



CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y  
ENSEÑANZA PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA  
CONSERVACIÓN

ESCUELA DE POSGRADO

**Evaluación de los rasgos funcionales radiculares de especies arbóreas en  
sistemas silvopastoriles en relación con el contenido de humedad del suelo en Rivas,  
Nicaragua**

Por

Pilar Eugenia Bucheli León

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado  
como requisito para optar por el grado de

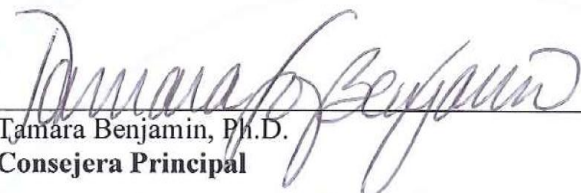
*Magister Scientiae* en Agroforestería Tropical

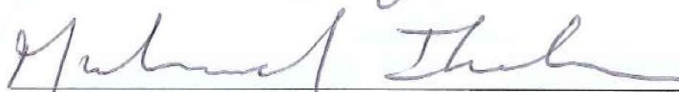
Turrialba, Costa Rica, 2012

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN AGROFORESTERÍA TROPICAL**

**FIRMANTES:**

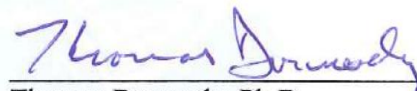
  
\_\_\_\_\_  
Tamara Benjamin, Ph.D.  
**Consejera Principal**


  
\_\_\_\_\_  
Muhammad Ibrahim, Ph.D.  
**Miembro Comité Consejero**

\_\_\_\_\_  
Graciela Rusch, Ph.D.  
**Miembro Comité Consejero**

\_\_\_\_\_  
Pere Casals, Ph.D.  
**Miembro Comité Consejero**

\_\_\_\_\_  
Francisco Pugnaire, Ph.D.  
**Miembro Comité Consejero**

  
\_\_\_\_\_  
Thomas Dormody, Ph.D.  
**Decano de la Escuela de Posgrado**

  
\_\_\_\_\_  
Pilar Eugenia Bucheli León  
**Candidata**

**DEDICATORIA**

*A: Dios*

*A mi Hija: Karla Victoria*

*A mi Madre que me acompaña y protege siempre*

## ***AGRADECIMIENTOS***

A Dios por darme la Luz, enseñanza y la oportunidad de vivir toda esta maravillosa experiencia.

A Karla V. por su fortaleza, enseñanzas, motivación, complicidad, apoyo, comprensión, compañía, por el SER un todo en este caminar diario.

A Tamara Benjamin por su gran apoyo, guía, paciencia, aportes y amistad.

A Muhammad Ibrahim, Fabrice De Clerck, Graciela Rusch, Pere Casals y Francisco Pugnaire, miembros de mi comité por brindarme sus valiosos aportes y especialmente por su apoyo.

Al proyecto FunciTree y CATIE por el apoyo financiero y logístico en la realización de esta investigación y logro.

A la unidad de biometría, especialmente a Sergio por su paciencia y apoyo en las largas y repetidas sesiones.

Cristophe Jourdan por sus comentarios y valiosos aportes para intentar entender a las raíces...

A mis amigos/as y compañeros/as en Belén Juliana, Fabián, Marlon, Ivan, Julito, Sofí, Aniken y Alvaro. Característicamente a Julito por el apoyo en la identificación de las especies herbáceas.

En Nicaragua a Dalia por su guianza, orientación, amistad y paciencia con todos nosotros. Especialmente a mi asistente Melvin quien me acompañó en buenos y malos momentos durante todo el proceso de campo y compartir desinteresadamente un poco de su particular sabiduría, a Maria Amalia, Zulma, don René, profesor Irnan en la EIAG y a todos los productores y familias que me abrieron la puerta de sus casas y fincas para poder realizar los muestreos.

En Costa Rica a mis amigos Ildelfonso por el apoyo moral y técnico, con todos las soluciones sistemáticas. A Adriana y Clis por su apoyo y confianza.

A mis compañeros de la promoción 2010 por todas las vivencias: risas, conocimiento, alegrías, abrazos, voz de aliento, compartir, acompañamiento, etc...

A mi familia en Colombia por su apoyo moral.

Y finalmente a Costa Rica por ser Casa y Hogar de Karla V. y mía.

## CONTENIDO

DEDICATORIA.....	III
AGRADECIMIENTOS.....	IV
CONTENIDO.....	V
RESUMEN.....	VIII
SUMMARY.....	IX
ÍNDICE DE CUADROS.....	X
ÍNDICE DE FIGURAS.....	XI
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS.....	XIII
1. Introducción General.....	1
1.1 Objetivos del Estudio.....	2
1.1.1 <i>Objetivo General</i> .....	2
1.1.2 <i>Objetivos Específicos</i> .....	3
1.2 Hipótesis del Estudio.....	3
2. Marco Conceptual.....	3
2.1 Cambio Climático y Sistemas Silvopastoriles (SSP) en Nicaragua.....	3
2.2 Diversidad funcional.....	4
2.3 Estrategias de las plantas.....	5
2.4 Los rasgos funcionales de las raíces relacionados con la humedad.....	7
2.4.1 <i>Generalidades de la raíz</i> .....	7
2.4.2 <i>Factores en la producción de raíces finas</i> .....	7
2.4.3 <i>Raíces finas y agua</i> .....	9
2.4.4 <i>Rasgos de Raíces Finas</i> .....	10
2.4.4.1 <i>Densidad de raíces finas</i> .....	11
2.4.4.2 <i>Longitud de raíces</i> .....	11
2.5 Elementos que influyen sobre los rasgos de las raíces.....	12
2.5.1 <i>Densidad aparente de suelo (BD)</i> .....	12

2.5.2	<i>Contenido de humedad en el suelo</i> .....	13
2.5.3	<i>Composición botánica de pasturas en aéreas subhúmedas</i> .....	14
2.6	Bibliografía .....	15
3.	ARTÍCULO 1. Lo que sucede bajo tierra, no permanece bajo tierra: rasgos funcionales de las raíces de los árboles aislados en los sistemas silvopastoriles y su impacto en los servicios de los ecosistemas en los pastizales .....	25
	Resumen .....	25
3.1	Introducción .....	26
3.2	Materiales y métodos .....	27
3.2.1	<i>Selección de las especies arbóreas</i> .....	28
3.2.2	<i>Contenido de humedad en el suelo</i> .....	29
3.2.3	<i>Análisis de la densidad aparente del suelo</i> .....	30
3.2.4	<i>Determinación de la densidad de raíces finas (&lt; 2 mm) vivas (RBD)</i> .....	30
3.2.5	<i>Composición botánica de pasturas bajo la copa del árbol</i> .....	33
3.3	Análisis de las variables de raíces y humedad del suelo.....	34
3.3.1	<i>Análisis de los datos</i> .....	35
3.4	Resultados .....	36
3.4.1	<i>Elementos del suelo</i> .....	36
3.4.2	<i>Rasgos de Raíces Finas</i> .....	39
3.4.3	<i>Análisis de conglomerados y componentes principales</i> .....	46
3.5	Discusión .....	49
3.5.1	<i>Contenido de humedad</i> .....	49
3.5.2	<i>Rasgos radiculares en la adquisición de recursos</i> .....	49
3.5.3	<i>Tipos funcionales de plantas (TFP) y estrategias de vida</i> .....	51
3.5.4	<i>Conocimiento local relacionado con los rasgos de raíces</i> .....	54
3.5.5	<i>Asociación con las herbáceas</i> .....	55
3.6	Conclusiones .....	55

3.7	Bibliografía .....	56
	ANEXO .....	62
4	ARTÍCULO 2. Las adquisiciones de las raíces y la eficiencia en el uso del agua: rasgos radiculares relacionados con rasgos aéreos de especies arbóreas en sistemas silvopastoriles del trópico seco de Nicaragua.....	65
	Resumen .....	65
4.1	Introducción .....	66
4.2	Materiales y métodos .....	68
4.2.1	<i>Zona de Estudio</i> .....	68
4.2.2	<i>Rasgos Funcionales</i> .....	68
4.2.3	<i>Análisis de la información</i> .....	70
4.3	Resultados .....	71
4.3.1	<i>Correlaciones en época de lluvia</i> .....	71
4.3.2	<i>Correlaciones en época seca</i> .....	73
4.3.3	<i>Tipos funcionales de plantas (TFP) en época de lluvia</i> .....	76
4.3.4	<i>Tipos funcionales de plantas (TFP) en época seca</i> .....	77
4.4	Discusión .....	78
4.4.1	<i>Correlaciones rasgos radiculares-aéreos</i> .....	78
4.4.2	<i>TFP y estrategias adoptadas</i> .....	78
4.4.3	<i>Los rasgos funcionales desde la perspectiva de los productores y FunciTree</i> 82	
4.5	Conclusiones .....	83
4.6	Recomendación.....	85
4.7	Bibliografía .....	85

## **RESUMEN**

Los sistemas silvopastoriles se componen de elementos aéreos y subterráneos, que influyen sobre los procesos ecosistémicos y productivos de acuerdo a su habilidad para soportar eventos de sequía. La finalidad de este trabajo fue evaluar rasgos radiculares y su conexión con rasgos aéreos, asociados a la relación suelo-agua-planta; así como las estrategias adoptadas por especies arbóreas para tolerar o evitar las variaciones climáticas cíclicas de sequía y precipitación. Se extrajeron muestras de suelo y raíz mediante el método directo según un gradiente ambiental, y considerando su posición bajo la copa de los árboles y profundidad del suelo en seis especies arbóreas: *Albizia saman*, *Guazuma ulmifolia*, *Coccoloba caracasana*, *Tabebuia rosea*, *Crescentia alata* y *Enterolobium cyclocarpum* en fincas ganaderas del departamento de Rivas – Nicaragua. Se indagó la densidad de raíces finas ( $\text{g m}^{-3}$ ), la longitud específica radicular y la longitud volumétrica ( $\text{cm}^3$ ) utilizando el programa WinRhizo. Posteriormente se correlacionaron los datos de rasgos radiculares con rasgos aéreos de densidad de la copa, contenido hídrico foliar, absoluto y relativo. Se conformaron cuatro tipos funcionales de plantas (TFP) de acuerdo a la superposición de respuesta y al efecto de estos rasgos funcionales de adquisición y asignación de recursos que se asocian a las estrategias tolerante, evasiva y de escape a la sequía. La especie con valores más elevados en los rasgos de densidad y longitud de raíces fue *C. caracasana*, presentando respuestas relacionadas a la estrategia de captación de recursos conservadora durante la época seca. Las especies *E. cyclocarpum* y *A. saman* se asocian a valores altos de diámetro de raíces y bajos de densidad de copa adoptando una estrategia evasiva adquisitiva. *T. rosea* se asocia levemente a rasgos radiculares pero conserva el mecanismo de disminución de pérdidas de recursos, acogiendo una estrategia de escape a la sequía.

Palabras clave: raíces, estacionalidad climática, estrategias frente a sequía, árboles dispersos, trópico seco.



## ***SUMMARY***

Silvopastoral systems are composed of surface and underground elements, which influence ecosystem and productivity processes according to their ability to withstand drought events. The purpose of this study was to evaluate root traits and their connection to aerial traits associated with soil, water, and plants, as well as strategies adopted by tree species to tolerate or avoid climatic variations in cycles of drought and rain. Soil and root samples were extracted through direct methods over different gradients: environmental, underneath the tree crown, and two different soil depths of six tree species: *Albizia saman*, *Guazuma ulmifolia*, *Coccoloba caracasana*, *Tabebuia rosea*, *Crescentia alata* and *Enterolobium cyclocarpum* in cattle farms in the Rivas province of Nicaragua. The study explores fine root density ( $\text{g m}^{-3}$ ), specific root length, and length volume ( $\text{cm}^3$ ) using the program WinRhizo. Root trait data were correlated with aerial traits such as crown density and leaf water content, both absolute and relative. Four types of functional plants types (FPT) were formed according to resource acquisition and resource allocation strategies, including tolerance, avoidance, and escaping to drought. The species with greater root length and density was *C. caracasana*, which employs the strategy of using previously conserved resources during the dry season. The species *E. cyclocarpum* and *A. saman* are associated with greater root diameter and lower crown density, adopting an evasive acquisitive strategy. *T. rosea* associate slightly with root traits, but retains its mechanism of decreasing resource losses, adopting an escape strategy when faced with drought.

Key words: Roots, seasonal climate, strategies, plant functional types scattered trees, dry tropics

## *ÍNDICE DE CUADROS*

Cuadro 1. Rasgos de las raíces relacionados con los cambios ambientales. ....	10
Cuadro 2 Longitud de raíces finas ( $\text{cm cm}^{-3}$ ) de seis especies arbóreas en dos profundidades de suelo en Rivas, Nicaragua.....	41
Cuadro 3 Densidad de raíces finas ( $\text{g cm}^{-3}$ ) de seis especies arbóreas en dos profundidades de suelo en SSP de Rivas, Nicaragua. ....	43
Cuadro 4 Lista de especies herbáceas asociadas a las seis especies arbóreas en SSP de Rivas, Nicaragua.....	63
Cuadro 5 Rasgos funcionales de especies arbóreas en SSP de Rivas, Nicaragua Fuente: Olivero (2011) y Bucheli (2012) .....	69
Cuadro 6 Correlaciones Pearson en época de lluvia entre rasgos aéreos y radiculares de seis especies arbóreas en SSP en Rivas, Nicaragua.....	72
Cuadro 7 Correlación de Pearson en época seca para rasgos aéreos y radiculares de seis especies arbóreas en SSP de Rivas, Nicaragua.....	75

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 Estrategias de respuesta a la sequía, Fuente: Valladares <i>et al.</i> (2004).....	6
Figura 2 Localización Belén en Rivas, Nicaragua; Fuente: FunciTree (2012) .....	28
Figura 3 Puntos de muestreo para contenido de humedad del suelo.....	29
Figura 4 Extracción de muestras de densidad aparente (BD).....	30
Figura 5 Barreno usado para toma de muestras.....	31
Figura 6 Sitios de toma de muestras para raíces finas bajo la copa de los árboles.....	31
Figura 7 Marco cuadrado para composición botánica de especies herbáceas .....	34
Figura 8 Diseño estadístico en parcelas divididas .....	35
Figura 9 Contenido de humedad (% MC) de seis especies arbóreas en SSP por época climática en dos profundidades de suelo analizado en el año 2011 en Rivas, Nicaragua. ....	37
Figura 10 Análisis de correspondencia de la composición botánica bajo la copa de seis especies arbóreas (puntos rojos) en SSP tomado en la época lluviosa del año 2011 en Rivas, Nicaragua.....	38
Figura 11 Longitud de raíces finas ( $\text{cm cm}^3$ ) por época climática de seis especies arbóreas en SSP de Rivas, Nicaragua .....	39
Figura 12 Longitud de raíces finas ( $\text{cm cm}^{-3}$ ) de seis especies arbóreas por unidad de volumen de suelo de acuerdo a la posición bajo la copa en SSP de Rivas, Nicaragua. ....	40
Figura 13 Densidad de raíces finas (RBD, $\text{g cm}^{-3}$ ) de seis especies arbóreas de acuerdo a la posición bajo la copa (25, 50, 75 y 100%) en SSP de Rivas, Nicaragua.....	42
Figura 14 Longitud específica radicular (SRL $\text{cm mg}$ ) de seis especies arbóreas de acuerdo a la época climática y la profundidad de suelo en SSP de Rivas, Nicaragua. ....	44
Figura 15 Longitud específica radicular (SRL, $\text{cm mg}$ ) de seis especies arbóreas de acuerdo a la época climática y la posición bajo la copa en SSP de Rivas, Nicaragua. ....	45
Figura 16 Agrupación por tipos funcionales de plantas de las especies arbóreas estudiadas (TFP1: <i>Tabebuia</i> , <i>Enterolobium</i> y <i>Crescentia</i> ; TFP2: <i>Coccoloba</i> ; y TFP3: <i>Guazuma</i> y <i>Albizia</i> ) de acuerdo a los rasgos de raíces finas época de lluvia en SSP de Rivas, Nicaragua, producto del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia Euclídea) (n=6). ....	46
Figura 17 Biplot resultado del análisis de componentes principales con las relaciones entre los tipos funcionales de plantas y rasgos de raíces finas época de lluvia en SSP de Rivas, Nicaragua.....	47

Figura 18 Agrupación por tipos funcionales de plantas especies arbóreas (TFP1: <i>Enterolobium</i> , <i>Guazuma</i> y <i>Albizia</i> ; TFP2: <i>Coccoloba</i> ; TFP3: <i>Crescentia</i> y TFP4: <i>Tabebuia</i> ) de acuerdo a los rasgos de raíces finas época seca en SSP de Rivas, Nicaragua, producto del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia Euclídea) (n=6). ....	48
Figura 19 Biplot resultado del análisis de componentes principales con las relaciones entre los tipos funcionales y rasgos de raíces finas época seca en SSP de Rivas, Nicaragua .....	48
Figura 20 Correlación Pearson entre diámetro de raíces finas (Diam) y área específica foliar (SLA) de especies arbóreas en SSP de Rivas, Nicaragua. ....	71
Figura 21 Correlación Pearson en época de lluvia entre longitud de raíces finas y área específica foliar (SLA) de especies arbóreas en SSP de Rivas, Nicaragua.....	73
Figura 22 Correlación Pearson entre densidad radicular (RBD) y fenología de hoja (PH), densidad de copa (CD), en época seca para especies en SSP.....	74
Figura 23 Correlación de Pearson entre longitud específica foliar (SLR) y densidad de copa (CD) en época seca para especies en SSP .....	74
Figura 24 Componentes principales por rasgos radiculares y aéreos en época de lluvia de TFP en SSP de Rivas, Nicaragua, 2011. ....	76
Figura 25 Componentes principales por rasgos aéreos y radiculares en época seca de TFP en SSP de Rivas, Nicaragua .....	77

## ***LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS***

ACC: Análisis de Correspondencia Canónica

ACP: Análisis de Componentes Principales

BD: Densidad Aparente de Suelo

Diam: Diámetro

CATIE: Centro Agronómico de Tropical de Investigación y Enseñanza

CD: Densidad de Copa

cm: Centímetros

cm<sup>3</sup>: Centímetro Cúbico

CH: Altura de copa

CAZALAC: Centro del Agua para las Zonas Áridas de América Latina y el Caribe

DM: Densidad de masa

EIAG: Escuela Internacional de Agricultura y Ganadería

FAO: Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura

FunciTree: Diversidad funcional: Un marco ecológico para sistemas de agro-forestería de paisajes áridos y semiáridos sostenibles y adaptables. Proyecto financiado por el 7 Programa Marco, KBBE, Comunidad Europea.

g: Gramos

g cm<sup>3</sup>: Gramos por Centímetro Cúbico

g m<sup>3</sup>: Gramos por Metro Cúbico

IICA: Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura

INETER: Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales

INIDE: Instituto Nacional de Información de Desarrollo de Nicaragua

INIFOM: Instituto Nicaragüense de Fomento Municipal

LDMC: Contenido de Materia Seca en la Hoja

Lenporvol: Longitud Volumétrica

Long: Longitud

LRWC: Contenido Relativo de Agua en la Hoja

MC: Contenido de Humedad

mg: Miligramos

mg cm<sup>-3</sup>: Miligramos por Centímetro Cúbico

mg m<sup>3</sup>: Miligramos por Metro Cúbico

mm: Milímetros

PIB: Producto Interno Bruto

PH: Fenología de la Hoja

pH: Potencial de Hidrogeno

ProjArea: Proyección de Área

RBD: Densidad de Biomasa Radicular

RootVolume: Volumen de Raíces

SAFs: Sistemas Agroforestales

SE: servicio ecosistémico

SILPAS: Los Árboles como motores del funcionamiento del sistemas silvopastoril en el Neotrópico. Proyecto financiado por el Consejo de Investigaciones de Noruega (RCN), Programa Miljø 2015.

SLA: Área Especifica Foliar

SRL: Longitud Especifica Radicular

SSP: Sistemas Silvopastoriles

Surf Área: Superficie de Área

TDMC: Contenido de Materia Seca en la Rama

TFP: Tipo Funcional de Planta

TRWC: Contenido Relativo de Agua en la Rama

V: Volumen

WAFLA: Water Resource Management by the Implementation of Improved Agro-Forestry Concepts in Arid and Semi-Arid Areas in Latin America

## ***1. Introducción General***

Nicaragua, ocupa el tercer lugar en Centro América según el índice de riesgo climático (Ramírez *et al.* 2010). Se considera que la temperatura aumentará entre 6% y 18% hacia el año 2100, mientras que la precipitación se reducirá entre 24% y 48% (Ramírez *et al.* 2010). Según Billi *et al.* (2009) los cambios en las variables climáticas (precipitación y temperatura), han causado pérdidas representadas en la disminución de la biodiversidad y el aumento de la pobreza debido a que estropean las reservas naturales y los medios de producción. Esto ha derivado impactos económicos que muestran un escenario poco alentador (IICA 2009), especialmente sobre las formas de vida de los habitantes.

