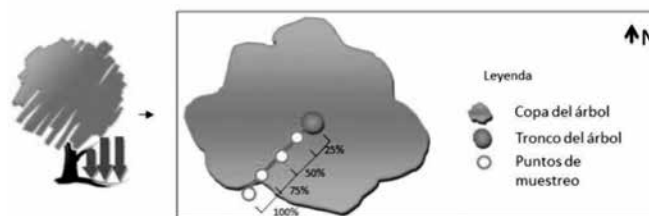


Figura 1. Sitios definidos para la toma de muestras de contenido de humedad del suelo, densidad aparente, composición botánica de especies herbáceas y rasgos de raíces finas bajo la copa de las seis especies de árboles dispersos en SSP en Rivas, Nicaragua

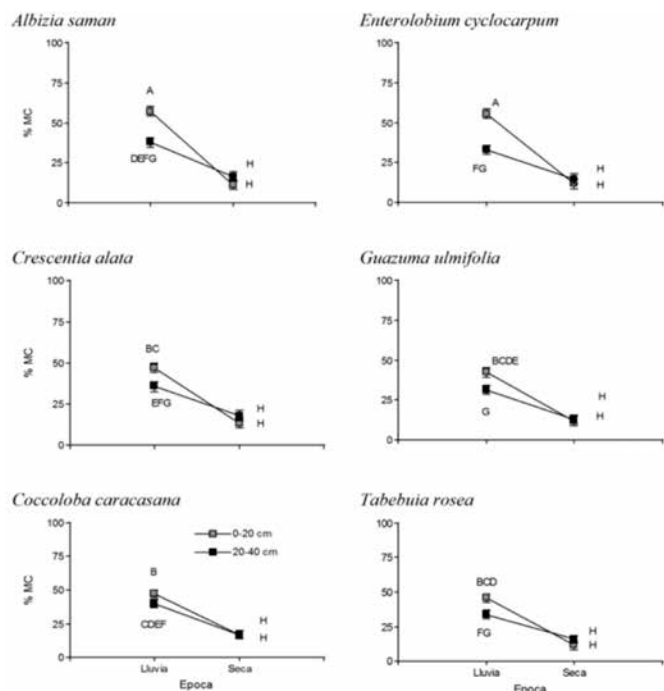


Figura 2. Contenido de humedad bajo la copa de seis especies arbóreas en dos épocas y profundidades del suelo en SSP de Rivas, Nicaragua

Las barras indican el error estándar. Importancia para LSD de Fisher $p < 0,05$ (letras diferentes indican diferencias entre profundidades)

asocian con distintas especies herbáceas (se encontraron 56 especies herbáceas de cobertura). *C. alata* se separa del grupo de especies leñosas, pues se asocia sólo con el 10,7% del total de herbáceas encontradas en el área de estudio. Según Zapata (2010), la cobertura de especies herbáceas es similar bajo árboles de *T. rosea* y *G. ulmifolia* en un agropaisaje ganadero de la zona central de Nicaragua. En nuestro estudio encontramos que *A. saman* y *C. caracasana* presentan una similitud en la cantidad de especies herbáceas asociadas, al igual que *T. rosea*, *E. cyclocarpum* y *G. ulmifolia*.

Rasgos de raíces finas

La longitud radicular fue mayor en la época seca que en la de lluvias ($p = 0,002$). Al analizar todas las especies en conjunto, la longitud fue de 13,0 y 10,0 cm/cm³ para la época seca y de lluvia, respectivamente; también hubo un efecto significativo de la interacción de la especie con la profundidad del suelo ($p < 0,0001$). Las especies mostraron mayor longitud de raíces finas (13,2 vs. 10,7 cm/cm³) en la profundidad de 0-20 cm. *C. caracasana* presentó los valores de longitud radicular más altos, en tanto que *C. alata* presentó los más bajos en las dos pro-

fundidades (Cuadro 1). La longitud de las raíces finas de *T. rosea* disminuyó en forma marcada con la profundidad (Cuadro 1). Este resultado coincide con los altos contenidos de humedad en la profundidad 0-20 cm para todas las especies, lo que evidencia una correspondencia positiva entre la longitud de las raíces y la humedad en el suelo. Makita *et al.* (2011) obtuvieron resultados similares, además de una gran concentración de raíces finas de árboles en las capas superficiales del suelo: aproximadamente 12,9 veces superior en el estrato superficial (0-10 cm y 20-40 cm) que en las profundidades de 40 y 50 cm (9,3 veces).

La densidad de raíces finas (DRF) fue afectada por interacciones entre la época climática, las especies y la posición bajo la copa ($p = 0,037$). Sin embargo, hubo una respuesta general de la DRF a la estación climática. En conjunto, las especies tuvieron mayores DRF en época de lluvias (0,9 vs. 0,7 g/cm³). Este resultado apoya la hipótesis de que hay diferencias de densidad de raíces finas entre épocas climáticas (mayor densidad en época lluviosa), ya que un ambiente más húmedo favorece la densidad de raíces y la disponibilidad de nutrientes. Rytter y Rytter (2012) demostraron que, al aumentar la humedad del suelo, la densidad de raíces finas de *A. incana* se incrementó de 2,29 a 3,41 g/dm³ y de 0,55 a 0,76 g/dm³ la de *S. viminalis*.