En el caso de las aéreas catalogadas como sub-húmedas y semiáridas del Pacífico sur Nicaragüense, la actividad económica predominante es la agricultura y la ganadería extensiva. Las comarcas rurales del municipio de Belén (Departamento de Rivas) en donde se desarrolló este estudio, se encuentran en esta región. Tiene una población total de 17.643 habitantes. En el sector ganadero mantienen por lo menos 12.500 cabezas de ganado vacuno para la producción de leche y carne (INIDE 2008). Los productores en Belén conservan alguna cobertura de árboles, la mayor parte derivada de la regeneración natural, en forma de pequeños parches de bosque secundario, matorrales, bosques ribereños (Harvey *et al.* 2005). El 80% de los productores mantienen deliberadamente árboles dispersos en sus potreros, de los que obtienen diferentes productos como forraje y frutas para el ganado, sombra, madera y leña (Harvey *et al.* 2011).

Las funciones de los árboles dispersos en potreros silvopastoriles en la región de Rivas, han sido relacionadas con la provisión de servicios ecosistémicos. Por ejemplo, se ha estudiado la capacidad de las especies de atenuar los efectos de la variabilidad climática en la región (alternado períodos secos e inundación) a través de una caracterización de los rasgos de las especies leñosas (Zapata 2010; Mosquera 2010; Chávez 2011; Olivero 2011; Miranda 2012). Varias características fisiológicas y morfológicas de las especies arbóreas les permiten desarrollarse en condiciones edafoclimáticas muy diversas (Chapin 1991). Éstas, están relacionadas en forma compleja con la velocidad de crecimiento, la resistencia



a condiciones adversas y se manifiestan en una diversidad de estrategias que las especies utilizan para interactuar con su entorno (Oliveros-Bastidas *et al.* 2009). Por esta razón, es importante comprender los mecanismos fisiológicos que facilitan la supervivencia de las plantas en condiciones cambiantes (Chapin 1991).

En el presente estudio se estudia la dinámica de las raíces, que constituyen estructuras con gran variabilidad morfológica y funcional (Morales 1997; Schroth 1999; García-Barrios y Ong 2004). La absorción y asimilación de nutrientes y agua están relacionadas con las raíces finas, que se caracterizan por ser una de las estructuras más dinámicas y activas de la planta (Flores 1999; Jensen 1994). Las raíces finas tienen características de crecimiento, mortalidad y función diferentes a las de las raíces leñosas o perennes. Éstas últimas se encargan del soporte mecánico de la planta y proveen la red de conducción de las sustancias asimiladas por las raíces finas (Morales 1997). Así, un mejor entendimiento de las características y rasgos del sistema de raíces finas es importante para la comprensión de la competencia y la dinámica de las especies arbóreas dentro de los sistemas agroforestales ante la actual variabilidad climática (Dhyani y Tripathi 2000).

Este estudio se focaliza sobre las estrategias de las especies arbóreas presentes en los sistemas productivos ganaderos relacionadas con el uso del agua y la interacción raíz-suelo. La finalidad última del estudio es aportar conocimiento e insumos para el diseño de nuevos arreglos silvopastoriles multifuncionales en los que se conjugue los efectos de los rasgos de las especies involucradas con funciones ecosistémicas, específicamente los relacionados con las estrategias de adaptación a la estacionalidad climática.

## **1.1 Objetivos del Estudio**

### **1.1.1 Objetivo General**

Evaluar el efecto de los rasgos del sistema radicular (densidad y longitud de raíces finas activas) de especies arbóreas presentes en sistemas silvopastoriles, implementados en áreas subhúmedas en relación con el contenido de humedad en el suelo, como un indicador de mecanismos de adaptación a la variabilidad climática.

### **1.1.2 Objetivos Específicos**

- Determinar la relación entre el contenido de humedad y la densidad aparente del suelo de los sitios donde se encuentran las especies arbóreas presentes en sistemas silvopastoriles.
- Indagar el efecto de los rasgos de densidad y longitud de las raíces finas activas de distintas especies arbóreas en relación con el contenido de humedad en el suelo de acuerdo a la estacionalidad climática.
- Relacionar los rasgos de raíces con los rasgos aéreos asociados con el estado hídrico de las plantas: la densidad de la copa, el contenido hídrico foliar, absoluto y relativo.

### **1.2 Hipótesis del Estudio**

- Existen diferencias en los rasgos radiculares de las especies arbóreas en los diferentes estratos del suelo dependiendo de la densidad aparente y la humedad del suelo.
- Hay diferencias en la densidad y longitud de raíces finas entre las especies arbóreas dependiendo de sus estrategias de uso del agua.
- Los rasgos de raíces finas de especies arbóreas se encuentran relacionados con los rasgos aéreos y con los patrones estacionales de la humedad edáfica.

## ***2. Marco Conceptual***

### **2.1 Cambio Climático y Sistemas Silvopastoriles (SSP) en Nicaragua**

La FAO (2004) ha estimado que el 40% del total del territorio centroamericano está constituido por tierras utilizadas para el pastoreo (FAO2006). El paisaje de Rivas, región

del Pacífico Sur de Nicaragua, está constituido por una matriz de potreros o cultivos anuales (Harvey *et al.* 2006). Las proyecciones sobre el cambio climático para Centro América indican un aumento del riesgo a la sequía (IPCC 2007) y una intensificación de sequías e inundaciones (IPCC 2011). Estos cambios comportarán una disminución de la productividad de pastizales (Ospina *et al.* 2012), y alteraciones fisiológicas de las especies vegetales por exceder las temperaturas y deficiencia de agua (Cifuentes 2009). Los sistemas ganaderos de la zona retienen alguna cobertura arbórea dispersa (Harvey *et al.* 2006); que es utilizada por los productores en fincas ganaderas como una práctica tradicional para dar sombra forraje y frutos al ganado. Esta cobertura arbórea contribuye a incrementar la productividad ganadera. Dada la alta variedad de especies arbóreas, las diferentes características morfológicas y fisiológicas se convierten en alternativas de capacidad adaptativa al medio que brinda la naturaleza (Rusch *et al.* 2010; Matesanz *et al.* 2010). Esto va a permitir a los sistemas ganaderos incrementar su resiliencia ante los efectos adversos del cambio climático, lo que puede ayudar a mantener una producción estable (Sanchez 2011; Ibrahim 2011).

## **2.2 Diversidad funcional**

Los sistemas silvopastoriles mantienen una diversidad funcional suficientemente alta para conservar y mantenerse en el tiempo (De Clerk 2011). La diversidad funcional está basada en el reconocimiento de los atributos o rasgos de las especies que contribuyen a su capacidad de proveer servicios y responder a perturbaciones (Naeem 1997; De Clerck 2011). El rasgo se define como un carácter relevante bien definido y propio del organismo con efecto en procesos ecológicos o respuestas a factores ambientales. Normalmente se mide a nivel individual y se utiliza para comparar especies (Violle *et al.* 2007). Un rasgo se considera funcional cuando está fuertemente relacionado con el funcionamiento del organismo o del ecosistema (Mcgill *et al.* 2006). En relación con su medio ambiente, un rasgo puede ser clasificado como un rasgo efecto (rasgo que refleja los efectos de la planta sobre el medio físico, las comunidades o las propiedades del ecosistema) o como un rasgo de respuesta (rasgo que varía en respuesta a cambios en las condiciones ambientales) (Violle *et al.* 2007).

### 2.3 Estrategias de las plantas

Las plantas pueden responder a cambios ambientales modificando su fenología, y los procesos fisiológicos y reproductivos (Matesanz *et al.* 2010). Estas respuestas dan lugar a distintas estrategias que adoptan las plantas para su supervivencia y dominancia. Las estrategias pueden estar asociadas a mecanismos de captura, uso y distribución de recursos, clasificando las especies como adquisitivas o conservativas (Wilson *et al.* 1999; Kohler 2000; Díaz *et al.* 2006; Poorter *et al.* 2006). También, se presentan tres tipos de estrategias de respuesta a la sequía: escape, evasión y tolerante (Figura 1) (Kramer 1980). Según Kühner y Kleyer (2008), tanto especies con estrategia conservativa como las de estrategia adquisitiva pueden coexistir en un mismo sitio, mostrando similitud en la respuesta a los cambios en el ambiente y las perturbaciones. Por ejemplo, una especie que adopte la estrategia conservativa se asocia a rasgos de alta inversión en protección física, acumulando reservas para soportar la época de sequía. En cambio, las especies adquisitivas se asocian a altas tasas de crecimiento que les permite una recuperación acelerada después de la sequía. También, existen evidencias que en las especies perennes puede haber una combinación de estrategias de tipo evasivo y tolerante a la sequía. Los rasgos de las especies arbóreas permiten agrupaciones funcionales en función de la predominancia de ciertos atributos:

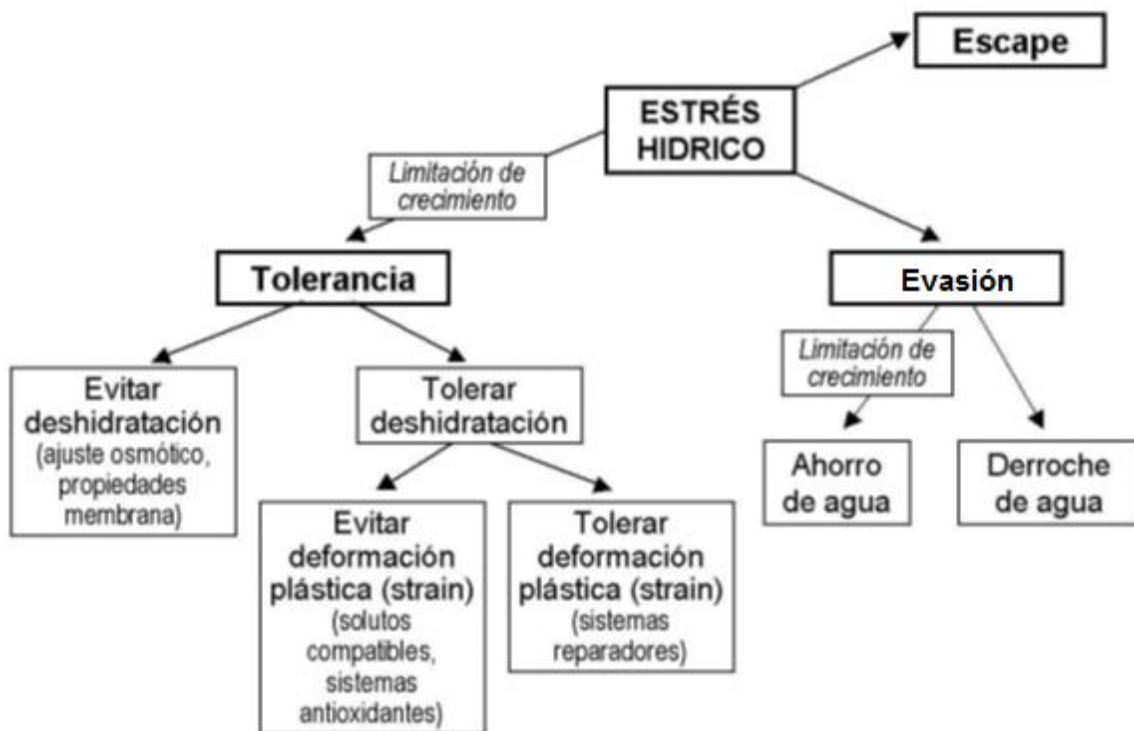
a) Adquisitiva: baja densidad de madera, alta área foliar específica, baja fuerza tensil foliar, bajo contenido de lignina foliar, alto contenido de proteínas, alto contenido de nutrientes en hojas, alta tasa de crecimiento, baja inversión en protección física/química (Díaz *et al.* 2002).

b) Conservativa: alta densidad de madera, baja área foliar específica, alta fuerza tensil foliar, alto contenido de lignina, bajo contenido de proteínas, bajo contenido de nutrientes en hojas, baja tasa de crecimiento, alta inversión en protección física/química (Díaz *et al.* 2002).

c) Escape al estrés o perturbación: cumplen su ciclo reproductivo durante la estación favorable y producen semillas antes de que se agote la provisión de agua en el suelo (Saint-Clair 1981; Fisher y Ludlow 1984).

d) Evasora: implica rasgos que aumentan el acceso al agua y la reducción de la pérdida de agua (Kursar *et al.* 2009). Incluye modificaciones estructurales y fisiológicas, como, entre las primeras está el aumento en la profundidad de las raíces que les permite aprovechar el agua contenida en un volumen mayor de suelo, los movimientos foliares y la reducción de la biomasa foliar (Saint-Clair 1981; Ludlow *et al.* 1985).

e) Tolerancia: implica mecanismos fisiológicos y el mantenimiento de cierto grado de actividad metabólica a bajos potenciales hídricos foliares ya que se mantiene parcialmente la capacidad de absorción de agua (Fisher y Ludlow 1984; Tyree *et al.* 2003; Valladares *et al.* 2004; Kursar *et al.* 2009).



**Figura 1** Estrategias de respuesta a la sequía, Fuente: Valladares *et al.* (2004)

Actualmente, cada vez más especies vegetales son más eficientes en la absorción y asimilación de recursos, debido a la adaptación al medio ambiente (Oliveira *et al.* 2009). En este sentido, las respuestas de las raíces conllevan cambios fisiológicos que contribuyen al aumento de la eficiencia en el uso del agua o diferentes estrategias de uso del agua o tolerancia a la sequía. También incluyen cambios en los patrones de crecimiento y la asignación de la biomasa; hecho que puede ser beneficioso para el rendimiento de plantas

en ambientes estresantes (Hendry *et al.* 2008). El conocimiento de las características de la planta y sus diferencias en rasgos como, por ejemplo, los de las raíces, contribuye a una mejor selección de especies y mezclas de especies en SSP en áreas semiáridas.

## **2.4 Los rasgos funcionales de las raíces relacionados con la humedad**

### **2.4.1 Generalidades de la raíz**

La raíz es el órgano de la planta, generalmente subterráneo, que crece en el suelo con geotropismo positivo (crecimiento a favor de la gravedad) e hidrotropismo positivo (crecimiento hacia las zonas húmedas en busca de agua y nutrientes). Tiene como funciones: a) fijar la planta al suelo, b) absorber del suelo, agua y minerales para conducirlos hasta el tallo y c) almacenar sustancias de reserva (Alba 2010). Las raíces finas se definen por tener un diámetro inferior a 2 mm (Cornelissen *et al.* 2003) y son las estructuras principalmente responsables de la absorción de agua y nutrientes (Baker *et al.* 2001; Gaitán *et al.* 2005).

En los estudios de raíces es importante conocer las zonas de crecimiento y ramificación. Las raíces se ramifican poco si crecen en agua o en suelos de pantano. En cambio, en suelos aireados y secos, son más ramificadas (Gonzales 2008; Garden 2009). Las plantas de zonas desérticas y especialmente en estados de desecación del suelo presentan raíces cercanas a la superficie para aprovechar la humedad producida por el rocío y las escasas precipitaciones (Garden 2009). Muchos árboles tienen un sistema radical dividido que les permite aprovechar mejor la provisión de agua: raíces horizontales, superficiales para absorber el agua lluvia y raíces verticales profundas para alcanzar el agua de las capas internas del suelo, cuando el suelo superficial se seca (Gonzales 2008).

### **2.4.2. Factores en la producción de raíces finas**

La producción de raíces finas de las especies arbóreas ha sido poco estudiada, por la dificultad y lo costoso de la extracción de los sistemas radicales completos. Las investigaciones realizadas señalan que existe una gran variabilidad en la producción de

raíces finas y gruesas en respuesta al estrés, según sea el tipo de clima donde se desarrollan, la especie, estado de desarrollo y edad de los individuos. Hay varios factores tanto bióticos como abióticos que influyen en la densidad de raíces (Cairns *et al.* 1997). Los bióticos se relacionan con la especie (composición genética) y edad del árbol, mientras que los abióticos se relacionan principalmente con la disminución de la humedad del suelo, y las características físicas y químicas del suelo (Pritchett 1986; Morales 1997; Hinsinger 1998; Fujita *et al.* 1999; Dhyani *et al.* 2000; Schlatter 2003; Jiménez y Arias 2004; Gaitán *et al.* 2005; Andrade 2007).

Las características genéticas de la especie influyen en la forma y distribución del sistema radical, ya que pueden determinar que una especie presente raíces axonomorfas (ej. Clase Magnoliopsida, género *Pinus*) o fasciculadas (ej. Clase Liliopsida género *Panicum*). Algunas especies presenten raíces profundas que pueden acceder a niveles freáticos igualmente profundos y otras raíces superficiales que aprovechan el agua en los horizontes superficiales del suelo (Pritchett 1986). La información contenida en los cromosomas de las plantas controlan los patrones arquitectónicos y el crecimiento de las raíces dentro del suelo y las estrategias a ser empleadas frente a diferentes situaciones. Sin embargo, los individuos de una misma especie, con un pool genético similar pueden reaccionar de manera diferente de acuerdo a las condiciones físicas y químicas del suelo.

Varios factores del suelo son determinantes para explicar las diferencias en productividad radical (Massmann 2000). Por ejemplo, los factores que pueden tener un impacto significativo son la densidad aparente del suelo, la resistencia a la penetración, la humedad, la porosidad, la cantidad y localización de nutrientes o de sustancias tóxicas (Morales 1997). Una densidad alta del suelo conlleva una menor porosidad y una dificultad en la penetración de las raíces por resistencia mecánica que puede impedir el crecimiento de la raíz y la planta (Bennie 1996), en cambio una porosidad alta facilita el crecimiento radicular. La localización de nutrientes orienta la producción, dirigiéndola a las zonas del suelo donde los contenidos de nutrientes estén en cantidades favorables y en formas disponibles (Massmann 2000; Alvarado y Forsythe 2005). Naumburg *et al.* (2005) señalan que a medida que aumenta la humedad del suelo aumenta la producción de raíces finas. Por otro lado Litton *et al.* (2003) mencionan que la proporción de la biomasa de raíces es mayor

con respecto a la biomasa aérea cuando existen restricciones de humedad y nutrientes. Estas variaciones específicas de aumento o disminución de la producción son mayormente dirigidas por la interacción entre la composición genética de la especie o del individuo y el medio ambiente. La asignación diferencial de masa a las raíces o el aumento de longitud de la raíz, maximiza la adquisición de agua en virtud de las condiciones de sequía (Sultan y Bazzaz 1993; Reader *et al.* 1993; Sultan *et al.* 2009).

### **2.4.3. Raíces finas y agua**

El agua, es el componente más abundante de las células de plantas vivas, constituye entre el 80 y el 95% de la masa de los tejidos en crecimiento (Taiz y Zeiger 1991). La capacidad de las plantas para satisfacer su propia demanda depende de la humedad disponible en el suelo, las características de las raíces y la regulación biofísica del flujo de agua (Ozier-Lafontaine *et al.* 1998). La distribución espacial de la raíz es gobernada por los recursos como el agua y los nutrientes (Schenk 2008, Schenk y Jackson 2002). Algunos árboles utilizan aguas subterráneas, lo cual los hace capaces de soportar la sequía (Bijoor *et al.* 2012). Algunas especies de árboles en ambientes de escasez de agua, muestran respuestas de tolerancia a la sequía, como por ejemplo, sistemas radiculares dimórficos. Estos sistemas radiculares comparten la existencia de raíces profundas, que tienen acceso a aguas subterráneas y que promueven el crecimiento radial; y raíces con una distribución lateral para acceder a la humedad superficial y a los nutrientes (Squeo *et al.* 1999; Giordano *et al.* 2011). La humedad superficial puede incrementar también la absorción de nutrientes por parte de la planta ya que la difusión de nutrientes aumenta al aumentar la humedad del suelo (Prieto 2011). Estos árboles también producen mayor biomasa radical que en la presencia de precipitaciones (Sharifi *et al.* 1982).

Burgess *et al.* (1998) sugieren que las raíces finas constituyen un ascensor hidráulico en un suelo seco e indican que permite el uso de agua de las capas más profundas del suelo y la maximización de la adquisición de agua durante condiciones de sequía. En consecuencia, el proceso de elevación hidráulica en los árboles podría tener importantes beneficios para los sistemas agroforestales, entre ellos los silvopastoriles; sobre todo en las zonas áridas y semiáridas (Andrade 2007).



La inundación de suelo desplaza el oxígeno hacia la atmósfera y puede dificultar la respiración radicular alterando el metabolismo de la planta. La tolerancia a las inundaciones varía ampliamente entre especies de plantas, cultivares y ecotipos y se asocia con adaptaciones tanto morfológicas como fisiológicas (Kozłowski 1984). Las raíces que se encuentran sometidas a ciclos de inundación pasan por un período de crecimiento de la biomasa de raíz y tallo. La mayoría de las plantas pueden responder a cambios en la disponibilidad de recursos por el cambio de la asignación de los hidratos de carbono a las raíces o la parte aérea. Megonigal y Dia (1992) mencionan que adaptaciones dadas en el período de inundación para *Cypressus sp*, son la asignación de carbono a las raíces. Por su parte Gravatt y Kirby (1998) indican que el mantenimiento de bajas concentraciones de almidón en hojas, y las altas concentraciones de pre-tejido de almidón en la raíz son características importantes que permiten la tolerancia a las inundaciones de las especies *Fraxinus pennsylvanica* y *Quercus nigra* para sobrevivir en suelos inundados.

#### 2.4.4. Rasgos de Raíces Finas

Los rasgos funcionales de las plantas están determinados por las respuestas de las plantas a los cambios ambientales y los rasgos relacionados con la disponibilidad del agua y los nutrientes (Cornelissen *et al.* 2003). Los tipos funcionales de plantas se pueden clasificar de acuerdo a las características o rasgos de las raíces. En el Cuadro 1 se muestran los rasgos radicales que se pueden medir de acuerdo a la respuesta de las plantas a cambios ambientales.

**Cuadro 1.** Rasgos de las raíces relacionados con los cambios ambientales.

		Efecto							
Rasgos de Raíces Finas		Respuesta ante el clima	Respuesta de CO2	Respuesta a los recursos del suelo	Respuesta a las perturbaciones	Fuerza competitiva	Defensa / protección	Efectos sobre los ciclos biogeoquímicos	Efectos sobre el régimen de perturbaciones
	Longitud específica	*	¿	*		*	*		¿
	Diámetro	*	¿	*					
	Distribución de profundidad	*	*	*	*	*		*	*

Fuente: Cornelissen *et al.* (2003)

#### **2.4.4.1 Densidad de raíces finas**

La densidad de la biomasa de raíces finas (RBD) expresa la cantidad de biomasa (gramos de materia seca) por en una unidad de área determinada ( $\text{g}/\text{m}^2$ ) (Jiménez y Arias 2004). También se puede expresar en volumen ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) como la relación entre la densidad de masa (DM) /y el Volumen (V). Se considera que la densidad de raíces finas refleja la capacidad potencial de absorción de la planta (Makita *et al.* 2011) mientras que la intensidad de ramificación de las raíces gobierna la exploración del suelo y puede influir en la adquisición de recursos (Fitter 1991). El efecto del enraizamiento sobre los sistemas radiculares aumenta la captura de agua y nutrientes, por depender de una gran biomasa para adquirir tolerancia a la sequía (Markesteyn y Poorter 2009).

Existen varias metodologías para el cálculo de la densidad de raíces finas y la medición de las variables que la componen. Las raíces de especies leñosas se estudian principalmente mediante métodos de escavado del suelo. Las raíces finas se estudian principalmente mediante la toma de muestras del suelo con barrenos y con monolitos o también mediante observaciones con rizotrones u otros equipos más especializados. En estos casos, se puede obtener resultados con elevado rigor científico (Morales 1997; Cornelissen 2003).

#### **2.4.4.2 Longitud de raíces**

La capacidad de las plantas para absorber agua y sales minerales del suelo está estrechamente relacionada con la longitud de las raíces. En este sentido, el método más comúnmente utilizado se basa en la determinación de la longitud total de raíces en un volumen dado de suelo (Pire 1985). La longitud específica de la raíz (SRL) es el cociente entre la longitud de la raíz y su masa, generalmente se expresa como  $\text{cm mg}^{-1}$  (Fitter 1996). La SRL es considerada como el análogo subterráneo del área foliar específica (SLA), en el que se describe la capacidad de captura o tejido de absorción implementado por unidad de masa invertido (Cornelissen *et al.* 2003). Los rasgos de densidad y longitud de raíces han sido directamente relacionadas con la obtención de agua y nutrientes del suelo, debido a que logran expresar de una manera sencilla la cantidad de raíces encargadas de la obtención de recursos en los sitios estudiados (Morales 1997; Jackson 1997; Hertel *et al.* 2003).

## **2.5 Elementos que influyen sobre los rasgos de las raíces**

La rizósfera es el espacio del suelo donde ocurre la expansión de las raíces durante su crecimiento, adquisición de agua y/o nutrientes, exudación, y crecimiento microbiano (Uren 2000). Es el volumen de suelo que está influido por la actividad propia del sistema radicular de la planta (Oliveros-Bastidas 2009). La rizósfera se localiza desde la superficie de la raíz hasta una cierta distancia de ésta, siendo la zona del suelo que más afecta los efectos producidos por los compuestos liberados por la raíz. La distancia no es absoluta, sino que depende de las propiedades del suelo, el tamaño de partícula, contenido de agua y la capacidad reguladora del pH (Junk 2002).

### **2.5.1 Densidad aparente de suelo (BD)**

La (BD), refleja la masa de una unidad de volumen de suelo seco y no perturbado, el volumen de partículas más el espacio entre ellas ( $\rho_a = m_s/V_t$ );  $\rho_a$  es la porosidad total del suelo y por ende, se utiliza en estudios de relación suelo-agua y como índice de la penetrabilidad del suelo por las raíces (Alvarado y Forsythe 2005). Se presenta como un índice; cuando un valor es bajo indica una mayor porosidad, aireación y permeabilidad del suelo, esto permite un mejor crecimiento y desarrollo de raíces y mejora la producción de los agroecosistemas (Sifuentes 2009).

La densidad aparente del suelo permite: calcular la porosidad, determinar la masa de un horizonte y convertir contenidos de agua, por ende se usa en estudios de relación suelo-agua. También es utilizada como índice de la penetrabilidad del suelo por las raíces. Así, Alvarado y Forsythe (2005) mencionan que, dependiendo del suelo, el valor crítico de penetrabilidad para diferentes cultivos varía entre 1,47 y 1,90  $\rho_a$ , valores que a su vez están en función del tipo de suelo, básicamente de su densidad de partículas y mineralogía.

En el caso de suelos vertisoles, predominantes en Rivas (Buurman y Hoosbeek 2009); los valores de BD están determinados en gran parte por la presencia de montmorillonita ( $\rho_p = 2,5 \text{ Mg m}^{-3}$ ). Este tipo de arcilla, dependen del ciclo húmedo o seco en que se tomen las muestras (lo que afecta el grado de contracción o de expansión de la masa del suelo), así como del tamaño de la muestra (lo que permite o no incluir cierto

número de grietas). En el estudio de Alvarado y Forsythe (2005), realizado en suelos vertisoles de Costa Rica y basados en muestras pequeñas, los valores de BD oscilaron entre 0,92-2,00 Mg m<sup>-3</sup>. Así también, Sifuentes (2009) encontró valores de 0,78, 0,87 y 0,99 g cm<sup>-3</sup> en pasturas de *Brachiaria* con tres grados crecientes de degradación del suelo en la zona sur de Costa Rica.

### **2.5.2 Contenido de humedad en el suelo**

El suelo constituye la principal reserva de agua para las plantas, la cual es requerida, en pequeñas cantidades, para el metabolismo y transporte de los nutrimentos y, en grandes cantidades, en el proceso fisiológico de la transpiración (Martínez *et al.* 2011) Los rasgos estructurales y funcionales de la planta están relacionados con el balance de agua. Este balance pueden determinar el rendimiento de las plantas y la supervivencia de los ecosistemas que se caracterizan por la limitación de agua o altos niveles de variabilidad (Maraschin 2001; Shaxson y Barber 2005; Von Arx *et al.* 2012). Existen varios mecanismos por los cuales una planta puede adaptarse de forma dinámica a los cambios temporales en la disponibilidad de humedad en el suelo. Por ejemplo, en estados de alta disponibilidad de agua en el suelo, la planta extrae agua con gran facilidad, la cuál es transportada desde la raíz al tallo (Fay *et al.* 2003). A medida que el suelo se seca, las fuerzas de retención aumentan y la planta debe realizar un esfuerzo osmótico para abastecerse de agua. En estados de estrés hídrico, la planta realiza un almacenamiento de carbohidratos no estructurales, tales como almidón, estas reservas pueden mitigar en parte los riesgos al estrés (Von Arx *et al.* 2012).

Los árboles pueden contribuir a mantener la humedad en el suelo (Vita *et al.* 2011). Por ejemplo, en áreas áridas y semiáridas las raíces de árboles y arbustos ejercen un ascenso hidráulico mediante el transporte de agua desde estratos profundos y húmedos a los estratos superficiales y secos del suelo (Gutiérrez y Squeo 2004). Los sistemas radiculares también producen aumentos en el potencial hídrico del suelo debido al flujo nocturno de agua desde las raíces. Se dan disminuciones diurnas del potencial hídrico del suelo que está asociado a la absorción y transpiración (Gutiérrez y Squeo 2004).

La humedad del suelo es la relación expresada en porcentaje entre el peso del agua existente en una determinada masa o volumen de suelo y el peso de las partículas sólidas

(peso del agua/peso del suelo seco multiplicado por 100). El contenido de humedad en el suelo puede variar ampliamente en función del tiempo y depende de varios factores, uno de los cuales es, sin duda, la cantidad de lluvia en un área; mientras que el peso seco es constante a través del tiempo (Universidad Católica de Valparaíso 2011).

### **2.5.3 Composición botánica de pasturas en aéreas subhúmedas**

El principal recurso forrajero para la ganadería en áreas subhúmedas del trópico es la pastura natural. En este sentido, la composición florística de la pastura es la proporción en que las especies están presentes en un momento determinado (Mendoza y Lascano 2004). Entre los factores que mejoran la productividad de especies herbáceas bajo la copa de los árboles están: la mejora de la fertilidad y la estructura de los suelos, mejora de las relaciones de agua en las plantas bajo sombra y de la competencia entre árboles y plantas herbáceas por la humedad del suelo y los nutrientes (Belsky 1994). Otro factor influyente son las raíces de los árboles que generan macroporos (Archer *et al.* 2002) por los que el agua circula a mayor velocidad, favoreciendo a las especies herbáceas acompañantes y al mismo árbol.

#### **2.5.3.1 Las raíces arbóreas y de pasturas**

Compartir el agua entre las especies arbóreas y herbáceas es el resultado de la exploración de los sistemas de raíces; así como interacciones entre las condiciones ambientales y el crecimiento de las plantas (Andrade 2007). Así, puede existir una complementariedad entre la especie arbórea y las especies herbáceas en torno al uso del agua. Mientras los arbustos leñosos y especies arbóreas con raíces profundas presentan baja habilidad para utilizar aguadas de las capas superficiales del suelo, muchas especies herbáceas pueden usar esta fuente de humedad para su crecimiento y reproducción (Ehleringer *et al.* 1991). En base al hábito de los sistemas radiculares (superficial, dimórfico o profundo) y en la capacidad de utilizar distintas fuentes de agua (superficial y/o profundo; Squeo *et al.* 1999), resulta interesante contemplar las interacciones relacionadas con las fluctuaciones del medio ambiente, debido a que cada especie puede responder de manera diferente a estas fluctuaciones (Loreau 2001; Deregibus *et al.* 2001). Esto puede significar que raíces de diferentes profundidades poseen diferentes propósitos funcionales, por ejemplo, las raíces

profundas podrían ser primariamente para la absorción de agua mientras que las raíces superficiales servirían para la absorción de nutrientes (Squeo *et al.* 1999).

Aunque las plantas compiten por el agua, la presencia de especies de raíces profundas puede aumentar la productividad de los ecosistemas mediante la captación de agua en las capas profundas y las especies con raíces relativamente poco profundas, tales como pastos o malezas, encuentran disponible el agua en capas superficiales (Jackson *et al.* 1997). Los sistemas con pastos en las regiones semiáridas suelen utilizar menos de la mitad del agua lluvia, el resto se pierde del sistema por evaporación en el suelo, la escorrentía y el drenaje (Huda y Ong 1989). El potencial que tienen los SSP para contribuir en la provisión de los servicios hidrológicos (cantidad y calidad) es muy significativo, aun cuando es el servicio ambiental menos estudiado. Se determinó que conforme incrementa la cobertura arbórea en los diferentes usos de la tierra, disminuye la escorrentía superficial y aumenta la infiltración (Ríos *et al.* 2006).

## 2.6 Bibliografía

- Alba, M. 2010. La Raiz homepage (en línea). Turrialba, CR. Consultado 20 mayo 2010. Disponible en:  
<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.1968.tb05490.x/pdf>
- Alvarado, A; Forsythe, W. 2005. Variación de la densidad aparente en órdenes de suelos de Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 29(1):85-94.
- Andrade, HJ. 2007. Growth and inter-specific interactions in young silvopastoral systems with native timber trees in the dry tropics of Costa Rica. Ph.D. Thesis. CATIE, Turrialba, CR, University Of Wales (UWB), Bangor, Gwynedd, United Kingdom. 250 p.
- Archer, NA; Quinton, JN; Hess, TM. 2002. Below-ground relationships of soil texture, roots and hydraulic conductivity in two-phase mosaic vegetation in Southeast Spain. *J. Arid Environ.* 52(4):535-553.
- Baker, TT.; Conner, WH.; Lockaby, BG.; Stanturf, JA.; Burke, MK. 2001. Fine root productivity and dynamics on a forested floodplain in South Carolina. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 65:545-556.
- Belsky, AJ. 1994. Influences of trees on savanna productivity: Tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75(4):922-932.

- Benni, A. 1996. Growth and mechanical impedance. In Waisel, Y; Eshel, A; Kafkafi, U. (eds). *Plant Roots the Hidden Half* (second edition). New York – Hong Kong, pp 453-470.
- Bijoor, N; McCarthy, H; Zhang, D; Pataki, D. 2012. Water sources of urban trees in the Los Angeles metropolitan area. *Urban Ecosystems* 15(1):195-214. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s11252-011-0196-1>
- Burgess, S; Adams, M; Turner, N; Ong, C. 1998. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* 115(3):306-311. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s004420050521>
- Buurman, P; Hoosbeek, M. 2009. Soils of the Rivas area. Report of a field visit 9-21 November. WUR, The Netherlands, 8 p.
- Cairns, M; Brown, S; Helmer, E; Baumgardner, G. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111(1):1-11. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s004420050201>
- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, D; Reich, P; Steege, Ht; Morgan, H; Heijden, M; Pausas, J; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51(4):335-380.
- Chapin, F. 1991. Integrated responses of plants to stress. A centralized system of physiological responses. *BioScience* 41:29-36.
- Cifuentes, M. 2009. ABC del cambio climático en Mesoamerica. CATIE Grupo de Cambio Climático. 57 p.
- Chávez, W. 2011. Diversidad funcional y capacidad de amortiguamiento de los bosques ribereños de la sub cuenca Gil González, Departamento Rivas, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad. Turrialba, CR, CATIE. 141 p.
- De Clerck, F. 2011. Biodiversidad funcional en sistemas agroforestales, Conferencias Magistrales. *Revista Agroforesteria Neotropical* 1(1):52-53 Consultado 2 oct. 2011. Disponible en: <http://revistas.ut.edu.co/index.php/neotropical/article/view/565>
- Deregibus, VA; Jacobo, E; Ansin, OE. 2001. Grassland use and plant diversity in grazed ecosystems. (en línea). Consultado 5 Jul. 2009. Disponible en: [http://www.internationalgrasslands.org/publications/pdfs/tema23\\_1.pdf](http://www.internationalgrasslands.org/publications/pdfs/tema23_1.pdf)
- Dhyani, S; Tripathi, R. 2000. Biomass and production of fine and coarse roots of trees under agricultural practices in north-east India. *Agroforestry Systems* 50:107-121.
- Díaz, S; Gurvich, D; Pérez, N; Cabido, M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37:135-140.

- Díaz, S; Fargione, J; Chapin, F. III; Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol* 4(8):277-289.
- Ehleringer JR; Phillips, SL; Schuste, WF; Sandquist, DR. 1991. Differential utilization of summer rains by desert plants: implications for competition and climate change. *Oecologia* 88: 430-434.
- Emerman, SH; Dawson, TE. 1996. Hydraulic lift and its influence on the water content of the rhizosphere: an example from sugar maple, *Acer saccharum*. *Oecologia* 108:273-278.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2006. *FAO Statistical*. (en línea). Consultado 3 sept. 2011. Disponible en: <http://faostat.fao.org/site/418/default.aspx>.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2004. *Anuario estadístico de la FAO*. Roma IT. (en línea). Consultado 2 oct. 2011. Disponible en: <http://faostat.fao.org/site/418/default.aspx>.
- Fay PA; Carlisle JD; Knapp AK; Blair JM; Collins SL. 2003. Productivity responses to altered rainfall patterns in a C-4-dominated grassland. *Oecologia* 137:245– 251.
- Fisher, M; Ludlow, M. 1984. Adaptation to water deficits in *Stylosanthes*. In: Estace, H. M. y Edye, L. A. (eds). *The biology and agronomy of Stylosanthes*. Academic Press. Sydney, Australia. pp 163-179.
- Fitter, AH. 1996. Characteristics and functions of roots systems. In Waisel, Y; Eshel, A; Kafkafi, U. (eds). *Plant roots the hidden half* (second edition). New York – Hong Kong. pp 1-20.
- Fitter, AH; Stickland, T. 1991. Architectural analysis of plant root systems 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytologist* 118(3):383-389.
- Flores, E. 1999. *La planta, estructura y función*. Cartago, CR. 884 p.
- Fujita, N; Yanagisawa, N. 1999. Different distribution patterns of woody species on a slope in relation to vertical root distribution and dynamics of soil moisture profiles. *Ecological Research*. 14:165-177.
- Gaitán, JJ; Penón, EA; Costa, MC. 2005. Distribución de raíces finas de *Eucalyptus globulus* ssp. *maidenii* y su relación con algunas propiedades del suelo. *Ciência Florestal, Santa Maria* 15(1):33-41.
- García-Barrios, L; Ong, C. 2004. Ecological interactions, management lessons and design tools in tropical agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 61:21-236.



- Garden, C. 2009. La planta, sus partes y funciones de las raíces. Revista digital de plantas y flores. (en línea). Consultado 20 nov 2010. Disponible en: <http://carolinagarden.wordpress.com/2009/06/29/la-planta-sus-partes-y-funciones/>
- Giordano, C; Guevara, A; Boccalandro, H; Sartor, C; Villagra, P. 2011. Water status, drought responses, and growth of *Prosopis flexuosa* trees with different access to the water table in a warm South American desert. *Plant Ecology* 212(7):1123-1134. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-010-9892-9>
- Gonzales, A. 2008. Botánica Morfológica de Plantas Vasculares -Facultad de Ciencias Agrarias Universidad Nacional del Nordeste. homepage (en línea). Corrientes, AR. Consultado 25 nov 2010. Disponible en: <http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema1/1-7raiz.htm>.
- Gutiérrez, J; Squeo, F. 2004. Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas* 13(1):36-45.
- Gravatt, DA; Kirby, CJ. 1998. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiology* 18(6):411-417. Disponible en <http://treephys.oxfordjournals.org/content/18/6/411.abstract>
- Harvey, C; Villanueva, C; Esquivel, H; Gómez, R; Ibrahim, M; Lopez, M; Martinez, J; Muñoz, D; Restrepo, C; Saénz, J; Villacís, J; Sinclair, F. 2011. Conservation value of dispersed tree cover threatened by pasture management. *Forest Ecology and Management* 261(10):1664-1674. Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112710006638>
- Harvey, C; Medina, A; Sanchez, D; Vilchez, S; Hernandez, B; Saenz, J; Maes, J; Casanoves, F; Sinclair, F. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications* 16(5):1986-1999.
- Harvey, C; Alpizar F; Chacon M; Madrigal, R. 2005. Assessing linkages between agriculture and biodiversity in Central America: Historical overview and future perspectives. The Nature Conservancy, San Jose, CR. 161 p.
- Hendry, A; Farrugia, T; Kinnison, M. 2008. Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. *Mol. Ecol.* 17:20-29.
- Hertel, D; Leuschner, C; Hölscher, D. 2003. Size and structure of fine root systems in oldgrowth and secondary tropical montane forests (Costa Rica). *Biotropica* 35(2):143-153.
- Hinsinger, P. 1998. How do plant roots acquire mineral nutrients? chemical processes involved in the rhizosphere. In Donald, L. ed. 1998. *Advances in Agronomy*. Academic Press. pp. 225-265 Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065211308605064>

- Huda, A; Ong, C. 1989. Crop simulation models and some implications for agroforestry systems. In: Reifsnyder, W.E. and Darnhofer, T. (eds.) Meteorology and agroforestry. Proceedings of ICRAF/WMO/UNEP Workshop on Application of Meteorology to Agroforestry Systems Planning and Management. ICRAF, Nairobi, pp. 115-124.
- Ibrahim, M. 2011. IV Curso Internacional: Incentivos y Mecanismos de Financiamiento para la Adaptación y Mitigación del Cambio Climático en Fincas Ganaderas. Programa de Ganadería y Manejo del Medio Ambiente (GAMMA) Turrialba, CR. Del 26 al 30 de setiembre el CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza).
- IPCC (Informe del Grupo Intergubernamental de Expertos Sobre el Cambio Climático). 2011: IPCC Special Report on Renewable Energy Sources and Climate Change Mitigation. Prepared by Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change [O. Edenhofer, R. Pichs-Madruga, Y. Sokona, K. Seyboth, P. Matschoss, S. Kadner, T. Zwickel, P. Eickemeier, G. Hansen, S. Schlömer, C. von Stechow (eds)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1075 pp. homepage (en línea). Consultado 7 mar. 2011. Disponible en: [http://srren.ipcc-wg3.de/report/IPCC\\_SRREN\\_Full\\_Report.pdf](http://srren.ipcc-wg3.de/report/IPCC_SRREN_Full_Report.pdf)
- IPCC (Informe del Grupo Intergubernamental de Expertos Sobre el Cambio Climático). 2007. Cambio climático 2007: informe de síntesis. Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (directores de la publicación). homepage (en línea). IPCC, Ginebra, CH, 104 págs. Consultado 7 ene. 2011. Disponible en: [http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4\\_syr\\_sp.pdf](http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr_sp.pdf)
- INIDE (Instituto Nacional de Información de Desarrollo). 2008. Belén en cifras. Managua, N. 59 p.
- IICA (Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura). 2009. Informe Anual: La contribución del IICA al desarrollo de la agricultura y las comunidades rurales de Nicaragua disponible en: [http://www.iica.int.ni/Estudios\\_PDF/Informe\\_2009.pdf](http://www.iica.int.ni/Estudios_PDF/Informe_2009.pdf).
- Jackson, R; Mooney, H; Schulze, D. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. Ecology. National Academy of Sciences. 94:7362-7366.
- Jensen, W. 1994. Botánica. 2ª. ed. Distrito, Federal, MX. McGRAW-HILL. 762 p.
- Jiménez, R; Arias, D. 2004. Distribución de la biomasa y densidad de raíces finas en un gradiente sucesional de bosques en la Zona Norte de Costa Rica. Kurú (2):1-23.
- Jungk, AO. Dynamics of nutrient movement at the soil-root-interface. In Waisel, Y; Eshel, A; Kafkafi, U. (eds). Plant roots the hidden half (second edition). New York – Hong Kong. 2002, p 529-556.