De acuerdo con la posición bajo la copa, *T. rosea* presentó mayor DRF en la posición del 25% (1,5 g/cm³) en la época de lluvias. Las especies con menor DRF fueron *A. saman* y *C. caracasana* (0,4 g/cm³) en el 100% de la copa, aunque en la posición del 25% de la copa, en la época seca, ambas especies presentaron mayor densidad (Figura 3). Este resultado confirma que la DRF es mayor cerca del fuste y disminuye con la distancia hacia el perímetro de la copa. Olsthoorn *et al.* (1999) y Catalin *et al.* (2011) encontraron una relación negativa entre la biomasa de raíces finas y la distancia al tronco de árbol debido a la heterogeneidad estructural en la distribución de las raíces finas y al patrón específico de enraizamiento de las especies (Comas y Eissenstat 2004).

Las especies mostraron diferencias en DRF en profundidad, a excepción de *T. rosea* y *C. alata*. La DRF fue mayor en la capa superficial (0,9 g/cm³ vs. 0,6 g/cm³ para 0-20 y 20-40 cm, respectivamente) ($p < 0,0001$). La densidad más alta fue para *C. caracasana* en la profundidad de 0-20 cm (1,24 g/cm³) y la más baja es para *C. alata* en la profundidad 20-40 cm (Cuadro 2). Otros estudios han

demostrado este mismo comportamiento, ya que el contenido de arcilla, la humedad, el contenido de nutrientes y temperatura juega un papel importante especialmente en la capa superficial del suelo. Rodríguez (2011) encontró diferencias en cantidades de nutrientes en los suelos debajo de *G. ulmifolia* y *C. alata* y entre profundidades. Las raíces finas responden muy rápidamente a los cambios en dichas características y condiciones del suelo (Pregitzer *et al.* 1998, Joslin *et al.* 2006, Majdi *et al.* 2008).

La longitud radicular específica (LRE) responde a la interacción entre época estacional, especie y profundidad ($p=0,0004$). En general, la LRE fue mayor a 20-40 cm de profundidad. En la época lluviosa, la especie que presentó mayor LRE fue *A. saman* a 20-40 cm (0,77 cm mg) y *E. cyclocarpum* fue la de menor LRE en la capa de 0-20 cm del suelo. En la época seca, *G. ulmifolia* mostró diferencias entre las dos profundidades: 0,16 en la capa 0-20 cm y 0,51 cm mg a 20-40 cm (Figura 4).

Tipos funcionales de plantas y estrategias de vida

Las seis especies arbóreas estudiadas se agruparon en tipos funcionales a partir de los rasgos de las raíces finas. Para la época de lluvia se conformaron tres tipos funcionales de plantas (TFP1: *T. rosea*, *E. cyclocarpum* y *C. alata*; TFP2: *C. caracasana*; TFP3: *G. ulmifolia* y *A. saman*). Para la época seca se conformaron cuatro TFP (TFP1: *E. cyclocarpum*, *G. ulmifolia* y *A. saman*; TFP2: *C. caracasana*; TFP3: *C. alata*; TFP4: *T. rosea*). La interdependencia entre rasgos funcionales de raíces finas y los tipos funcionales de plantas se muestra en la Figura 5. *C. caracasana* y *C. alata* parecieran ser las especies que más contribuyen a la diferenciación a lo largo del segundo eje; los rasgos asociados a estas diferencias son longitud de raíces y DRF para la primera especie y LRE para la segunda.

Las especies presentan distintas estrategias o conjuntos de atributos radiculares que les permiten utilizar los recursos agua y nutrientes. Tales estrategias responden a los niveles característicos de humedad en el suelo y, con ello, a la disponibilidad de nutrientes de un sitio (Grime *et al.* 1997). Las estrategias de vida de las plantas se relacionan también con el cambio de condiciones a lo largo de un año y con las características climáticas regionales. De esta manera, el TFP1 en la época de lluvia se relaciona con valores bajos de longitud de raíces finas y con valores levemente altos de LRE (Figura 5a). En la época seca, *E. cyclocarpum* comparte atributos con las especies del TFP1 de la época lluviosa (Figura 5b), que se asocian con bajos valores de LRE y de DRF. Los valores

Cuadro 1. Longitud de raíces finas (cm/cm³) de seis especies arbóreas en dos profundidades de suelo en sistemas silvopastoriles de Rivas, Nicaragua (importancia para LSD de Fisher $p < 0,0001$)

Especie	Profundidad	
	0-20	20-40
<i>Coccoloba caracasana</i>	17,63A	15,82AB
<i>Albizia saman</i>	15,09ABC	13,07CD
<i>Tabebuia rosea</i>	14,47BC	8,98EFG
<i>Guazuma ulmifolia</i>	12,82CD	10,26EF
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	11,57DE	9,38EFG
<i>Crescentia alata</i>	7,63FG	6,85G

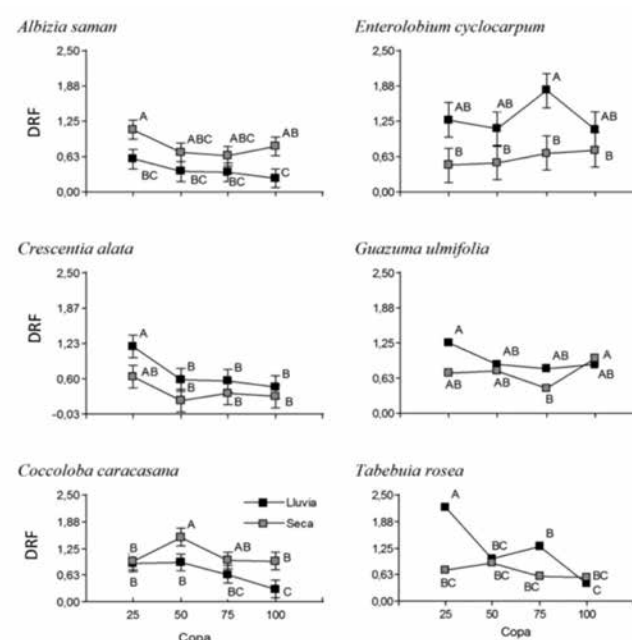


Figura 3. Densidad de raíces finas (DRF, g/cm³) de seis especies arbóreas según posición bajo la copa (25, 50, 75 y 100%) y época climática en SSP de Rivas, Nicaragua

Las barras indican un error estándar. Importancia para LSD de Fisher $p < 0,05$ (letras diferentes, diferencias entre posición bajo la copa)

altos de LRE se interpretan como una buena capacidad de exploración rápida de los recursos en el suelo para sostener altas tasas de actividad metabólica (Ostonen *et al.* 2007, Reich *et al.* 1999). Por la funcionalidad del rasgo LRE, es de suponer que *A. saman* y *G. ulmifolia* extraen humedad activamente cuando el nivel de disponibilidad en el suelo es alto, aunque *A. saman* la extrae del horizonte superficial en tanto que *G. ulmifolia* la extrae del horizonte profundo. Por consiguiente, en este

Cuadro 2. Densidad de raíces finas (g/cm^3) de seis especies arbóreas en dos profundidades de suelo en SSP de Rivas, Nicaragua (importancia para LSD de Fisher $p < 0,0001$)

Especie	Profundidad	
	0-20	20-40
<i>Coccoloba caracasana</i>	1,24A	0,54B
<i>Albizia saman</i>	0,73A	0,46B
<i>Tabebuia rosea</i>	0,97E	0,94E
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0,98E	0,69F
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	1,09C	0,84D
<i>Crescentia alata</i>	0,62A	0,45A

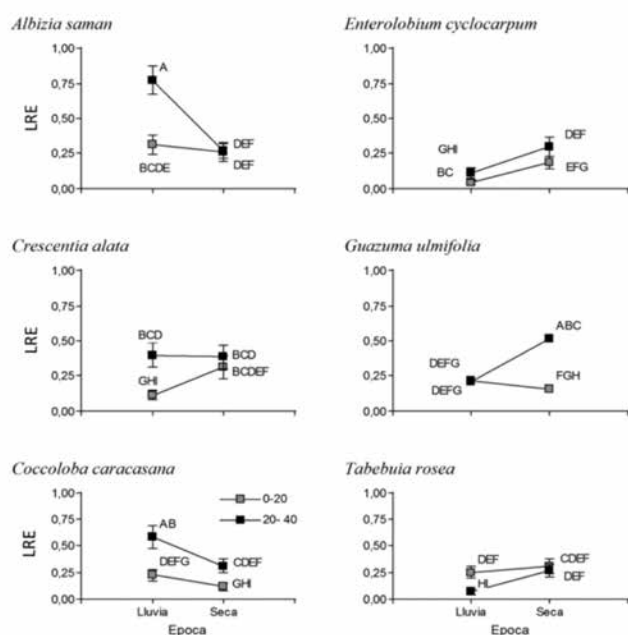


Figura 4. Longitud radicular específica (LRE cm/mg) bajo la copa de seis especies arbóreas de acuerdo a la época climática y la profundidad de suelo en SSP de Rivas, Nicaragua, 2011. Las barras indican error estándar. Importancia para LSD de Fisher $p < 0,05$ (letras diferentes, diferencias entre profundidades)

grupo de especies se mantiene un mejor estatus hídrico para mantener un mayor crecimiento activo en momentos de alta disponibilidad de recursos, alta humedad del suelo, fertilidad, materia orgánica y oferta de nitrógeno (Bingham y Bengough 2003). La alta densidad de raíces puede interpretarse como una estrategia de adaptación para hacer frente a la disminución de la humedad y al secado del suelo, ya que este atributo les confiere a las especies la capacidad de explorar un mayor volumen de suelo (Padilla *et al.* 2007) y, por ende, aumentar el