- Kohler, P; Ditzer, T; Huth, A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16:591-602.
- Kozlowski, TT. 1984. Plant Responses to flooding of soil. *BioScience* 34(3):162-167.
- Kühner, A; Kleyer, M. 2008. A parsimonious combination of functional traits predicting plant response to disturbance and soil fertility. *Journal of Vegetation Science* 19(5):681-692. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.3170/2008-8-18436>
- Kramer, PJ. 1980. Drought stress and the origin of adaptations. En: Turner, N. and Kramer, P. (eds.) *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Wiley and Sons, New York. p. 7-20.
- 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>
- Litton, C; Ryan, M; Tinker, D; Caballero, D. 2003. Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forests of contrasting tree density. *Canadian Journal of Forest Research* 33(2): 351-363. Disponible en <http://www.ingentaconnect.com/content/nrc/cjfr/2003/00000033/00000002/art00018>
- Loreau, M; Naeem, S; Inchausti, P; Bengtsson, J; Grime, JP; Hector, A; Hooper, U. 6 Huston; Raffaelli, MD; Schmid, B; Tilman, D; Wardle, DA. 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294(5543):804-808.
- 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>
- Maraschin, GE. 2001. Production potential of South American grasslands. In: XIX International Grassland Congress, Brazil, Proceedings, p.5-15.
- Markestijn, L; Poorter, L. 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology* 97(2):311-325. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01466.x>
- Massmann, C. 2000. Características y variabilidad de sitios con plantaciones de *Pinus radiata* D. Don en suelos graníticos y metamórficos de las regiones VII, IX y X. Tesis Ing. Forestal. Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile. 93 p.

- Matesanz, S; Gianoli, E; Valladares, F. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1206(1):35-55. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05704.x>
- Martinez, L; Goyal, M; Crespo, M. 2007. Métodos para medir la humedad del suelo en: Manejo de riego por goteo. Universidad de Puerto Rico – Recinto de Mayagüez. (En línea). Consultado 28 oct. 2011. Disponible en: [http://www.ece.uprm.edu/~m\\_goyal/home.htm](http://www.ece.uprm.edu/~m_goyal/home.htm)
- McGill, B; Enquist, B; Weiher, E; Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21(4):178-185. Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534706000334>
- Megonigal, P; Dia, F. 1992. Effects of flooding on root and shoot production of bald Cypress in large experimental enclosures. *Ecology* 73(4):1182-1193.
- Mendoza, P; Lascano, C. 2004. Mediciones en la pastura en ensayos de pastoreo. En: Evaluación de pasturas con animales: alternativas metodológicas. CIAT. 2004. (en línea). Consultado 28 oct. 2010. Disponible en: [http://www.ciat.cgiar.org/forrajes/pdf/evaluacion\\_pasturas\\_08.pdf](http://www.ciat.cgiar.org/forrajes/pdf/evaluacion_pasturas_08.pdf).
- 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. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. CATIE. 11 p.
- 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. en Agroforestería Tropical. Turrialba, CR, CATIE. 67 p.
- Mosquera, D. 2010. Conocimiento local sobre bienes y servicios de especies arbóreas y arbustivas en sistemas de producción ganadera de Rivas, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. en Agroforestería Tropical. Turrialba, CR, CATIE. 170 p.
- Naeem, S; Li, S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390(6659):507-509
- Naumburg, E; Mata-gonzalez, R; Hunter, R; McLendon, T; Martin, D. 2005. Phreatophytic Vegetation and Groundwater Fluctuations: A Review of Current Research and Application of Ecosystem Response Modeling with an Emphasis on Great Basin Vegetation. *Environmental Management* 35(6):726-740. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s00267-004-0194-7>
- Oliveira, S; Aguiar, E; Oliveira, G; Quinhones, F; Lima, C. 2009. Sistema silvipastoril: Interações entre os componentes. *PUBVET, Londrina*, V. 3, N. 26, Art#630, Jul4.

- 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. en Manejo y Conservación de Bosques Naturales y Biodiversidad. Turrialba, CR, CATIE. 92 p.
- Oliveros-Bastidas, A; MacÃ-Ã-s, F; FernÃ-Ã-ndez, C; MarÃ-Ã-n, D; Molinillo, J. 2009. Exudados de la raiz y su relevancia actual en las interacciones alelopaticas. *QuÃ-Ã-mica Nova* 32:198-213. Disponible en [http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0100-40422009000100035&nrm=iso](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0100-40422009000100035&nrm=iso)
- 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>
- Ozier-Lafontaine F; Lafolie, F; Bruckler, L; Tournebize, R; Mollier, A. 1998 Modeling competition for water in intercrops: theory and comparison with field experiments. *Plant Soil*, 204: 183–201.
- Pire, R. 1985. Densidad longitudinal de raÃ-Ã-ces y extracci3n de humedad en un viÃ-Ã-edo del tocuvo Venezuela. *AgronomÃ-Ã-a Tropical*. 35(1-3): 5-20.
- Poorter, H; Pepin, S; Rijkers, T; Jong, Y; Evans, J; K3rner, C. 2006. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. *Journal of Experimental Botany* 57(2): 355-371.
- Prieto, AI. 2011. Patrones de redistribuci3n hidrÃ-Ã-ulica y su importancia en zonas 3ridas. *Ecosistemas* 20(2):107-111. Disponible en <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=698>
- Pritchett, W. 1986. Suelos forestales: propiedades, conservaci3n y mejoramiento. Limusa, M3xico, 634 p.
- Ram3rez, D; Ordaz, J; Mora, J; Acosta, A; Serna, B. 2010. Nicaragua, efectos del cambio climÃ-Ã-tico sobre la agricultura. LC/MEX/L.964 CEPAL y ECCSSE. M3xico. M3xico, DF, Naciones Unidas 68 p.
- Reader, R; Jalili, A; Grime, J; Spencer, R; Matthews, N. 1993. A comparative-study of plasticity in seedling rooting depth in drying soil. *J. Ecol.* 81: 543–550.
- R3os, N; C3rdenas, A; Andrade, H; Ibrahim, M; Jim3nez, F; Sancho, F; Ram3rez, E; Reyes, B; Woo, A. 2006. EscorrentÃ-Ã-a superficial e infiltraci3n en sistemas ganaderos convencionales y silvopastoriles en el tr3pico subh3medo de Nicaragua y Costa Rica. *AgroforesterÃ-Ã-a en las Am3ricas* 45:66 - 71.
- 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. En -Resúmenes- Congreso Internacional de Agroforestería para la Producción Pecuaria Sostenible (6°: 2010: Panamá, Panamá) Multiplicación de los sistemas agroforestales y silvopastoriles para la adaptación y mitigación del cambio climático en territorios ganaderos. Resúmenes / editado por Muhammad Ibrahim y Enrique Murgueitio. – 1ª ed. – Turrialba, CR, CATIE; CIPAV.
- Saint-Clair, PM. 1981. Guía para Estudiar la Resistencia de las Plantas a la Sequía. Canadá, CIDIpeDd. Turrialba, CR, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE. v. 8, 88.
- Sanchez, D. 2011. Adaptación al cambio climático en sistemas agrosilvopastoriles. InfoCATIE Nicaragua, (en revisión). Septiembre 2011.
- Schenk, HJ. 2008. The shallowest possible water extraction profile: a null model for global root distribution. *Vadose Zone J* 7:1119–1124.
- Schenk, HJ; Jackson, RB. 2002. The global biogeography of roots. *Ecol Monogr* 72(3):311–328
- Schlatter, J; Grez, R; Gerding, V. 2003. Manual para el reconocimiento de suelos. 3ª Ed. Universidad Austral de Chile, Valdivia, CL, 114 p.
- Schroth, G. 1999. A review of belowground interactions in agroforestry, focussing on mechanisms and management options. *Agroforestry Systems* 43: 5-34.
- Sharifi, RM; Nilsen, ET; Rundel, PW. 1982. Biomass and net primary production of *Prosopis glandulosa* (Fabaceae) in the Sonoran desert of California. *Am J Bot* 69:760–767.
- Shaxson, F. Barber, R. 2005. Optimización de la humedad del suelo para la producción vegetal: El significado de la porosidad del suelo. (en línea). Consultado 13 jun. 2012. Disponible en: <ftp://ftp.fao.org/agl/agll/docs/sb79s.pdf>
- Sifuentes, M. 2009. Evaluación del diseño de pequeñas fincas agropecuarias y de la condición de las pasturas mejoradas en la zona sur de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 123 p.
- Squeo, FA; Olivares, N; Olivares, S; Pollastri, A; Aguirre, E; Aravena, R; Jorquera, C; Ehleringer, JR. 1999. grupos funcionales en arbustos desérticos del norte de Chile, definidos sobre la base de las fuentes de agua utilizadas. *Gayana Bot.* 56(1):1-15. Disponible en: [http://146.83.237.36/eng/focus/people\\_focus5/pdf/Squeo\\_et\\_al\\_1999\\_Gayana.pdf](http://146.83.237.36/eng/focus/people_focus5/pdf/Squeo_et_al_1999_Gayana.pdf)
- Sultan, S; Bazzaz, F. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum-persicaria*. 2. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolution* 47: 1032–1049.

- Sultan, S; Barton, K; Wilczek, A. 2009. Contrasting patterns of transgenerational plasticity in ecologically distinct congeners. *Ecology* 90: 1831–1839.
- Taiz, L; Zeiger, E. 1991. *Plant physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company. Redwood City, USA. 559 p.
- Tyree, M; Engelbrecht, B; Vargas, G; Kursar, T. 2003. Desiccation Tolerance of Five Tropical Seedlings in Panama. Relationship to a Field Assessment of Drought Performance. *Plant physiology* 132(3):1439-1447. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1104/pp.102.018937>
- Universidad Católica de Valparaíso, Laboratorio de Mecánica de Suelos, determinación del contenido de humedad. homepage (en línea) Valparaíso CL. Consultado 7 ene. 2011. Disponible en: [http://icc.ucv.cl/geotecnia/03\\_docencia/02\\_laboratorio/manual\\_laboratorio/humedad.pdf](http://icc.ucv.cl/geotecnia/03_docencia/02_laboratorio/manual_laboratorio/humedad.pdf)
- Uren, N. 2000. En Types, amounts, and possible functions of compounds release into the rhizosphere by soil-grown plant; Pinto, R; Varanni, Z; Nannipieri, P, eds.; Marcel Dekker, Inc.: New York, p. 19-40.
- 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. En: Valladares, F. *Ecología a del bosque mediterráneo del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. p. 163-190.
- Violle, C; Navas, M-L; Vile, D; Kazakou, E; Fortunel, C; Hummel, I; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116(5):882-892. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vita Serman, F; Schugurensky, C; Carrión, R; Rodríguez, S. Evaluación del comportamiento de sensores de humedad de suelo del tipo (fdr) de desarrollo local, en relación al contenido de agua y a la textura de suelo. homepage (en línea). Consultado 7 ene. 2011. Disponible en: <http://www.inta.gov.ar/mendoza/Jornadas/Trabajospresentados/Vita.pdf>
- Von Arx, G; Archer, SR; Hughes, MK. 2012. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. *Annals of Botany* 109(6):1091-1100.
- Wilson, J; Thompson, K; Hodgson, J. 1999. Specific Leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol.* 143: 155-162.
- 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. en Agroforestería Tropical. Turrialba, CR, CATIE. 153 p.



3. **ARTÍCULO 1. Lo que sucede bajo tierra, no permanece bajo tierra: rasgos funcionales de las raíces de los árboles aislados en los sistemas silvopastoriles y su impacto en los servicios de los ecosistemas en los pastizales**

**Resumen**

El fin de este estudio es conocer la distribución de los rasgos radiculares que están asociados a la relación suelo-agua-planta y a las estrategias de las especies para adquirir o conservar los recursos en las variaciones climáticas cíclicas de sequía y lluvia. Las raíces son estructuras importantes de la planta, ya que cumplen diferentes funciones fisiológicas, entre ellas la adquisición de recursos (agua, nutrientes) y conducción de las sustancias asimiladas. Estas funciones están estrechamente relacionadas con las especies involucradas, la profundidad en el suelo y las características ambientales de un sitio determinado. Este estudio indaga los patrones estacionales en profundidad del suelo y posición bajo la copa de la densidad de raíces finas ( $\text{g m}^{-3}$ ), la longitud específica radicular ( $\text{cm mg}^{-1}$ ) y la longitud volumétrica ( $\text{cm}^3$ ) como indicadores de las estrategias utilizadas por las plantas para la adquisición de recursos. Mediante el método directo, se extrajeron muestras de suelo-raíz de seis especies arbóreas: *Albizia saman*, *Guazuma ulmifolia*, *Coccoloba caracasana*, *Tabebuia rosea*, *Crescentia alata* y *Enterolobium cyclocarpum*, y posteriormente se analizaron los datos con el programa WinRhizo. Se conformaron cuatro tipos funcionales de plantas (TFP) en la época seca y tres TFP en la época de lluvia de acuerdo a la interdependencia con los rasgos radiculares evaluados y relacionados con las estrategias adquisitivas o conservadoras de los recursos en respuesta a la estacionalidad climática. *Coccoloba* con valores altos en longitud y densidad radicular se asocia a una estrategia conservadora en época seca y *Albizia*, *Enterolobium* y *Guazuma* con valores bajos de densidad de raíces finas se asocian a una estrategia adquisitiva.



### 3.1 Introducción

El agropaisaje del sur de Nicaragua se establece dentro de las regiones sub-húmeda y semiárida (34% del territorio) (WAFLA 2007), con elementos del bosque seco natural y una producción agrícola y ganadera (Rusch 2010). Esta producción, es susceptible a los impactos del cambio climático (aumento de las temperaturas e intensificación de las lluvias y sequía) debido a su alta dependencia y sensibilidad a las variaciones del clima (Ospina *et al.* 2012). Ante ello, los productores de la región de Rivas se muestran más vulnerables por su escaso acceso al mercado, información y reducida infraestructura (Ramírez *et al.* 2010). Sin embargo, los sistemas silvopastoriles (SSP) aportan beneficios para enfrentar esta vulnerabilidad.

Las especies leñosas de los sistemas silvopastoriles pueden responder en forma compleja a la variación climática. Tienen características fisiológicas y morfológicas que les permiten soportar diversas condiciones edafoclimáticas (Jarvis 2000). El sistema radicular de las plantas presenta diferentes mecanismos que son el reflejo de las adaptaciones adquiridas por las plantas en los diferentes gradientes ambientales (Liu *et al.* 2010). Por ejemplo, pueden cambiar la densidad y longitud de las raíces finas para tolerar o evitar los efectos de las sequías temporales y cíclicas (Olivero 2011). Estos mecanismos están estrechamente relacionados con la adquisición de recursos (agua y nutrientes) y la profundidad del suelo (Raats 2007; Ostonen *et al.* 2007; Jackson *et al.* 1997; Morales 1997).

Las raíces son importantes para la planta, ya que cumplen diferentes funciones fisiológicas (Jensen 1994; Morales 1997). La absorción y asimilación de nutrientes y agua están relacionadas con las raíces finas (Flores 1999; Jensen 1994). Las raíces finas se caracterizan por ser una de las estructuras más dinámicas y activas de la planta. Las raíces leñosas o perennes están encargadas del soporte mecánico de la planta y proveen la red de conducción de las sustancias asimiladas por las raíces finas en diferentes micrositos del suelo (Morales 1997). En este sentido, el sistema radicular de las plantas ha generado gran expectación en cuanto a su dinámica espacial y temporal, pero existe aún poco conocimiento sobre el comportamiento de las raíces finas y el papel que pueden

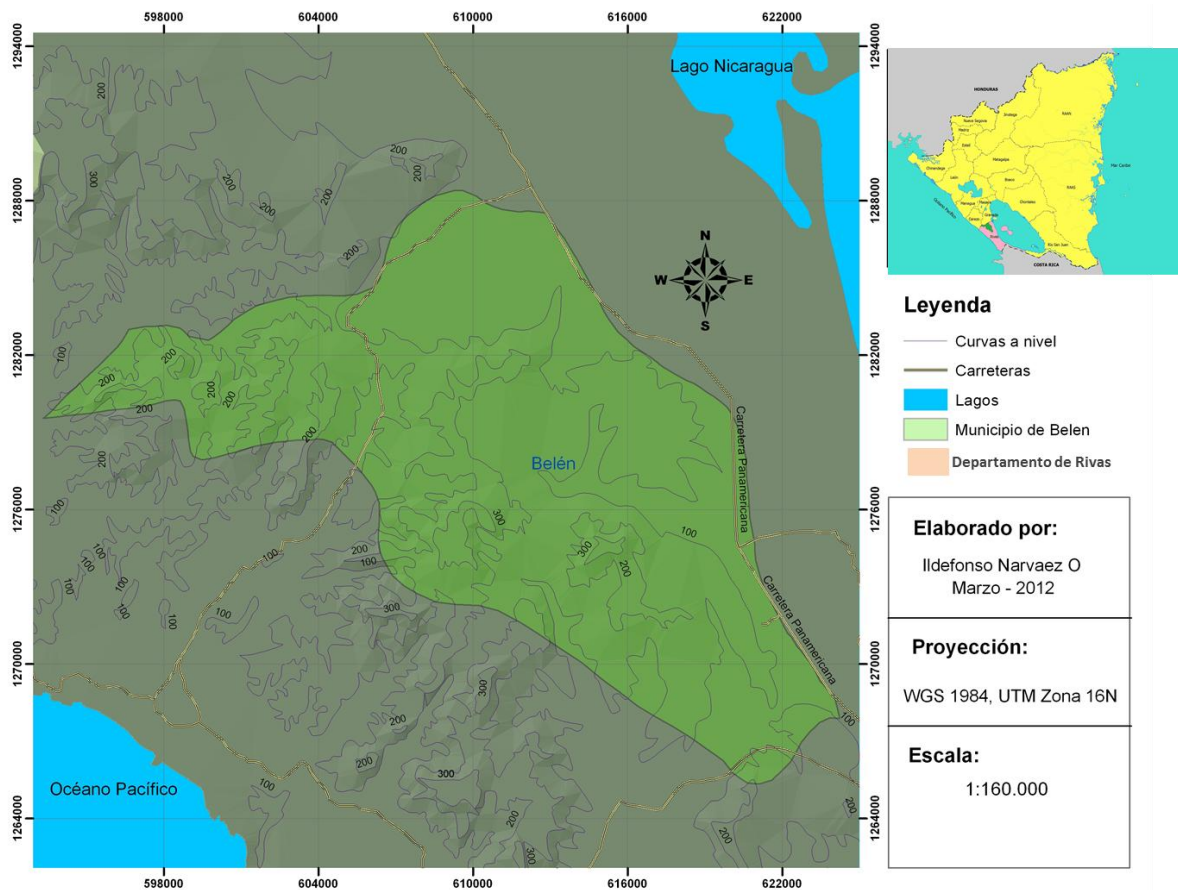
desempeñar en la relación suelo-humedad-planta-ecosistema, particularmente por la dificultad metodológica que implica su estudio (Escamilla 1991).

Esta investigación pretende aportar conocimiento sobre los patrones de distribución de la densidad y longitud específica de raíces finas activas de distintas especies arbóreas presentes en sistemas silvopastoriles. Se considera que las raíces finas están relacionadas con las estrategias adquisitivas y conservadoras de las plantas en respuesta a las condiciones de humedad del suelo: la disponibilidad de agua, y el estrés debido al déficit y la saturación hídrica en el suelo. De acuerdo a ello, la información generada en la presente investigación será un insumo para que, en el marco del proyecto FunciTree, se pueda recomendar y proponer diferentes arreglos de sistemas silvopastoriles como alternativas acordes a las condiciones socioeconómicas de la región.

### **3.2 Materiales y métodos**

Nicaragua presenta una zona seca con una extensión de 41.148,03 km<sup>2</sup> (WAFLA 2007). El clima en el municipio de Belén (Rivas) se caracteriza por poseer una sequía estacional, considerado como subhúmedo (Ramírez *et al.* 2010). La vegetación tiene que adaptarse a largos períodos de déficit hídrico (de noviembre hasta abril) (Alvarado *et al.* 2009). La precipitación promedio durante los últimos 30 años ha sido de 25,5 mm mensuales y la temperatura promedio de 24,9°C, con una evapotranspiración muy activa (INETER 2012). Este tiempo se alterna con una estación lluviosa (mayo – octubre) (Alvarado *et al.* 2009) cuya precipitación media mensual alcanza los 216,2 mm (INETER 2012). Los sitios de estudio estuvieron ubicados entre 100 y 200 m.s.n.m. Se presentan dos tipos de suelos que son vertisoles y mollisoles (Sánchez *et al.* 2004; Buurman y Hoosbeek 2009).

El sistema de producción predominante en Rivas es la ganadería manejada en sistemas silvopastoriles con árboles dispersos en potreros y cercas vivas (INETER 2010) (Figura 2). Las especies arbóreas más abundantes en los potreros son (en orden descendente): *Cordia alliodora*, *Guazuma ulmifolia*, *Tabebuia rosea*, *Byrsonima crassifolia*, *Gliricidia sepium* y *Cordia dentata* (Sánchez *et al.* 2004).



**Figura 2** Localización Belén en Rivas, Nicaragua; Fuente: FunciTree (2012)

### 3.2.1 Selección de las especies arbóreas

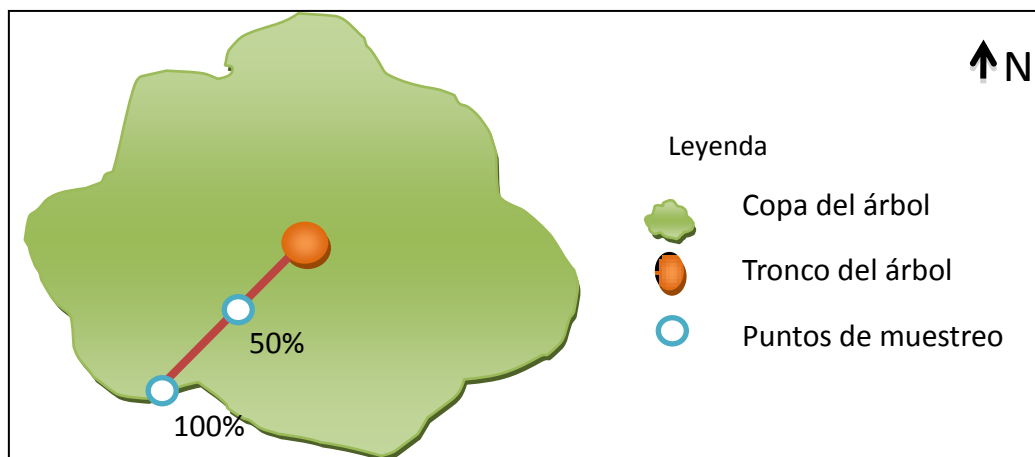
Se seleccionaron un grupo de especies utilizando los siguientes criterios: a) la abundancia y frecuencia de árboles aislados en potreros para poder tener suficiente número de repeticiones, b) que los árboles se encuentren en terreno plano o ligeramente ondulado para evitar sesgos por la topografía, c) que se encuentren en potreros de más de ocho meses sin disturbio del suelo por agentes como caminos, paso de ganado, manejo agropecuario u otra actividad agrícola establecida; d) la perennidad o caducidad de las hojas de acuerdo a la época climática y e) datos colectados en estudios anteriores y especialmente el realizado por Olivero (2011). Con base en estos criterios, las especies seleccionadas fueron *Guazuma ulmifolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Crescentia alata*, *Tabebuia rosea*, *Albizia saman* y

*Coccoloba caracasana*. Para cada especie seleccionada se utilizaron cinco repeticiones, con un total de 30 individuos muestreados.

### 3.2.2 Contenido de humedad en el suelo

El protocolo utilizado en la colecta de las muestras de suelo se basa en las especificaciones del laboratorio de suelos de CATIE y el análisis del contenido de humedad se realizó por el método gravimétrico en el laboratorio de suelos de la Escuela Internacional de Agricultura y Ganadería (EIAG) de Rivas. Se tomaron porciones de suelo de aproximadamente 100 g de peso en los sitios indicados en la Figura 3. Las muestras extraídas se empacaron en bolsas selladas herméticamente para evitar la pérdida de humedad por evaporación y se transportaron en una hielera hasta el laboratorio. Las muestras analizadas fueron posteriormente descartadas, no siendo utilizadas en ningún otro ensayo.

Se obtuvieron un total de 240 muestras para las seis especies evaluadas descritas así: 6 especies x 5 repeticiones x 2 puntos de muestreo (50% y borde de la copa) x 2 profundidades (0-20 y 20-40 cm) en dos épocas del año (lluviosa y seca) (Figura 3).



**Figura 3** Puntos de muestreo para contenido de humedad del suelo

### 3.2.3 Análisis de la densidad aparente del suelo

La densidad aparente (BD) se estimó 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 (Figura 3); tomadas en dos profundidades (0-20 y 20-40 cm). El número total de muestras colectadas fue de 120 (6 especies x 5 repeticiones x 2 puntos de muestreo x 2 profundidades). Esta actividad se realizó en el máximo de la época lluviosa del año 2011, de acuerdo a la estacionalidad climática característica del Departamento de Rivas.

En cada punto, se apartó la hojarasca u otros tipos de cobertura del suelo y se introdujeron los cilindros metálicos y que, a continuación, se sacaron llenos de suelo con una pala, evitando pérdidas de suelo (Figura 4). Luego, con una navaja se eliminó el suelo que sobrepasaba los bordes del cilindro. La muestra se empacó en una bolsa plástica, sellada herméticamente y previamente rotulada con un código de identificación. Las muestras se transportaron al laboratorio de suelos de la EIAG para su análisis.



**Figura 4** Extracción de muestras de densidad aparente (BD).

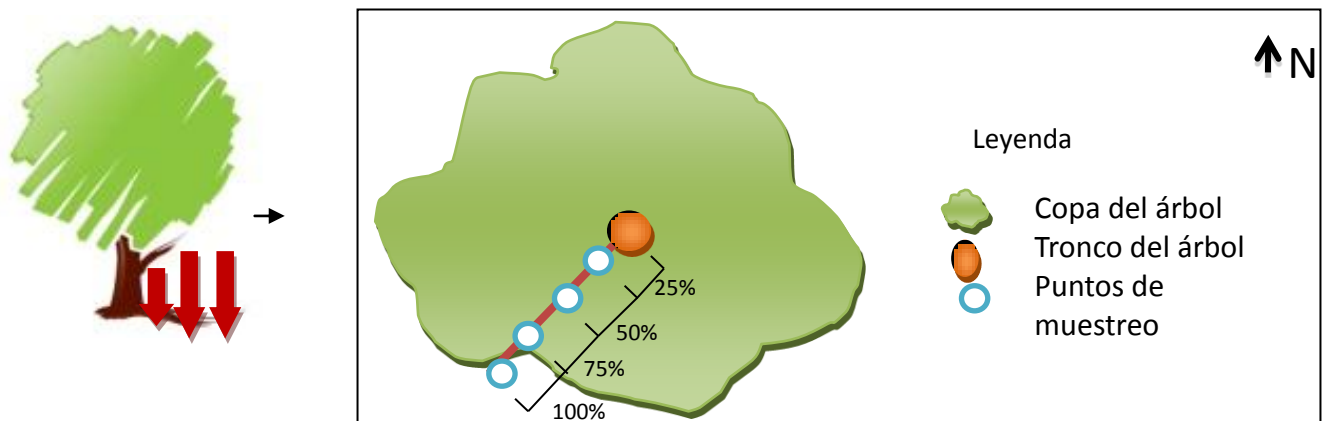
### 3.2.4 Determinación de la densidad de raíces finas (< 2 mm) vivas (RBD)

Para la determinación de la densidad de las raíces finas vivas, se empleó la metodología directa destructiva en el que se colectaron muestras de suelo-raíces utilizando un barreno con un volumen de 1256,6 cm<sup>3</sup> (cilindro de 8 cm de diámetro por 25 cm de longitud) (Figura 5).



**Figura 5** Barreno usado para toma de muestras

El muestreo fue doblemente estratificado, por profundidad, tomándose las muestras de 0-20 cm y de 20–40 cm (Andrade 2003). La segunda estratificación fue la distancia bajo la copa de los árboles: para la cual se definió en una sola dirección, seleccionando 4 puntos correspondientes a los porcentajes de 25, 50, 75 y 100%, a partir del fuste (Figura 6).



**Figura 6** Sitios de toma de muestras para raíces finas bajo la copa de los árboles

Se tomaron las muestras en dos momentos estacionales. La primera muestra fue en la época seca cuando las plantas se encuentran en punto de marchitez, con un máximo nivel de estrés hídrico y correspondiente a los meses de febrero y mayo. La segunda muestra fue tomada durante la época lluviosa, entre los meses de julio a septiembre.

Las muestras extraídas se procesaron inmediatamente después de ser obtenidas. El proceso consistió en:

- a. Extracción de muestras de suelo-raíz: realizada con la utilización del barreno (Figura 5), de acuerdo a las dos estratificaciones y las épocas climáticas. Se depositaron las muestras en bolsas plásticas codificadas.
- b. Limpieza de las raíces de las partículas de suelo: para ello se realizó un prelavado de suelo consistente en agregar agua a la muestra sin perturbar en la misma bolsa de colecta. El tiempo de prelavado fue de 24 a 72 horas por muestra dependiendo del proceso de selección. Este procedimiento se realizó con el fin de hacer una separación de las partículas de suelo y una mayor eficiencia en el lavado. En la época lluviosa, por la expansión de las arcillas fue casi imposible separar las raíces del suelo, por ello se empleó un dispersante cuyo ingrediente activo es el hexametáfosfato de sodio (León, 2001). La función del dispersante es separar las partículas de limo y arcilla para poder aislar mejor las raíces. La forma como se empleó fue diluir 20 ml de dispersante en 100 ml de agua. Esta solución se aplicó a la muestra sin perturbación dentro de la bolsa de prelavado.
- c. Lavado y extracción: se realizó depositando la muestra prelavada en recipientes plásticos transparentes y se lavó con una manguera la cual llevaba conectada una válvula a presión para el mejor desprendimiento de las partículas de suelo. Con la utilización de tres tamices de 25, 45 y 150 micrómetros, se obtuvieron las raíces limpias de suelo. Las raíces de las muestras de suelo se corrigieron (1.25-2.0) por pérdidas en muestreo y procesamiento (Andrade 2006).
- d. Identificación y selección (raíces arbóreas y de pasturas): se tomó una muestra de raíz de cada especie arbórea en estudio. De un árbol adulto se siguió una raíz hasta su origen para asegurar que correspondía al árbol. Esta muestra fue tomada como referencia para identificar las características morfológicas de cada especie como color, distribución, textura, rasgos particulares de cicatrices, estrías, canales, poros etc. y en algunos casos olor. Posteriormente, por comparación, se realizó la selección de las raíces correspondientes a los árboles empleando un stereomicroscopio (Optima Modelo: ZM-160 AT con un objetivo 0,65X – 4,5 X) y pinzas de laboratorio. Una vez identificadas y seleccionadas, las raíces se

depositaron en bolsas plásticas color blanco (para su fácil identificación), previamente codificadas. Posteriormente, se refrigeraron para su conservación mientras se trasladaron a CATIE en Costa Rica.

- e. Traslado a CATIE - Costa Rica: Se realizó en una hielera portátil con suficiente hielo para conservar el ciclo de frío y preservar las muestras hasta ser depositadas en congelación en el laboratorio de Fitoprotección.
- f. Escaneo: utilizando un escáner óptico (HPJET 6200) con una resolución de 100 ppp y 24 bits de profundidad de campo.
- g. Análisis: se analizaron las imágenes con el programa *WinRHIZO Arabidopsis* 2012a (Regent Instruments Inc., Quebec, Canadá), con el cual se determinó la longitud total de la raíz, el diámetro de cada raíz, el área superficial, volumen, proyección de área, tipos, enlaces y, para el caso de las especies leguminosas, la cantidad de nódulos presentes. El programa también nos permitió determinar la longitud de la raíz dentro de las cinco clases predefinidas de diámetro ( $0 \leq 0,5$  mm,  $0,5 \leq 2,0$  mm,  $2,0 \leq 5,0$  mm,  $5,0 \leq 10,0$ mm, y 10.0 mm). El diámetro medio de la raíz de cada planta fue calculado por el programa, dividiendo el área medida proyectada por la longitud de la raíz dada.
- h. Secado: después de escaneadas las muestras, se empacaron en bolsas de papel previamente codificadas y se introdujeron en el horno a una temperatura de 65°C por 48h.
- i. Pesado: se registró el peso seco en balanza digital de precisión.

### **3.2.5 Composición botánica de pasturas bajo la copa del árbol**

Se estimó la composición botánica de especies herbáceas (pasturas y malezas) bajo la copa del árbol y en cada anillo porcentual de 25, 50, 75 y 100% mediante un muestreo al



azar utilizando un marco cuadrado de 50 x 50 cm (Figura 7) para delimitar el área. Se seleccionó y se registró la cantidad porcentual dentro del marco de las especies herbáceas presentes.



**Figura 7** Marco cuadrado para composición botánica de especies herbáceas

### **3.3 Análisis de las variables de raíces y humedad del suelo**

Se planteó el diseño estadístico en parcelas sub-sub-sub divididas (Split plot) en el cual los dos momentos estacionales (época lluviosa y seca) es la parcela principal: cada individuo muestreado fue considerado como la subparcela 1, los cuatro puntos de muestro bajo la copa son la subparcela 2 y las dos profundidades (0-20 y 20-40 cm), subparcela 3 (Figura 8).

Las variables respuesta que se plantearon en la presente investigación fueron: densidad aparente de suelos, rasgos de raíces vivas finas y contenido de humedad en el suelo. El modelo estadístico empleado fue:

$M_i$  (momento de muestreo)  $i= 1$  y  $2$

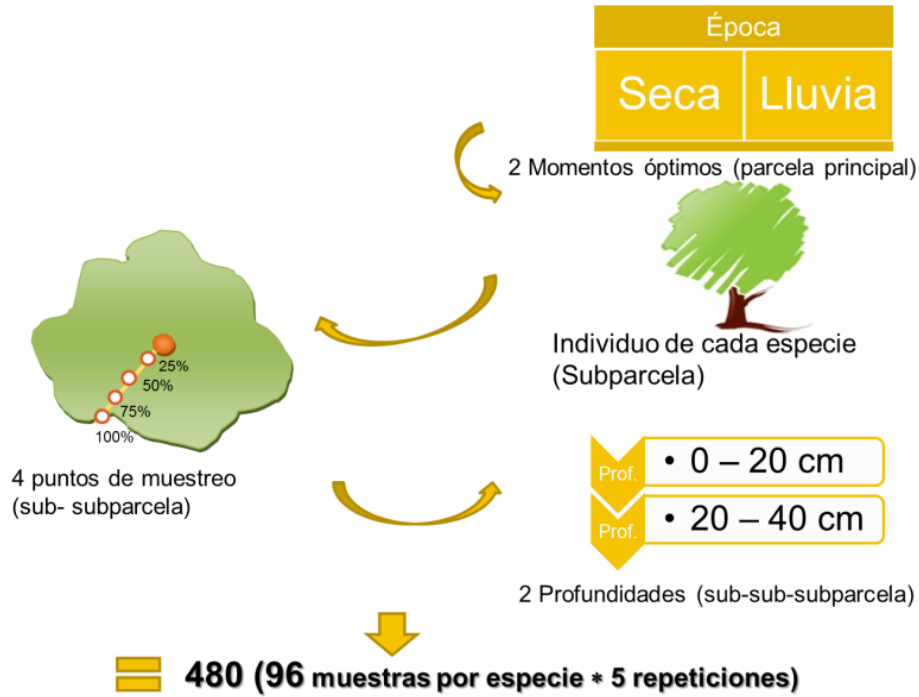
$E_j$  (especies)  $j= 1,2,\dots,6$

$L_k$  (localización bajo la copa)  $k= 1, 2,\dots,4$  (final de la copa)

$P_l$  (profundidad)  $l= 1$  y  $2$

$I_m$  (individuos)  $m= 1,2... 5$

$$Y_{ijklm} = \mu + M_i + E_j + L_k + P_l + I_m + \epsilon_{ijklm}$$



**Figura 8** Diseño estadístico en parcelas divididas

### 3.3.1 Análisis de los datos

Se empleó la estadística descriptiva (media, desviación estándar, error estándar, coeficiente de variación, mínima y máxima) para todas las variables. Fue necesario estandarizar todas las variables debido a la heterogeneidad de la varianza de los diferentes rasgos. El tipo de análisis utilizado fue el de modelos mixtos para comparar las diferencias entre las especies de carácter estandarizado y una prueba de diferencia de Fisher (LSD).

Para obtener los tipos funcionales de plantas (TFP) se realizó un análisis de conglomerados con el objetivo de agrupar a las especies a partir de los rasgos funcionales. Para conformar los TFP se utilizó el método de *Ward* y la distancia *Euclidea*. De este análisis se obtuvo un dendrograma con los tipos funcionales de árboles atendiendo a sus

rasgos funcionales. Además, se realizó un análisis de componentes principales (ACP), con el fin de analizar la interdependencia entre los rasgos funcionales y los TFP.

Para relacionar la composición botánica de las especies herbáceas asociadas a las especies arbóreas se empleó un análisis de correspondencia canónica (ACC). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo 2008).

### **3.4 Resultados**

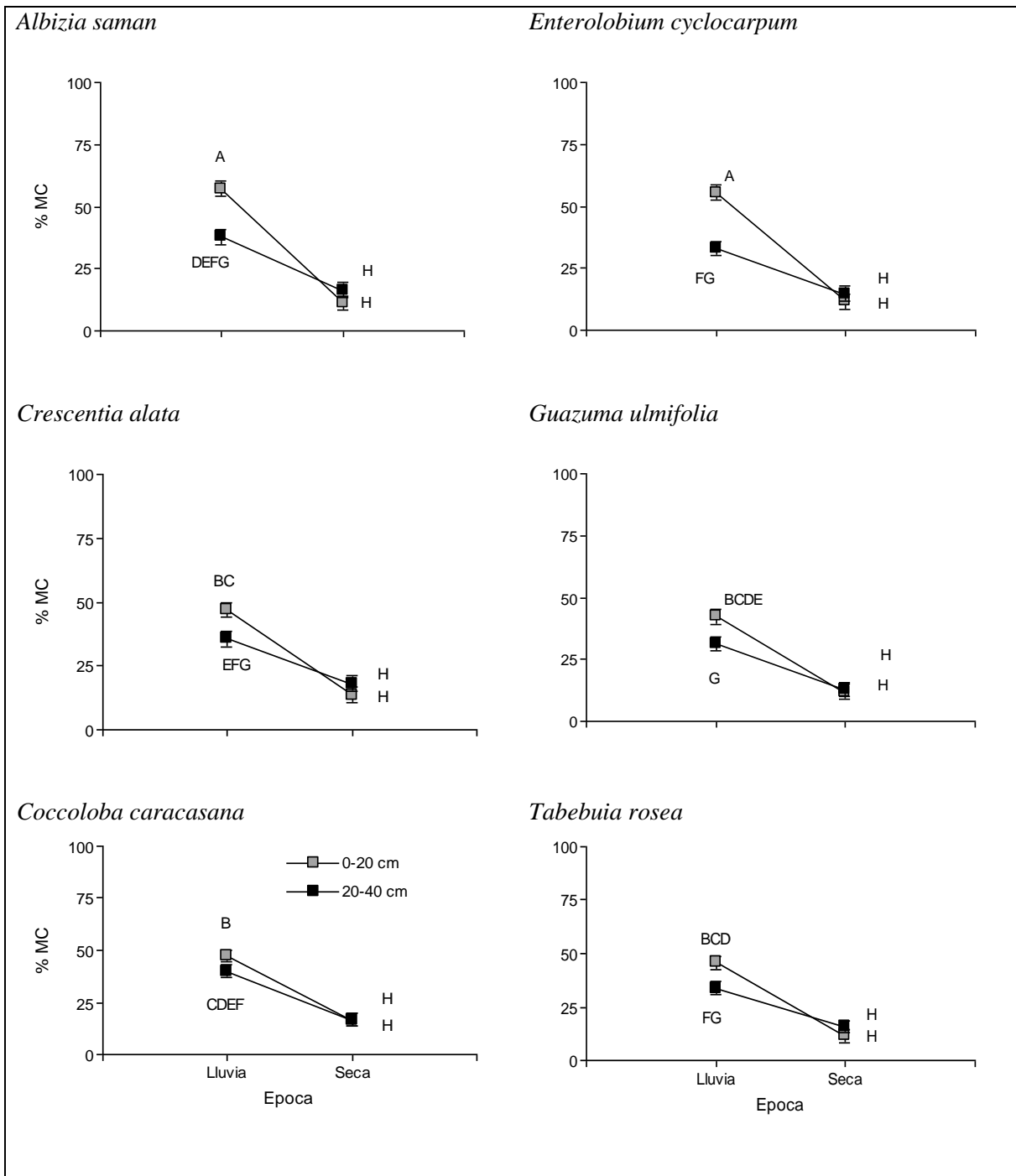
#### **3.4.1 Elementos del suelo**

##### **3.4.1.1 Densidad aparente del suelo**

La densidad aparente del suelo para las seis especies en estudio es de  $1,1 \text{ g cm}^3$ ; valor catalogado como muy suelto ( $1-1,2 \text{ g cm}^3$ ) en una clase textural franca arcillosa a arcillosa (Ad-hoc-AG-Boden 2005). La densidad aparente del suelo entre las especies estudiadas no presentaron diferencias significativas ( $p=0,3633$ ).