potencial de extraer humedad, especialmente en la capa superficial del suelo. En la época de lluvias, la disponibilidad de nutrientes es, presumiblemente, más elevada debido a que la humedad estimula la actividad biológica en el suelo y, con ello, la mineralización de nutrientes y su adquisición por las raíces (Hodge 2004, Reich *et al.* 1998). Todos estos comportamientos ligados a los rasgos de longitud radicular específica y densidad de raíces finas se asocian con la estrategia adquisitiva adoptada por el TFP1.

Coccoloba caracasana presenta la mayor longitud radicular y densidad de raíces finas. La LRE se relaciona con la habilidad de la planta para obtener recursos del suelo (Escamilla *et al.* 1991). También existe una relación del contenido de humedad del suelo con la profundidad de elongación y enraizamiento. Esto hace que las raíces finas en la superficie del suelo aumenten la actividad fisiológica debido a que son estructuras cruciales para la captación de recursos. Por su alta densidad de copa, *C. caracasana* ofrece buena sombra que reduce la evaporación de agua en el suelo (Olivero 2011), lo cual puede explicar el ligero mayor contenido de humedad en la época seca. El mantenimiento de raíces activas en un suelo moderadamente seco puede mejorar el nivel de agua interna de la planta por medio de un uso eficiente de la humedad del suelo (Prieto *et al.* 2012). Esta condición le confiere a la especie un mejor nivel y regulación hídrica en los períodos de escasez de humedad, le permite mantener un cierto grado de actividad de la planta y, por ende, una actividad fotosintética por lapsos más prolongados durante la época seca (Valladares *et al.* 2004). Estos mecanismos responden a una estrategia que permite captar agua en períodos de alta y baja disponibilidad. De acuerdo con los mecanismos empleados a lo largo de los dos periodos climáticos, el TFP2 combina la estrategia adquisitiva en la época de lluvia (abundancia de agua) con la estrategia conservadora en momentos de escasez.

En la época lluviosa, el TFP3, formado por *T. rosea*, *E. cyclocarpum* y *C. alata*, se asocia con valores bajos de LRE. Estas especies adoptan una estrategia adquisitiva mediante un desarrollo mayor de raíces en profundidad. La humedad del suelo proporcionada por la lluvia es un factor que juega un papel dominante en el desarrollo y crecimiento del sistema radicular (Comas y Eissenstat 2004, Tsutsumi *et al.* 2002) Esta humedad conlleva una alta actividad radicular y, consecuentemente, una alta inversión de recursos y actividad metabólica de la planta.

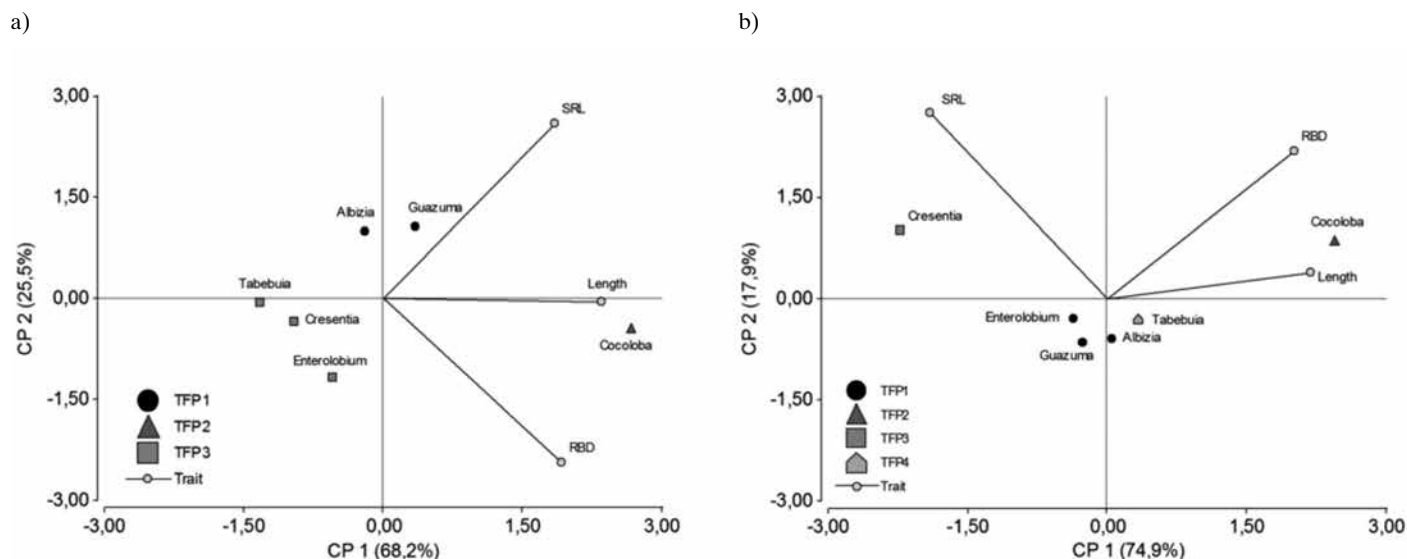


Figura 5. Análisis de componentes principales de las relaciones entre los tipos funcionales de plantas y los rasgos de raíces finas: longitud de raíz (Length), densidad de raíces finas (DRF) y longitud radicular específica (LRE) en la época de lluvia (a) y la época seca (b) en SSP de Rivas, Nicaragua