##### **3.4.1.2 Contenido de humedad**

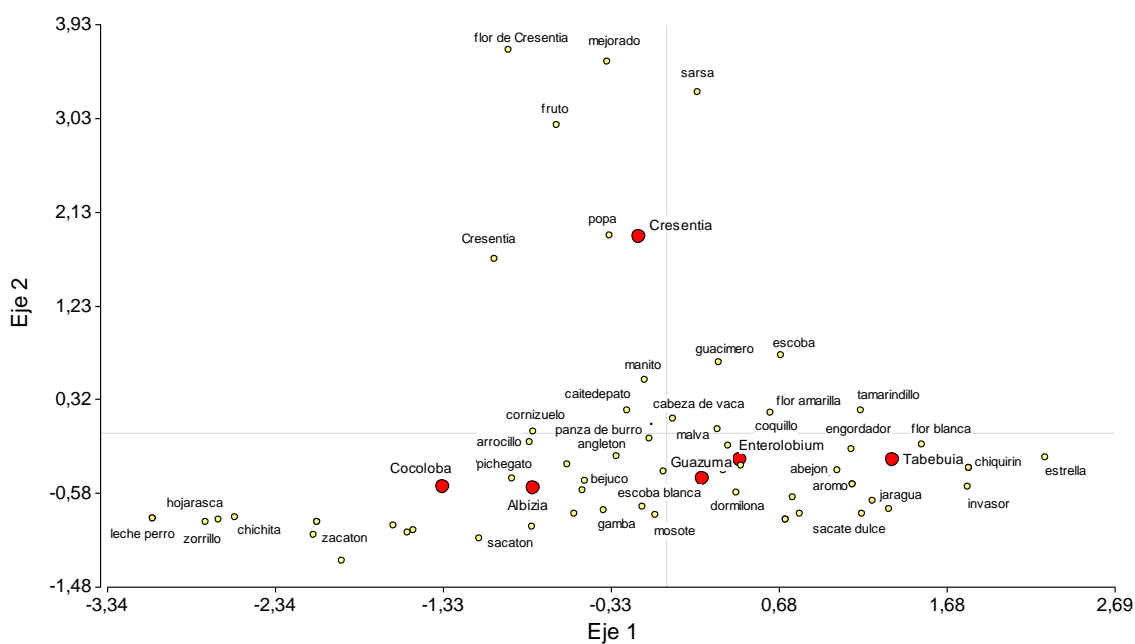
Se encontraron diferencias significativas entre épocas climáticas ( $p<0,0001$ ); la mayor humedad se presentó en época de lluvia ( $42,72\%$  vs  $14,25\%$ ). Además, se encontró interacción de las especies con la profundidad del suelo ( $p=0,014$ ). Estas interacciones fueron principalmente en la época lluviosa donde Albizia ( $57,1\%$ ) y Enterolobium presentan un mayor contenido de humedad en la profundidad de 0-20 cm. En la época seca no hay diferencias entre especie ni entre profundidades (Figura 9).



**Figura 9** Contenido de humedad (% MC) de seis especies arbóreas en SSP por época climática en dos profundidades de suelo analizado en el año 2011 en Rivas, Nicaragua.

### 3.4.1.3 Composición botánica

El análisis de correspondencia (Figura 10) sugiere en su primer eje (con una inercia de 31.7%) que hay diferenciación de las especies a lo largo del eje. *Coccoloba* y *Albizia* en un extremo con valores bajos y *Enterolobium* en el otro extremo del eje 1 con valores altos. Las especies arbóreas están asociadas a distintas especies herbáceas (89,3% de las 56 especies herbáceas de cobertura encontradas) (Anexo 1). El eje 2 separa claramente la composición asociada a *Crescentia* del grupo de especies donde se encontró asociada al 10,7% del total de especies encontrado en el área de estudio.

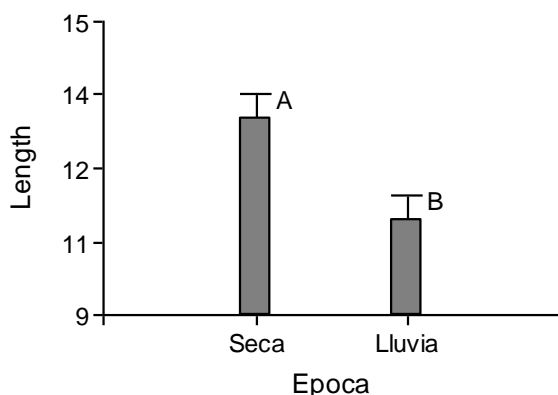


**Figura 10** Análisis de correspondencia de la composición botánica bajo la copa de seis especies arbóreas (puntos rojos) en SSP tomado en la época lluviosa del año 2011 en Rivas, Nicaragua

### 3.4.2 Rasgos de Raíces Finas

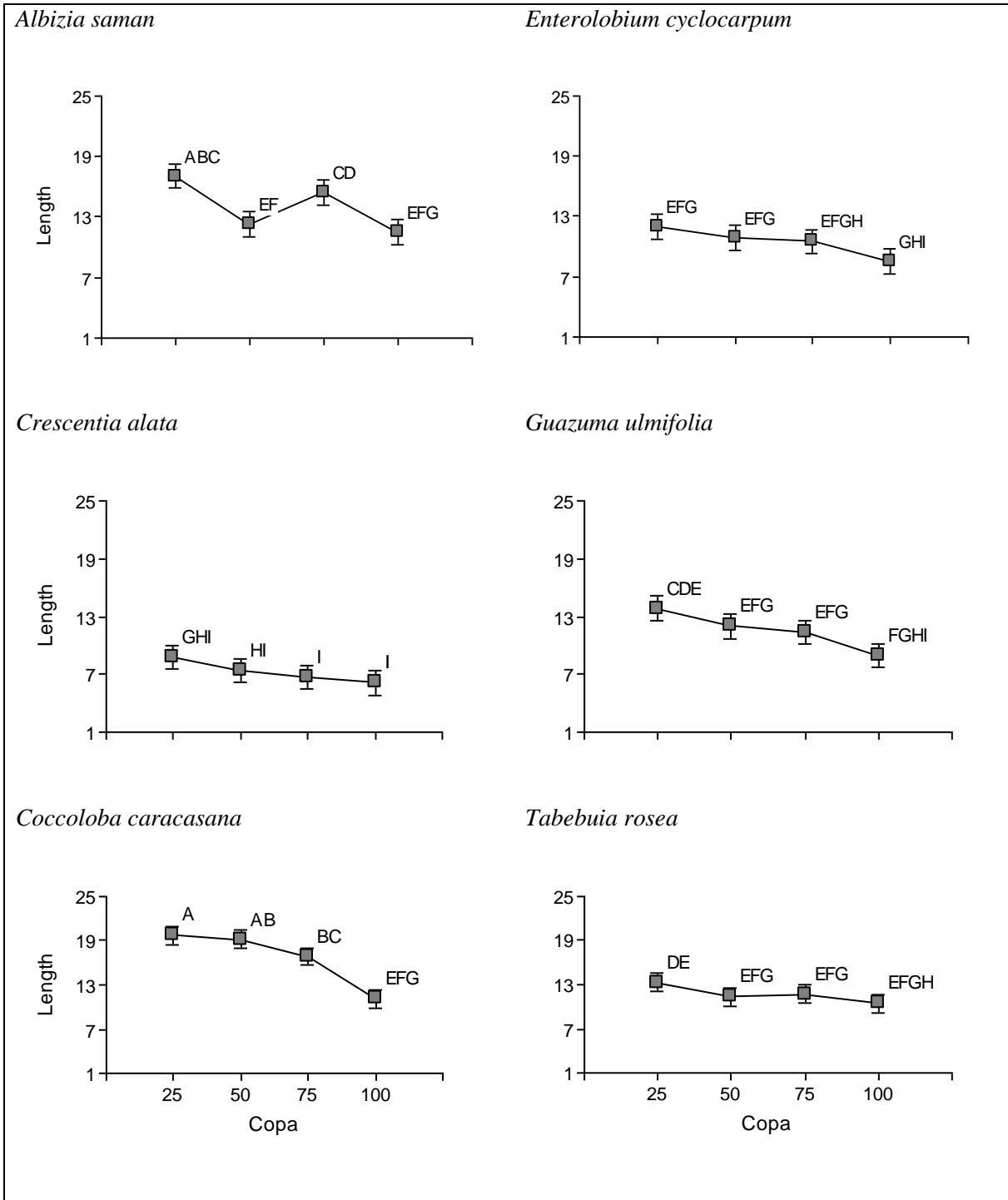
#### 3.4.2.1 Longitud

La longitud de raíces finas de las seis especies mostraron diferencias significativas ( $p=0,002$ ) entre épocas climáticas siendo mayor para época seca (13,0 vs 10,9  $\text{cm cm}^{-3}$ ) (Figura 11). La tendencia general de las especies mostró ser mayor en la época seca.



**Figura 11** Longitud de raíces finas ( $\text{cm cm}^{-3}$ ) por época climática de seis especies arbóreas en SSP de Rivas, Nicaragua

Se encontró un efecto significativo de la interacción de especie y posición bajo la copa ( $p=0,029$ ) y también interacción de especie con profundidad en el suelo ( $p<0,0001$ ). Se observó una tendencia decreciente desde el punto más cercano al fuste (25% de copa) hasta el final de la copa (100%). La mayor longitud se registró en la posición del 25% (14,1  $\text{cm cm}^{-3}$ ) y la menor se encontró al borde de la copa (9,5  $\text{cm cm}^{-3}$ ) (Figura 12). Del grupo de especies, la mayor longitud de raíces la presentó *Coccoloba* (19,7  $\text{cm cm}^{-3}$ ) en la posición más cercana (25%), con una disminución significativa hacia el borde de la copa (11,1  $\text{cm cm}^{-3}$ ). Este resultado contrasta con *Crescentia* en la que la longitud de las raíces finas se mantienen en valores similares a lo largo del transepto de muestreo (8,8 (25%); 7,4 (50%); 6,7 (75%) y 6,1 (100%)  $\text{cm cm}^{-3}$ ). *Albizia* presentó un comportamiento en el que la longitud de las raíces finas es mayor cerca al fuste y al 75% de la copa (17,1 y 15,8  $\text{cm cm}^{-3}$  respectivamente) pero es menor en la mitad de la copa y al final de la misma (12,2 y 11,6  $\text{cm cm}^{-3}$ ) (Figura 12).



**Figura 12** Longitud de raíces finas ( $\text{cm cm}^{-3}$ ) de seis especies arbóreas por unidad de volumen de suelo de acuerdo a la posición bajo la copa en SSP de Rivas, Nicaragua.

Con respecto a la profundidad en el suelo, las especies mostraron mayor longitud de raíces finas (13,2 vs 10,7 cm cm<sup>-3</sup>) en la profundidad de 0-20 cm. En general, las especies tienden a disminuir la longitud en la profundidad de 20-40 cm. *Coccoloba* presentó mayores registros de longitud radicular (17,63 vs 15,82 cm cm<sup>-3</sup>), datos que contrastan con *Crescentia* que presentó los valores de longitud más bajos en las dos profundidades (7,6 vs 6,9 cm cm<sup>-3</sup>). Es interesante, en el caso de *Tabebuia*, que difiere del grupo de especies. La longitud de las raíces finas de esta especie disminuyó en forma marcada con la profundidad (14,5 vs 9,0 cm cm<sup>-3</sup> a los 0-20 y 20-40 cm, respectivamente). Las especies *Coccoloba* y *Crescentia* no presentaron diferencias entre profundidades (Cuadro 2).

**Cuadro 2** Longitud de raíces finas (cm cm<sup>-3</sup>) de seis especies arbóreas en dos profundidades de suelo en Rivas, Nicaragua.

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

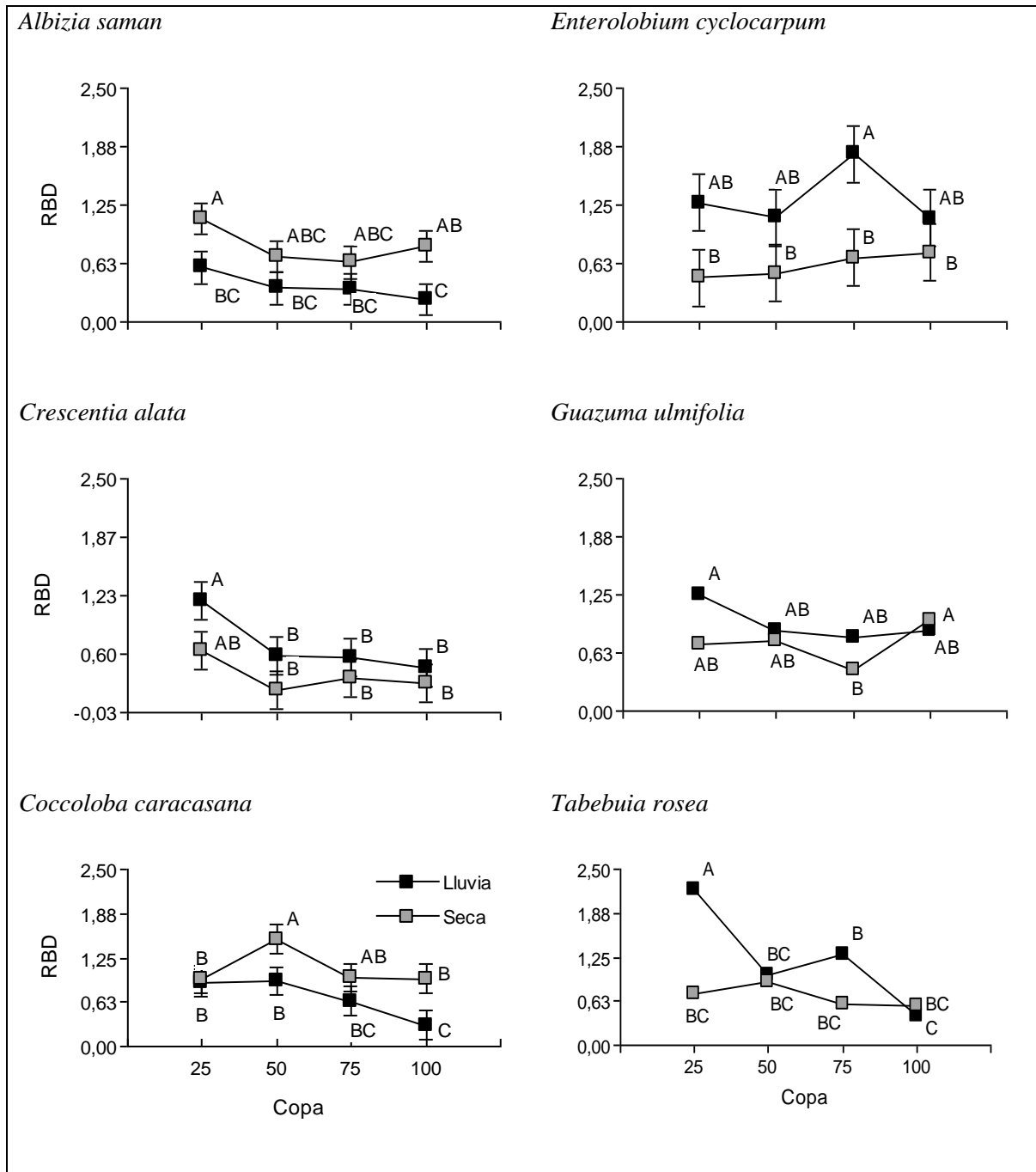
### 3.4.2.2 Densidad de Raíces Finas (RBD)

La densidad de raíces finas presentó interacciones significativas entre la época climática, las especies y la posición bajo la copa ( $p=0,037$ ) y entre las especies y la profundidad del suelo ( $p=0,043$ ). Las especies tienen mayores RBD en época de lluvia (0,9 vs 0,7 g cm<sup>-3</sup>). *Tabebuia* presentó mayor RBD en época de lluvia y en la posición del 25% (1,5 g cm<sup>-3</sup>). Las especies de menor RBD son *Albizia* y *Coccoloba* (0,4 g cm<sup>-3</sup>), ambas en el 100% de la copa. En época seca *Coccoloba* y *Albizia* presentaron mayor densidad en la posición del 25% de la copa (Figura 13).

De acuerdo a la profundidad, la densidad más alta fue para *Coccoloba* en la profundidad de 0-20 cm (1,24 g cm<sup>-3</sup>) y la más baja es para *Crescentia* en la profundidad 20-40 cm (Cuadro 3). La densidad de raíces finas entre las dos profundidades presenta



diferencias en la mayoría de las especies a excepción de *Tabebuia* y *Crescentia*. La densidad fue mayor en la capa superficial ( $0,9 \text{ g cm}^{-3}$  vs  $0,6 \text{ g cm}^{-3}$  para 0-20 y 20-40 cm, respectivamente) ( $p < 0,0001$ ).



**Figura 13** Densidad de raíces finas (RBD,  $\text{g cm}^{-3}$ ) de seis especies arbóreas de acuerdo a la posición bajo la copa (25, 50, 75 y 100%) en SSP de Rivas, Nicaragua

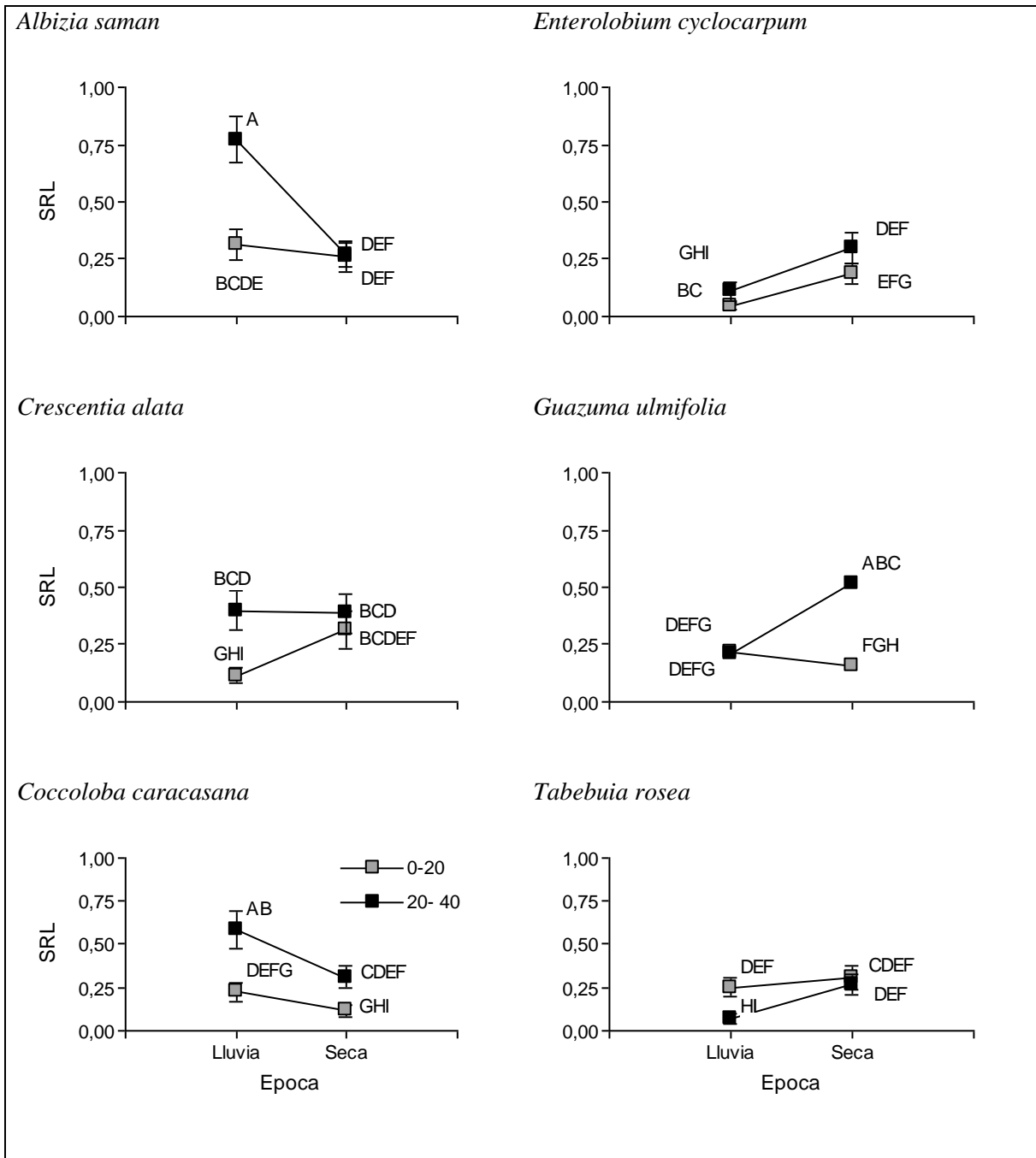
**Cuadro 3** Densidad de raíces finas ( $\text{g cm}^{-3}$ ) de seis especies arbóreas en dos profundidades de suelo en SSP de Rivas, Nicaragua.

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

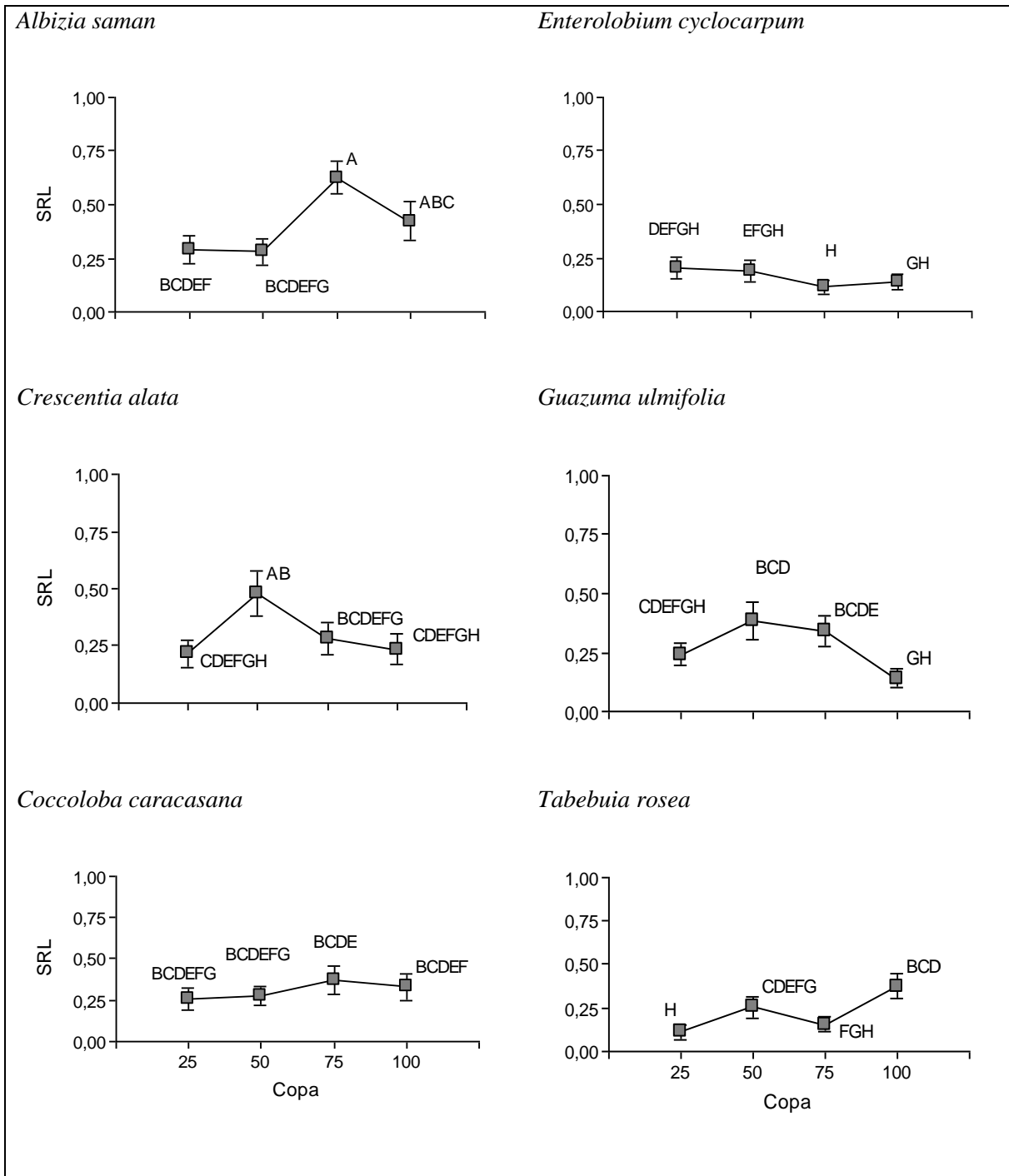
### 3.4.2.3 Longitud específica radicular (SRL)

En los resultados se observa que, a excepción de *Tabebuia*, los valores son mayores en la época lluviosa que en la época la seca. Hay una interacción significativa de época, especie y profundidad ( $p=0,0004$ ) donde la tendencia general que presentaron las especies fue a ser mayor en la profundidad de 20 a 40 cm. En la época lluviosa, la especie que presentó mayor SRL es *Albizia* en la profundidad de 20-40 cm (0,77 cm mg) y la de menor registró es *Enterolobium*, en la capa de 0-20 cm del suelo. En la época seca, *Guazuma* presenta diferencias en las dos profundidades, siendo mayor en la capa de 20 a 40 cm (0,16 vs 0,51 cm mg) (Figura 14).

El comportamiento general en la distribución horizontal de las raíces de las especies fue muy heterogéneo, a lo largo del transepto de muestreo (posición del 25 al 100% bajo la copa). Se presentó interacción significativa de las especies con la posición bajo la copa ( $p=0,0003$ ). *Albizia* presentó los valores de SRL mayores en el 75% de la copa (0,63 cm mg) y los menores valores fueron para *Guazuma* en el borde de la copa (0,14 cm mg). El comportamiento heterogéneo se muestra, por ejemplo, en la SRL de *Crescentia*, quien presentó diferencias entre las posiciones 25% y 50%, también el 25% de la copa fue diferente al 75 y el 100% mientras que las especies *Coccoloba* y *Enterolobium* no presentaron diferencias (Figura 15).



**Figura 14** Longitud específica radicular (SRL cm mg) de seis especies arbóreas de acuerdo a la época climática y la profundidad de suelo en SSP de Rivas, Nicaragua.

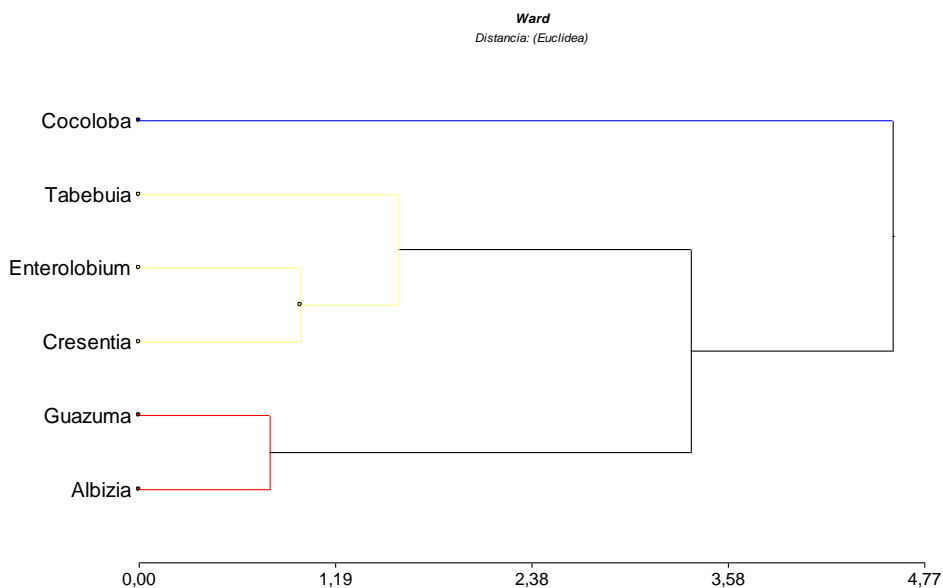


**Figura 15** Longitud específica radicular (SRL, cm mg) de seis especies arbóreas de acuerdo a la época climática y la posición bajo la copa en SSP de Rivas, Nicaragua.

### 3.4.3 Análisis de conglomerados y componentes principales

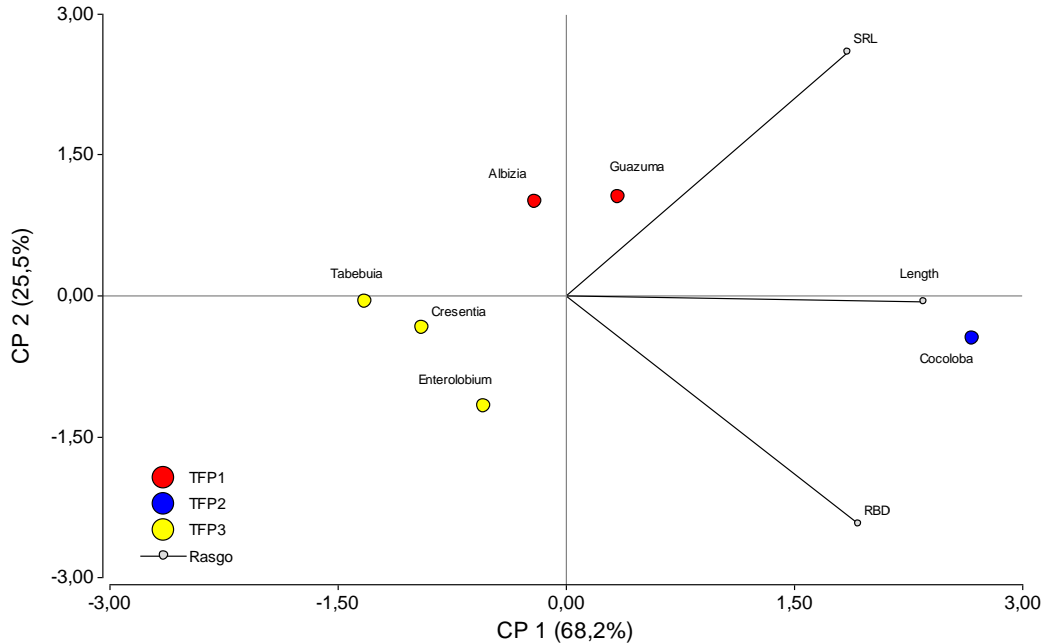
#### 3.4.3.1 Época de Lluvia

De acuerdo al análisis de conglomerados se formaron tres tipos funcionales de plantas (TFP) para la época de lluvia determinado por los rasgos funcionales de las raíces finas (Figura 16).



**Figura 16** Agrupación por tipos funcionales de plantas de las especies arbóreas estudiadas (TFP1: *Tabebuia*, *Enterolobium* y *Crescentia*; TFP2: *Coccoloba*; y TFP3: *Guazuma* y *Albizia*) de acuerdo a los rasgos de raíces finas época de lluvia en SSP de Rivas, Nicaragua, producto del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia Euclídea) (n=6).

La interdependencia entre rasgos funcionales de raíces finas y los tipos funcionales de plantas (TFP) es descrita en un gráfico resultado del análisis de componentes principales. El CP1, separó el TFP2 de los TFP1 y TFP3. En cambio el CP2, separa al TFP1 del TFP2 y al TFP1 del TFP3. El TFP1 se caracteriza por presentar mayor SRL y menor RBD. El TFP2 lo conforman árboles con mayor longitud radicular. En cambio, el TFP3 presenta menor SRL y longitud radicular (Figura 17).

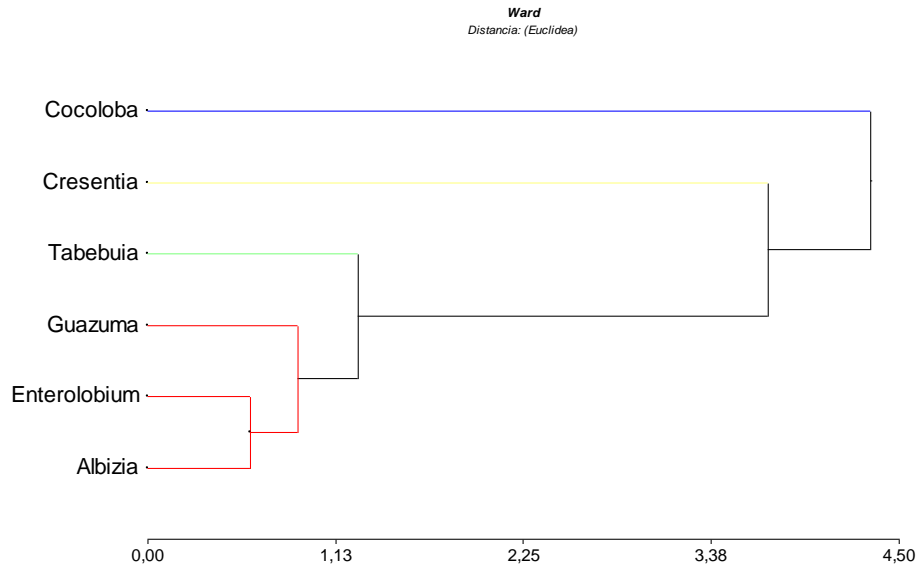


**Figura 17** Biplot resultado del análisis de componentes principales con las relaciones entre los tipos funcionales de plantas y rasgos de raíces finas época de lluvia en SSP de Rivas, Nicaragua

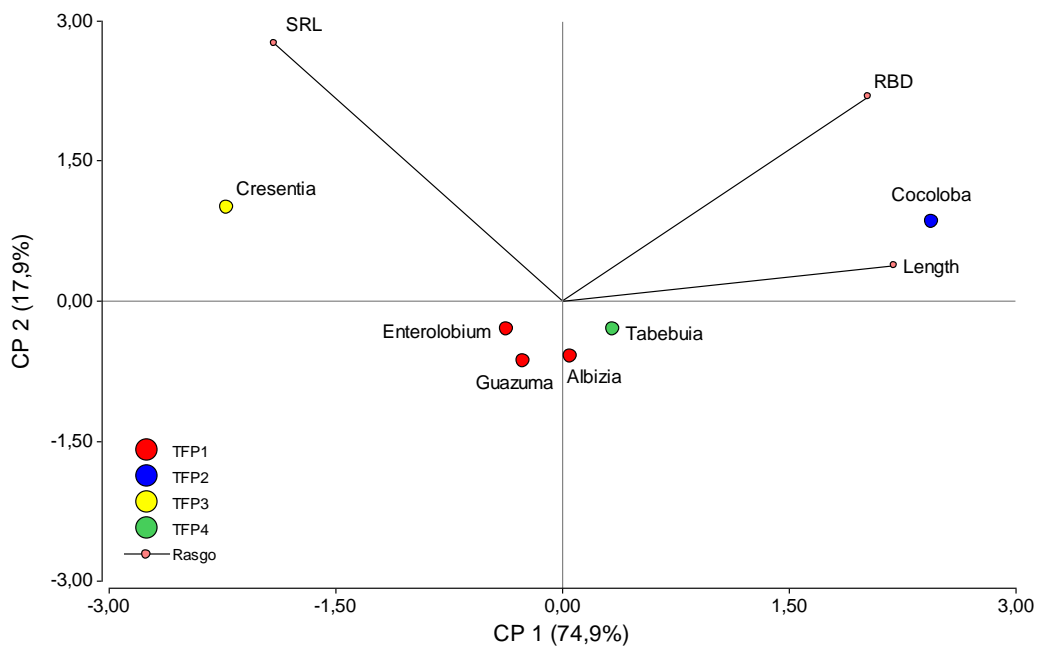
### 3.4.3.2 Época Seca

Durante esta época las especies estudiadas se agruparon en cuatro tipos funcionales según el análisis de conglomerados determinado por los rasgos funcionales de las raíces finas (Figura 18). De estos tipos funcionales de planta se hizo un análisis de componentes principales en el cual el CP1 separa los TFP2 y TFP3 del TFP1 y TFP4 (Figura 19). Esto representa el 74,9% de la varianza. El TFP1 presenta menor RBD y el TFP4 tiene menor SRL.

El CP2 explica el 17,9% de la varianza total y separa los TFP2 del TFP3 y el TFP4 del TFP1. Aquí se ve que *Coccoloba* y *Crescentia* parecen ser las especies que presentan la mayor diferenciación a lo largo del segundo eje y los rasgos asociados a estas diferencias son longitud y RBD para la primera especie y SRL para la segunda.



**Figura 18** Agrupación por tipos funcionales de plantas especies arbóreas (TFP1: *Enterolobium*, *Guazuma* y *Albizia*; TFP2: *Coccoloba*; TFP3: *Crescentia* y TFP4: *Tabebuia*) de acuerdo a los rasgos de raíces finas época seca en SSP de Rivas, Nicaragua, producto del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia Euclídea) (n=6).



**Figura 19** Biplot resultado del análisis de componentes principales con las relaciones entre los tipos funcionales y rasgos de raíces finas época seca en SSP de Rivas, Nicaragua

### **3.5 Discusión**

#### **3.5.1 Contenido de humedad**

Las especies arbóreas muestran diferencias en el contenido de humedad del suelo. Este refleja la dinámica del agua, especialmente en la época de lluvia y en las profundidades del suelo muestreadas (0-20 y 20-40 cm). Zapata (2010) muestra la misma variabilidad entre épocas climáticas (seca y lluviosa), debido a la influencia de las precipitaciones de la época de lluvia. También, encontró una menor humedad del suelo en pastizales asociados a *Cassia grandis* (26,4%) comparado con *Guazuma ulmifolia* (35,5%) y *Tabebuia rosea* (33,3%). Con nuestros resultados, se apoya la hipótesis que existen diferencias en el contenido de humedad del suelo entre especies arbóreas. *Albizia* y *Enterolobium* difieren del grupo de especies en la época de lluvia y la profundidad 0-20 cm presentando los valores mas elevados en contenido de humedad. Este resultado esta relacionado presumiblemente con el porcentaje de transferencia de agua lluvia a través de sus copas. Miranda (2012) menciona que *Enterolobium* (84%) y *Albizia* (67%) son las especies que mayor cantidad de agua transfieren desde la copa del árbol hacia el suelo. *Albizia* presenta movimiento de sus hojas (cierre de hojas en días nublados y días lluviosos, así como en horas de la noche), lo cual podría favorecer el paso de las gotas de lluvia a través de la copa del árbol. Estos valores son acompañados con rasgos altos en densidad de copa que es influyente en la baja evaporación del agua, al aumentar la cantidad de horas de sombra bajo la copa (Sotelo 2012 inédito).

#### **3.5.2 Rasgos radiculares en la adquisición de recursos**

Las especies arbóreas se manifiestan de diferentes maneras para ejercer la adquisición de recursos en los gradientes: ambiental, posición bajo la copa y profundidad del suelo. Los resultados sobre la posición bajo la copa, indican la distribución horizontal de las raíces y con ello algunos de los mecanismos para la adquisición de recursos como es el efecto de los rasgos radiculares de las especies. Siendo así, la longitud de raíces finas es muy heterogénea y muestra una tendencia descendiente desde la parte más cercana al fuste hacia el borde de la copa. En la literatura no se encuentran estudios similares; sin embargo, en lo referente a las diferencias con respecto a la profundidad. Zhou y Shangguan (2007)



mostraron que la máxima longitud de raíces finas de tres especies arbóreas en ambientes áridos se presentaron en la capa superficial de suelo (0-15 cm) y disminuyó con el aumento de la profundidad. Otro estudio concuerda con esta afirmación, indicando que la longitud de raíces finas varió significativamente entre las profundidades del suelo, siendo aproximadamente 12,9 y 9,3 veces superiores en el estrato superficial que en las profundidades de 40 y 50 cm, respectivamente (Makita *et al.* 2011). Este comportamiento es revelado también por las especies en nuestro estudio, mostrando mayores longitudes de raíces en la capa superior del suelo y con diferenciación en las dos profundidades para *Tabebuia* y *Guazuma* (Cuadro 2) (Bingham y Bengough 2003; Ponti *et al.* 2004). Este resultado coincide con los altos contenidos de humedad en la profundidad 0-20 cm para todas las especies, mostrando una evidente reacción positiva en la longitud de las raíces con el aumento en la humedad en el suelo.

La densidad de raíces finas mostró diferencias de las especies en las épocas climáticas de acuerdo a la posición bajo la copa y la profundidad del suelo. Estos resultados apoyan la hipótesis que hay diferencias de la densidad de raíces finas entre épocas climáticas. Así, existe un aumento de la densidad en época lluviosa, ya que en un ambiente más húmedo favorece la densidad de raíces porque se presentan efectos en la disponibilidad de los nutrientes y los cambiantes regímenes hidrológicos para diferentes especies de árboles. Este resultado es acorde con la investigación de Rytter y Rytter (2012), quienes evidencian que las raíces finas aumentaron pasando de 2,29 a 3,41 g dm<sup>3</sup> en *A. incana* y de 0,55 a 0,76 g dm<sup>3</sup> en *S. viminalis* en presencia de humedad.

De acuerdo a la posición bajo la copa, las especies arbóreas presentan mayor densidad de raíces finas cerca al fuste y disminuye al aumentar la distancia hacia el perímetro de la copa. Este resultado es acorde con Olsthoorn *et al.* (1999) y Catalin Petritan *et al.* (2011) quienes encontraron una relación negativa entre la biomasa de raíces finas y la distancia al tronco de árbol. Este comportamiento presumiblemente se debe a la heterogeneidad estructural en la distribución de las raíces finas y el patrón específico de enraizamiento de las especies de acuerdo a los gradientes expuestos (Comas y Eissenstat 2004).

También en el gradiente de profundidad, la densidad de raíces finas presenta una tendencia decreciente, siendo mayor en la capa superior del suelo (0-20 cm) y disminuye en la segunda profundidad (20-40 cm). En otros estudios se ha demostrado este mismo comportamiento ya que el contenido de arcilla, la humedad, el contenido de nutrientes y temperatura juega un papel importante en la capa superficial del suelo. Rodríguez (2011) menciona que se encuentran diferencias de cantidades de nutrientes entre las especies de *Guazuma* y *Crescentia* y entre profundidades, debido a la presencia del árbol. 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).