En la época seca, el TFP3 (*C. alata*) se asocia a valores intermedios de LRE. Esta es una estrategia conservadora en condiciones de escasez de agua, ya que le permite a la planta mantener actividad durante la época seca con un bajo consumo de agua. Por otro lado, bajo la copa de *C. alata*, el suelo en época seca presenta un mayor contenido de humedad en la segunda profundidad del suelo (20-40 cm), debido a la baja DRF. Este patrón podría estar asociado a una menor adquisición de agua a mayores profundidades. Este efecto se relaciona con altas acumulaciones de reservas para mantenerse en periodos de déficit hídrico (Azócar y García 2000, Lillis y Fontanella 1992) y es propio de la estrategia conservadora.

En la época seca se conformó el TFP4 (*T. rosea*), que se asocia a bajos valores de LRE y adopta un comportamiento similar a una dormancia durante la sequía, periodo en el cual el desarrollo y actividad metabólica se suspenden temporalmente y se reduce al mínimo la actividad de sus rasgos adquisitivos. Todos estos mecanismos se asocian a la estrategia conservadora. *T. rosea* combina la estrategia adquisitiva en la época de lluvia con la conservadora en la época seca.

CONCLUSIONES

Las raíces cumplen la función de adquisición de recursos del suelo, y su comportamiento depende de la filogenia de la especie, los factores ambientales y la

fisiología de la planta. Las especies presentan conjuntos de rasgos o atributos que les permiten responder al nivel y la variabilidad en la disponibilidad de agua. Según sean esos rasgos, las especies pueden agruparse en tipos funcionales de plantas (TFP) con estrategias conservadoras y adquisitivas particulares ante la sequía o presencia de humedad en el suelo. En general, las especies desarrollan estrategias adquisitivas en la época de lluvias y conservadoras en la época seca. Así por ejemplo, la estrategia adquisitiva de *C. caracasana* en la época de lluvias incluye valores altos de longitud radicular, en tanto que en época seca, su estrategia conservadora se asocia con valores altos de densidad de raíces finas.

En los sistemas silvopastoriles de áreas semiáridas es muy importante conocer el tipo de estrategias adquisitivas adoptadas por las especies, de manera que se incluyan plantas de diferentes tipos funcionales que coexistan de manera equilibrada. La evaluación de las interacciones y complementariedades deseadas permite implementar sistemas productivos ganaderos sostenibles, diversos y resilientes ante las condiciones cambiantes del clima. Las estrategias de adquisición y uso de los recursos adoptados por los diferentes TFP permiten contar con los insumos necesarios para la planificación en el diseño de sistemas productivos multifuncionales, acordes con las necesidades de los productores y con una proyección en los beneficios locales y regionales. Esta planificación

puede conllevar a aumentos en la producción que tanto han decaído debido a la vulnerabilidad que generan los regímenes erráticos y cambiantes del clima.

RECOMENDACIONES

Los resultados de la presente investigación pueden tomarse como orientadores para el diseño y la planificación de los sistemas productivos ganaderos en áreas del trópico seco en Nicaragua. Para este diseño es importante considerar el efecto de los rasgos funcionales, tanto radicales como aéreos de las especies involucradas en los procesos ecosistémicos deseables. Se debe contemplar la incorporación de especies con diferentes estrategias funcionales para mantener en el tiempo una provisión de servicios ecosistémicos que generen beneficios a los medios de vida de la población.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el proyecto FunciTree y CATIE mediante una beca de maestría a P. Bucheli. Agradecemos a Karla Grajales por su apoyo; a la Unidad de Biometría del CATIE; a Fabrice De Clerck y Christophe Jourdan por sus comentarios y valiosos aportes. En Nicaragua, agradecemos a Julio Morales, E. Can y Melvin Mena por su apoyo durante todo el proceso de campo y a todos los productores y familias que permitieron realizar los muestreos en sus fincas.

BIBLIOGRAFÍA

- Ad-hoc-AG-Boden. 2005. Bodenkundliche Kartieranleitung – 5. Auflage. Hannover, Germany. In Varga, R. Guía para la descripción de suelos. FAO, Roma, Italy. 93 p.
- Alvarado, J; McLennan, B; Sánchez, A; Garvin, T. 2009. Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *Forest Ecology and Management* 258(6):931-940.
- Azócar A; García-Núñez, R. 2000. Aspectos ecofisiológicos para la conservación de ecosistemas tropicales contrastantes. *Bol. Soc. Bot.* 65:89-94.
- Bingham, I; Bengough, A. 2003. Morphological plasticity of wheat and barley roots in response to spatial variation in soil strength. *Plant and Soil* 250(2):273-282. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1023/A:1022891519039>
- Bucheli P. 2012. Evaluación de los rasgos funcionales radicales de especies arbóreas en sistemas silvopastoriles en relación con el contenido de humedad del suelo en Rivas, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.
- Buurman, P; Hoosbeek, M. 2009. Soils of the Rivas area. Report of a field visit 9-21 November. The Netherlands, WUR. 8 p.
- Catalin Petritan, I; Lupke, B; Petritan, A. 2011. Fine roots of overstory Norway spruce (*Picea abies*): distribution and influence on growth of underplanted beech (*Fagus sylvatica*) and Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) saplings. *Forest Systems* 20(3):407-419.
- Comas, L; Eissenstat, D. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology* 18(3):388-397. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00835.x>
- Di Rienzo, J; Casanoves, F; Balzarini, M; González, L; Tablada, M; Robledo, C. 2008. InfoStat, versión 2008. Córdoba, Argentina, Universidad Nacional de Córdoba.
- Escamilla, J; Comerford, N; Neary, D. 1991. Soil-core break method to estimate pine root distribution. *Journal of Soil Science Society of America* 55(6):1722-1726.
- Flores, E. 1999. La planta, estructura y función. Cartago, Costa Rica, LUR. 884 p.
- Grime, JP; Thompson, K; Hunt, R; Hodgson, JG; Cornelissen, JHC; Rorison, IH; Hendry, GAF; Ashenden, TW; Askew, AP; Band, SR; Booth, RE; Bossard, CC; Campbell, BD; Cooper, JEL; Davison, AW; Gupta, PL; Hall, W; Hand, DW; Hannah, MA; Hillier, SH; Hodgson, DJ; Jalili, A; Liu, Z; Mackey, JML; Matthews, N; Mowforth, MA; Neal, AM; Reader, RJ; Reiling, K; Ross-Fraser, W; Spencer, RE; Sutton, F; Tasker, DE; Thorpe, PC; Whitehouse, J. 1997. Integrated screening validates primary axis of specialisation in plants. *Oikos* 79:259-281.
- Henríquez, C; Cabalceta, G. 1999. Guía práctica para el estudio introductorio de los suelos con un enfoque agrícola. San José, Costa Rica, Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. 112 p.
- Hodge, A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* 162(1):9-24. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01015.x>
- Ineter (Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales). 2010. Características del clima de Nicaragua. Managua, Nicaragua. Disponible en <http://www.ineter.gob.ni/Direcciones/meteorologia/clima%20nic/caracteristicasdelclima.html>
- Ineter (Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales). 2012. Áreas técnicas, meteorología, normas históricas Rivas Managua, Nicaragua. Consultado 15 febrero 2012. Disponible en <http://www.ineter.gob.ni/>
- Jackson, R; Mooney, H; Schulze, D. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *National Academy of Sciences* 94:7362-7366.
- Jensen, W. 1994. Botánica. 2 ed. México D.F., McGraw-Hill. 762 p.
- Joslin, J; Gaudinski, J; Torn, M; Riley, W; Hanson, P. 2006. Fine-root turnover patterns and their relationship to root diameter and soil depth in a C14-labeled hardwood forest. *New Phytol* 172:523-535.
- Kursar, T; Engelbrecht, B; Burke, A; Tyree, M; Ei Omari, B.; Giraldo, J. 2009. Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology* 23(1):93-102. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01483.x>
- Lillis, M; Fontanella, A. 1992. Comparative phenology and growth in different species of the Mediterranean maquis of central Italy. *Plant Ecology* 99-100(1):83-96. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/BF00118213>
- Liu, G; Freschet, G; Pan, X; Cornelissen, J; Li, Y; Dong, M. 2010. Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. *New Phytologist* 188(2):543-553. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03388.x>
- Majdi, H; Truus, L; Johansson, U; Nylund, J; Wallander, H. 2008. Effects of slash retention and wood ash addition on fine root biomass and production and fungal mycelium in a Norway spruce stand in SW Sweden. *For Ecol Manag* 255:2109-2117.

- Makita, N; Hirano, Y; Mizoguchi, T; Kominami, Y; Dannoura, M; Ishii, H; Finér, L; Kanazawa, Y. 2011. Very fine roots respond to soil depth: biomass allocation, morphology, and physiology in a broad-leaved temperate forest. *Ecological Research* 26(1):95-104. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s11284-010-0764-5>
- Miranda, J. 2012. Efecto de las características de las plantas y los rasgos funcionales de la copa de árboles del Neotrópico seco, sobre la transferencia de la lluvia y la captura de nutrientes. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 67 p.
- Morales, A. 1997. Apuntes metodológicos para el estudio de raíces en plantaciones forestales y bosques naturales. In Simposio Internacional: Posibilidades del manejo forestal sostenible en América Tropical (15-20 de julio, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia). Turrialba, Costa Rica, CATIE. 11 p.
- Olivero, LS. 2011. Functional trait approach to assess the ecological processes of drought tolerance and water use efficiency in silvopastoral systems in Rivas Department, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 92 p.
- Olsthoorn, A; Klap, J; Oude Voshaar, J. 1999. The relation between fine root density and proximity of stems in closed Douglas-fir plantations on homogenous sandy soils: implications for sampling design. *Plant and Soil* 211(2):215-221. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1023/A:1004624707774>
- Ospina, S; Rusch, G; Pezo, D; Casanoves, F; Sinclair, F. 2012. More stable productivity of semi natural grasslands than sown pastures in a seasonally dry climate. *PLoS ONE* 7(5): e35555. Disponible en <http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0035555>
- Ostonen, I; Lõhmus, K; Helmisaari, H; Truu, J; Meel, S. 2007. Fine root morphological adaptations in Scots pine, Norway spruce and silver birch along a latitudinal gradient in boreal forests. *Tree Physiology* 27(11):1627-1634.
- Padilla, F; Miranda, J; Pugnaire, F. 2007. Early root growth plasticity in seedlings of three Mediterranean woody species. *Plant and Soil* 296(1):103-113. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-007-9294-5>
- Pregitzer, K; Laskowski, M; Burton, A; Lessard, V; Zak, D. 1998. Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. *Tree Physiol* 18:665-670.
- Prieto, I; Armas, C; Pugnaire, F. 2012. Water release through plant roots: new insights into its consequences at the plant and ecosystem level. *New Phytologist* 193(4):830-841. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04039.x>
- Raats, P. 2007. Uptake of water from soils by plant roots. *Transport in Porous Media* 68(1):5-28. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s11242-006-9055-6>
- Ramírez, D; Ordaz, J; Mora, J; Acosta, A; Serna, B. 2010. Nicaragua, efectos del cambio climático sobre la agricultura. LC/MEX/L.964 CEPAL y ECCSSE. Distrito Federal, México, Naciones Unidas. 68 p.
- Reich, P; Walters, M; Tjoelker, M; Vanderklein, D; Buschena, C. 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology* 12(3):395-405. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00209.x>
- Reich, P; Ellsworth, D; Walters, M; Vose, J; Gresham, C; Volin, J; Bowman, W. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80(6):1955-1969. Disponible en [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1955:GOLTRA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1955:GOLTRA]2.0.CO;2)
- Rodríguez, F. 2011. Efecto de los árboles aislados sobre características del suelo en sistemas silvopastoriles en Rivas, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 77 p.
- Rytter, RM; Rytter, L. 2012. Quantitative estimates of root densities at minirhizotrons differ from those in the bulk soil. *Plant and Soil* 350(1):205-220. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-011-0896-6>
- Rusch, G; Ospina, S; Zapata, P; Casals, P; Romero, J; Nieuwenhyse, A; De Clerck, F; Casanoves, F; Ibrahim, M. 2010. Oportunidades y trampas: algunas reflexiones sobre la sostenibilidad ecológica de los sistemas silvopastoriles. In Ibrahim, M; Murgueitio, E. (Eds.). Multiplicación de los sistemas agroforestales y silvopastoriles para la adaptación y mitigación del cambio climático en territorios ganaderos; Resúmenes Congreso Internacional de Agroforestería para la Producción Pecuaria Sostenible (6°: 2010, Panamá, Panamá). Turrialba, Costa Rica, CATIE, CIPAV. (disco compacto).
- Sánchez, D; López, M; Medina, A; Gómez, R; Harvey, C; Vilchez, S; Hernández, B; López, F; Joya, M; Sinclair, F; Kunth, S. 2004. Importancia ecológica y socioeconómica de la cobertura arbórea en un paisaje fragmentado de bosque seco de Belén, Rivas, Nicaragua. *Revista Encuentro(NI)* no. 68: 14 p.
- Thomas, R; De Pauw, E; Qadir, M; Amri, A; Pala M; Yahyaoui, A; Bouhssini, M; Baum, E; Iñiguez, L; Shideed, K. 2007. Increasing the resilience of dryland agro-ecosystems to climate change. International Centre for Agricultural Research in the Dry Areas (ICARDA). *SAT Journal* Vol. 04: 37 p. Disponible en <http://www.icrisat.org/journal/SpecialProject/sp5.pdf>
- Tsutsumi, D; Kosugi, K; Mizuyama, T. 2002. Effect of hydrotropism on root system development in soybean (*Glycine max*): growth experiments and a model simulation. *Journal of Plant Growth Regulation* 21(4):441-458. Disponible en <http://link.springer.com/article/10.1007/s00344-003-0006-y>
- Valladares, F; Vilagrosa, A; Peñuelas, J; Ogaya, R; Camarero, J; Corcuera, L; Sisó, S; Gil-Pelegrín, E. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. In Valladares F. (Eds.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid, España, Ministerio de Medio Ambiente. p. 163-190.
- Wafila (Integrated water resource management by the implementation of improved agro-forestry concepts in arid and semi-arid areas in Latin America). 2007. Pre-identification of the arid and semi-arid regions in Latin America. 10 p. Disponible en <http://www.wafila.com/183.0.html?&L=1>
- World Agroforestry Center. 2010. AgroForestry Tree Database, a tree species reference and selection guide *Albizia saman* (en línea). Consultado 15 noviembre 2010. Disponible en <http://www.worldagroforestrycentre.org/sea/Products/AFDBases/af/asp/SpeciesInfo.asp?SpID=180#Uses>
- Zapata, P. 2010. Efecto del guácimo (*Guazuma ulmifolia*), carao (*Cassia grandis*) y roble (*Tabebuia rosea*) sobre la productividad primaria neta aérea y composición florística de pasturas naturales en Muy Muy y Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 153 p.

Avances de Investigación

Disponibilidad de biomasa y capacidad de rebrote de leñosas forrajeras en potreros del trópico seco de Nicaragua

Darwin Lombo¹, Muhammad Ibrahim², Cristóbal Villanueva³, Tamara Benjamin⁴, Christina Skarpe⁵

RESUMEN

El uso de especies leñosas forrajeras constituye una alternativa para la suplementación en la época seca en fincas ganaderas y así conservar o mejorar los niveles de productividad. El presente estudio evaluó el efecto de poda sobre la capacidad de rebrote y la producción de biomasa comestible; además, se identificaron los rasgos funcionales foliares que mejor explican la producción de biomasa de leñosas forrajeras en potreros del trópico seco de Rivas Nicaragua. Las especies evaluadas fueron *Albizia saman*, *Albizia niopoides*, *Cordia dentata*, *Gliricidia sepium*, *Guazuma ulmilifolia* y *Pithecellobium dulce*. La poda se aplicó a 2 m de altura, en árboles con 10-35 cm dap, al final de la época seca. Durante cuatro meses se realizaron conteos mensuales, marcación y registros mensuales de rebrotes, área foliar específica, área foliar y densidad de hojas. Los resultados muestran variabilidad en la producción de biomasa comestible y producción de rebrotes entre las leñosas forrajeras. Las especies *C. dentata* y *P. dulce* presentaron los mayores rendimientos de biomasa comestible, mientras que *A. niopoides* presentó el rendimiento más bajo. En términos de rasgos funcionales, se determinó que una menor AF se relaciona con un mayor reservorio de meristemos y yemas axiales que se traducen en mayor producción de biomasa total y capacidad de rebrote. Las especies *C. dentata* y *P. dulce* tuvieron el mayor potencial para la alimentación de ganado en la época seca, bien sea bajo el sistema de corte y acarreo o mediante el corte y ofrecimiento en el piso cerca del árbol. Sin embargo, se debe evaluar el efecto de podas prolongadas sobre la producción de biomasa.

Palabras claves: Efecto de poda, meristemos, rasgos funcionales foliares, yemas axiales.

ABSTRACT

Biomass production and sprouting of woody forage trees in the Nicaraguan dry tropics

The forage of woody species is a valuable feed option for cattle during the dry season in Nicaragua, as it helps to maintain and/or improve productivity levels. The objective of this study was twofold: a) to determine the biomass production and sprouting capacity of woody forage trees on pasturelands, and b) to identify the function traits related to biomass productivity. Six species commonly found on dry tropical pastures in Rivas, Nicaragua, were evaluated: *Albizia saman*, *Albizia niopoides*, *Cordia dentata*, *Gliricidia sepium*, *Guazuma ulmilifolia* and *Pithecellobium dulce*. At the end of the dry season, selected trees with 10-35 cm bhd were pruned at 2 m height. During four months, number of sprouts, leaf area, specific leaf area, and leaf intensity were monthly recorded. The results showed variability in both edible biomass and sprout production. *C. dentata* and *P. dulce* showed the highest edible biomass production, while *A. niopoides* showed the lowest. In terms of functional traits, it was determined a correlation between a smaller leaf area and a higher reservoir meristems and axial buds which improve both productivity and sprouting capacity. *P. dulce* and *C. dentata* showed the highest fodder potential for cattle feeding during the dry season, either under the cut-and-carry system or by cutting and offering on the floor near the tree. However, the effect of prolonged pruning on biomass production has to be assessed.

Keywords: Pruning effect, meristems, leaf functional traits, axial buds.

1 Mag. Sc. en Agroforestería Tropical, CATIE, Turrialba, Costa Rica. Autor para correspondencia (fabianlombo@gmail.com; dlombo@catie.ac.cr)

2 Representante Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA)-Belice

3 Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE, Turrialba, Costa Rica

4 Purdue University, Indiana, EEUU

5 Norwegian Institute of Nature Research (NINA), Trondheim, Norway