### **3.5.3 Tipos funcionales de plantas (TFP) y estrategias de vida**

Los rasgos radiculares de las especies difieren de acuerdo a la presencia o ausencia de humedad en el suelo y con ello la disponibilidad de recursos. Las estrategias y medios de vida están relacionados con las condiciones extremas cambiantes a lo largo de un año dentro del escenario climático regional. De esta manera, El TFP1 en la época de lluvia se relaciona con valores de longitud de raíces finas bajos y se relaciona levemente con valores altos de SRL; esta conformado por *Albizia* y *Guazuma* (Figura 17 ). En la época seca se le suma *Enterolobium* (Figura 19) y se asocia a bajos valores de SRL y densidad de raíces finas. Valores altos de SRL se interpretan como una capacidad alta de exploración rápida de los recursos en el suelo para sustentar altas tasas de actividad metabólica (Reich *et al.* 1999). También se observa que la distribución horizontal de las raíces junto a la elongación en profundidad mantienen una gran actividad en un perfil de suelo con condiciones abundantes de contenido de humedad (0-20 cm). Por la funcionalidad del rasgo SRL, *Albizia* y *Guazuma* presumiblemente extraen humedad activamente, para *Albizia* del horizonte superficial y profundo para *Guazuma*. Por consiguiente, en este grupo de especies, se da el mantenimiento de un mejor status hídrico para mantener un mejor crecimiento activo. Este mecanismo es ejercido por la dependencia a la accesibilidad de recursos y, en mayor medida, con el aumento de la humedad del suelo, la fertilidad, materia orgánica y la oferta de nitrógeno (Bingham y Bengough 2003). En este último caso, Romero (2010) encontró que había mayores concentraciones de nitrógeno bajo la copa de *Albizia*.

La densidad de las raíces puede interpretarse como una estrategia de adaptación para hacer frente a la disminución de la humedad y al secado del suelo. Hecho que les confiere a las especies la capacidad de explorar áreas del 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 lluvia, la disponibilidad de nutrientes es, presumiblemente, más elevada debido a que con la humedad estimula la actividad en el suelo y, con ello, el ciclo de nutrientes y su adquisición por las raíces (Reich *et al.* 1998; Hodge 2004). Todos estos comportamientos ligados a los rasgos de SRL y densidad de raíces finas se asocian a la estrategia adquisitiva adoptados por el TFP1.

*Coccoloba* en la época lluviosa presenta mayores longitudes radiculares y, en menor medida, altas densidades de raíces finas. En la época seca presenta también una alta densidad radicular. La longitud está relacionada con la habilidad de la planta para obtener los recursos del suelo (Escamilla 1991). Una alta longitud de raíces, de acuerdo al posicionamiento bajo la copa, puede conferir una mayor eficiencia en la adquisición de los recursos del suelo. También existe una relación de la profundidad de elongación y el enraizamiento con el contenido de humedad del suelo. La rápida sustitución de las raíces finas es utilizada por este TFP como un mecanismo de la especie para hacer frente a las condiciones ambientales limitantes. Con ello, se espera que las raíces finas en la superficie del suelo, puedan presentar particularmente alta actividad fisiológica debido a que son estructuras cruciales para la captación de los recursos, sobre su dominio de la biomasa total de las raíces.

La densidad de raíces finas refleja la capacidad potencial de absorción (Makita *et al.* 2011). *Coccoloba* presenta una mayor densidad de las raíces permitiéndole que ocupe un mayor volumen de suelo y la exploración de zonas ricas en recursos (Silberbush y Barber 1983; Caldwell y Richards 1986). Otro mecanismo empleado por este tipo de planta es la adquisición de los recursos en la época de lluvia, cuándo la disponibilidad es alta. Estos mecanismos son propios del tipo de estrategia adquisitiva con alto potencial hídrico. Todo lo relacionado refleja una alta adaptación de las especies arbóreas de los sistemas productivos ganaderos de áreas semiáridas, donde la disponibilidad del agua varía estacionalmente. Además, en *Coccoloba*, puede ser influyente el hecho que presenta

múltiples troncos, siendo así, que las raíces tienen la posibilidad de crecer al inicio del tronco adulto y tienen bastantes ramificaciones (Jourdan 2012).

Olivero (2011) y Sotelo (2012 inédito) encontraron que *Coccoloba* ejerce un alto sombreado por su alta densidad de copa. Este hecho influye en la evaporación de agua en el suelo lo cual puede explicar el ligero mayor contenido de humedad observado en la época seca. El mantenimiento de raíces activas en un suelo moderadamente seco puede mejorar el agua interna de la planta y las relaciones a través de un mayor uso de la humedad del suelo (Prieto *et al.* 2012). Esta condición le confiere un mejor nivel y regulación hídrico en los periodos de escasez de humedad, y 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 la estrategia conservadora que permite consumir continuamente la humedad disponible. De acuerdo a los mecanismos empleados a lo largo de los dos periodos climáticos, este TFP combina la estrategia adquisitiva en la época de lluvia (abundancia de agua) con la estrategia conservadora en estados de escasez de agua.

El TFP3, formado por *Tabebuia*, *Enterolobium* y *Crescentia*, en la época lluviosa se asocia a los rasgos de longitud y SRL bajo. Estas especies adoptan una estrategia adquisitiva ya que con la llegada de las lluvias muestran 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 radical (Tsutsumi *et al.* 2002; Comas y Eissenstat 2004) para adquirir los recursos en las condiciones cambiantes de abundancia de agua en el suelo de acuerdo a la época climática. Esta humedad conlleva una alta actividad radicular y, consecuentemente, lleva a una alta inversión de recursos y alta actividad metabólica de la plantas.

En la época seca, el TFP3 está constituido por *Crescentia* que se asocia a valores no tan altos del rasgo SRL. Esta estrategia en condiciones de escasez de agua, se muestra como conservadora, logrando mantener la actividad de la planta durante la época seca pero de una forma donde el consumo de agua no es tan elevado, logrando mantener un bajo estrés hídrico al comienzo de la temporada seca. Por otro lado, bajo la copa de *Crescentia*, el suelo en época seca presenta un mayor contenido de humedad en la segunda profundidad

del suelo (20-40 cm), lo que está relacionado con una RBD baja. 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 (Lillis y Fontanella 1992; Azócar A. 2000) y es propio de la estrategia conservadora.

En la época seca se conformó el TFP4, constituido por *Tabebuia*, que se asocia a bajos valores de SRL y adopta un comportamiento similar a una dormancia durante la sequía. Periodo en el cual el desarrollo y actividad metabólica se suspenden temporalmente, reduciendo al mínimo la actividad de sus rasgos de adquisición. Todo lo anterior son mecanismos que se asocian a la estrategia de conservadora. *Tabebuia* es otra especie que combina la estrategia adquisitiva en la época de lluvia con la conservadora en época seca.

#### **3.5.4 Conocimiento local relacionado con los rasgos de raíces**

El proyecto FunciTree combina los atributos relacionados con el rendimiento de los árboles en su medio ambiente tales como la eficiencia del uso del agua, la tolerancia a la sequía, provisión de forraje, las interacciones con las especies de los pastizales y la capacidad de fijación de nitrógeno, con rasgos de especies definidos culturalmente por los productores ganaderos. Los rasgos de importancia cultural están directamente vinculados a los rasgos eco-fisiológicos (FunciTree 2012).

Los productores en Belén reconocen los SE de protección a fuentes de agua y resistencia a la sequía, los cuales están asociados a los rasgos funcionales de las raíces de las especies arbóreas. Las características identificadas por los productores en las raíces para prestar estos dos servicios son: a) el ser abundantes y amplias que equivale al rasgo de densidad de raíces; b) raíces profundas que podría asimilarse al rasgo de longitud (Mosquera 2010). Los productores identificaron 32 especies arbóreas asociadas al SE de protección de fuentes de agua y los rasgos relacionados son raíces profundas y abundantes (Mosquera 2010). Las especies prestadoras del servicio de protección de fuentes de agua comunes al presente estudio son: *Albizia*, *Enterolobium*, *Coccoloba*, *Guazuma*, *Tabebuia*. El conocimiento local de los productores coincide con los resultados de esta investigación en valorar los rasgos de longitud y densidad de raíces, de acuerdo a los patrones que

presentan las especies en las fincas. Para el SE de resistencia a la sequía, los productores mencionan el rasgo de longitud para poder sobrevivir a los periodos de sequía. Las especies identificadas por los productores son: *Albizia* y *Enterolobium* que de igual forma coinciden con los resultados obtenidos en el presente estudio. En este sentido, el conocimiento local con respecto a los rasgos funcionales de las raíces coincide en gran medida con los resultados de la investigación científica y los SE que la población percibe de las especies presentes en los SSP.

### **3.5.5 Asociación con las herbáceas**

En las asociaciones de las especies arbóreas con herbáceas se separó *Crescentia* del grupo de especies por presentar el menor número de especies herbáceas asociadas. Bajo la copa de los árboles de esta especie, una gran parte del espacio es ocupado por los frutos (según observación de campo) lo que puede ser una causa de la baja cantidad de especies herbáceas asociadas a *Crescentia*. Por su parte, *Albizia* y *Coccoloba* presentan una similitud en la cantidad de especies herbáceas asociadas al igual que *Tabebuia*, *Enterolobium* y *Guazuma*. Esto es acorde con lo encontrado por Zapata (2010); quién menciona que la cobertura de especies herbáceas es similar bajo árboles de *Tabebuia* y *Guazuma*. También menciona que las pasturas encontradas presentan una similitud entre 68% y 85%, siendo la pastura abierta y bajo los árboles de *Guazuma* y de *Tabebuia* los tratamientos más similares en cuanto a la composición con 85% de similitud.

### **3.6 Conclusiones**

Los rasgos radiculares de las especies arbóreas cumplen con la función de adquisición de recursos disponibles en el suelo y su comportamiento depende de la filogenia de la especie, los factores ambientales y la fisiología de las planta. De acuerdo con ello, las especies ejercen un tipo de estrategia en respuesta a la sequía y depende de la velocidad con que se agota el agua del suelo agrupándose en tipos funcionales de plantas (TFP) de acuerdo a la estacionalidad climática. Las estrategias que adoptan los TFP de acuerdo a los rasgos radiculares y en respuesta a la sequía o presencia de humedad en el suelo son adquisitiva y conservadora. Así *Coccoloba* se asocia a la estrategia adquisitiva en la época de lluvia, por presentar valores altos de longitud radicular, y conservadora en

época seca por asociarse a valores altos de densidad de raíces finas. *Crescentia* adopta una estrategia adquisitiva, con bajo consumo de agua asociada a rasgos no tan altos de SRL. *Albizia*, *Enterolobium* y *Guazuma* presentan una estrategia adquisitiva que consumen agua y *Tabebuia* ejerce una estrategia adquisitiva asociado a valores no tan altos de SRL y densidad.

En los SSP de áreas semiáridas es muy importante conocer el tipo de estrategias adoptadas por las especies, de acuerdo a la adquisición del recurso agua empleado. Lo cual puede llevar a que diferentes tipos funcionales de plantas coexistan de manera equilibrada. De esta forma, se pueden obtener las interacciones deseadas que permitan implementar sistemas productivos ganaderos sostenibles, diversos y resilientes ante las evidentes condiciones cambiantes del clima. Las estrategias de adquisición y uso de los recursos adoptados por los diferentes TFP permite tener los insumos necesarios para una planificación en el diseño de sistemas productivos multifuncionales, que sean acordes a las necesidades de los productores y con una proyección en los beneficios locales y regionales. Lo cual puede conllevar a aumentos en la producción que tanto han decaído debido a la vulnerabilidad que genera las externalidades del clima.

### 3.7 Bibliografía

- Ad-hoc-AG-Boden. 2005. Bodenkundliche Kartieranleitung – 5. Auflage. Hannover, Germany. En Varga, R. Guía para la descripción de suelos. FAO. Roma 2009. 93 p.
- Andrade, H; Ibrahin, M. 2003. ¿Cómo monitorear el secuestro de carbono en los sistemas silvopastoriles? Agroforestería de las Américas 10(39-40):100–116.
- Andrade, HJ. 2006. Metodologías para la evaluación de dinámica de raíces (diapositivas). Turrialba, CR. 55 diapositivas.
- Alvarado, J; McLennan, B; Sanchez, 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>

- Buurman, P; Hoosbeek, M. 2009. Soils of the Rivas area. Report of a field visit 9-21 November. WUR, The Netherlands. 8 p.
- Caldwell, M; Richards, J. 1986. Competing root systems: morphology and models of absorption. In Givnish TJ (Eds.) *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 251-273.
- 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; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C. 2008. InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Escamilla, J; Comerford, N; Neary, D. 1991. Soil-core break method to estimate pine root distribution. *Soil Science Society of America Journal* 55(6):1722-1726.
- Flores, E. 1999. *La Planta, Estructura y Función*. Cartago, C. R. 884 p.
- FunciTree (Functional Diversity: An ecological framework for sustainable and adaptable agro-forestry systems in landscapes of semi-arid and arid ecoregions). 2012. Functions of woody species cited by interviewed farmers at theTiby site, Mali (en línea) NO. Consultado 14 jun. 2012. Disponible en: <http://cordis.europa.eu/documents/documentlibrary/119659581EN6.pdf>
- Henríquez, C; Cabalceta, G. 1999. *Guía Práctica para el estudio introductorio de los suelos con un enfoque agrícola*. San José, CR, Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo (ACCS). 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 Nicaraguense de Estudios Territoriales). 2010. Características del clima de Nicaragua homepage (en línea). Managua, NI. Consultado 1 jun. 2010. Disponible en: <http://www.ineter.gob.ni/Direcciones/meteorologia/clima%20nic/caracteristicasdelc lima.html>
- INETER (Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales). 2012. Áreas técnicas, meteorología, normas históricas Rivas homepage (en línea). Managua, NI. Consultado 15 feb. 2012. Disponible en: <http://www.ineter.gob.ni/>



- WAFLA (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. WAFLA. 10 p.
- Jackson, R; Mooney, H; Schulze, D. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Ecology*. National Academy of Sciences. 94:7362-7366.
- Jarvis, B. 2000. Chapter One The role of natural products in evolution. *Recent Advances in Phytochemistry* (34):1-24.
- Jensen, W. 1994. *Botánica*. 2ª. ed. Distrito, Federal, MX. 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.
- Jourdan, C. 2012. Densidad de raíces en especies de tallos múltiples (correo electrónico). CATIE, CR.
- León, R. 2001. Comparación de métodos de análisis mecánico de suelos. *Terra Latino Americana* 19(3):219-225.
- 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. en Agroforestería Tropical. Turrialba, CR, 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. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. CATIE. 11 p.

- Mosquera, D. 2010. Conocimiento local sobre bienes y servicios de especies arbóreas y arbustivas en sistemas de producción ganadera de Rivas, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. en Agroforestería Tropical. Turrialba, CR, CATIE. 170 p.
- Nicotra, A; Babicka, N; Westoby, M. 2002. Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* 130(1):136-145. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s004420100788>
- 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. en Manejo y Conservación de Bosques Naturales y Biodiversidad. Turrialba, CR, 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>
- Ponti, F; Minotta, G; Cantoni, L; Bagnaresi, U. 2004. Fine root dynamics of pedunculate oak and narrow-leaved ash in a mixed-hardwood plantation in clay soils. *Plant and Soil* 259(1):39-49.
- 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. México. México, DF, 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. en Agroforestería Tropical. Turrialba, CR, CATIE. 77 p.
- Romero, J. 2010. El efecto de cuatro especies arbóreas en sistemas silvopastoriles, sobre características del suelo en Matiguás y Muy Muy, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. en Agricultura Ecológica. Turrialba, CR, CATIE. 170 p.
- Rytter, R-M; 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. En -Resúmenes- Congreso Internacional de Agroforestería para la Producción Pecuaria Sostenible (6°: 2010: Panamá, Panamá) Multiplicación de los sistemas agroforestales y silvopastoriles para la adaptación y mitigación del cambio climático en territorios ganaderos. Resúmenes / editado por Muhammad Ibrahim y Enrique Murgueitio. – 1ª ed. – Turrialba, C.R: CATIE; CIPAV.
- Sánchez, D; López, M; Medina, A; Gómez, R; Harvey, C; Vílchez, 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 En publicación: Encuentro Nro. 68. UCA, Universidad Centroamericana, Managua: Nicaragua.
- Silberbush, M; Hallmark, W; Barber, S. 1983. Simulation of effects of soil bulk density and p addition on k uptake by soybeans 1. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 14(4):287-296.
- Sotelo, RM. 2012. Efecto de las características y rasgos funcionales de los árboles en la intercepción y distribución de la radiación solar y la temperatura ambiental durante

la época lluviosa en pasturas de Rivas, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 74 p.

Tsutsumi, D; Kosugi, Ki; 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://dx.doi.org/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. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente and S. A. EGRAF. Madrid, España. pp 163-190.

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. en Agroforestería Tropical. Turrialba, CR, CATIE. 153 p.

Zhou, Z; Shangguan, Z. 2007. Vertical distribution of fine roots in relation to soil factors in *Pinus tabulaeformis* Carr. forest of the Loess Plateau of China. *Plant and Soil* 291(1):119-129. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-006-9179-z>

*ANEXO*

**Cuadro 4** Lista de especies herbáceas asociadas a las seis especies arbóreas en SSP de Rivas, Nicaragua

Especies Pastura	Nombre Científico	Especie Arbórea Asociada
abejón	<i>Desmodium procumbens</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
aceituno		<i>Coccoloba y Tabebuia</i>
angleton	<i>Dichanthium aristatum</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
aromo	<i>Phytocelobium oblongum</i>	<i>Enterolobium</i>
arrocillo	<i>Oriza latifolia*</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia y Enterolobium</i>
bejuco	<i>Cissus sicyoides</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
burrugarta	<i>Sourobea sympetala Gilg</i>	<i>Coccoloba</i>
cabeza de vaca		<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
cachito	<i>Stemmadenia robinsinii</i>	<i>Enterolobium</i>
caitedepato	<i>Xiphidium caeruleum</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
cerilla	<i>Cyperus rotundos*</i>	<i>Enterolobium y Guazuma</i>
chichita		<i>Coccoloba</i>
chile	<i>Capsicum sp.</i>	<i>Coccoloba</i>
chiquirin	<i>Myrospermum frutescens</i>	<i>Tabebuia</i>
chischil	<i>Crotalaria acapulcensis</i>	<i>Tabebuia</i>
coquillo	<i>Cyperus iria*</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
cornizuelo	<i>Acacia cornigera</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
Crescentia	<i>Crescentia alata</i>	<i>Crescentia</i>
dormilona	<i>Mimosa pudica</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
engordador	<i>Rhynchosia minima</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
Enterolobium	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	<i>Enterolobium</i>
escoba	<i>Sida acuta</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
escoba blanca	<i>Sida jussieana</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
escoba negra	<i>Sida rhombifolia L.</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
estrella	<i>Cynodon dactylon</i>	<i>Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
flor amarilla	<i>Baltimora recta</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
flor blanca	<i>Croton</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>

gamba	<i>Andropogon gayanus</i>	<i>Albizia, Cresetia, Enterolobium y Tabebuia</i>
guacimero		<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
hierba de pozo	<i>Ixoporus unisetus</i>	<i>Enterolobium</i>
invasor		<i>Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
jaragua	<i>Hyparrhenia rufa</i>	<i>Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
leche perro		<i>Coccoloba</i>
madero	<i>Gliricidia sepium</i>	<i>Tabebuia</i>
malva	<i>Pavonia sidaefolia L.</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
manito		<i>Albizia, Crescentia y Tabebuia</i>
mejorado		<i>Crescentia</i>
mosote	<i>Cenchrus echinatus</i>	<i>Albizia, Guazuma y Tabebuia</i>
Pasto espiga	<i>Setaria parviflora</i>	<i>Albizia</i>
notato	<i>Paspalum notatum*</i>	<i>Guazuma y Tabebuia</i>
Orejila	<i>Portulaca deracea</i>	<i>Enterolobium</i>
panza de burro	<i>Paspalum conjugatum</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
pichegato	<i>Achyranthes aspera</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
popa		<i>Albizia, Crescentia y Enterolobium</i>
sacate		<i>Coccoloba y Guazuma</i>
sacate dulce	<i>Cynodon dactylon</i>	<i>Guazuma y Tabebuia</i>
zacaton	<i>Paspalum virgatum</i>	<i>Albizia, Coccoloba y Guazuma</i>
sereno	<i>Oplismenus burmanii</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
Tabebuia	<i>Tabebuia rosea</i>	<i>Tabebuia</i>
tamarindillo	<i>Phyllanthus niruri</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
tigüilote	<i>Cordia dentata</i>	<i>Guazuma y Tabebuia</i>
trigüillo	<i>Agropyron desertorum</i>	<i>Albizia, Coccoloba, Crescentia, Enterolobium, Guazuma y Tabebuia</i>
zorrillo		<i>Coccoloba</i>

---

(\*) Especies identificadas por Julio E. Morales Can - Centro de Estudios Conservacionistas, Universidad de San Carlos de Guatemala.

#### **4 ARTÍCULO 2. Las adquisiciones de las raíces y la eficiencia en el uso del agua: rasgos radiculares relacionados con rasgos aéreos de especies arbóreas en sistemas silvopastoriles del trópico seco de Nicaragua**

##### **Resumen**

Los ecosistemas terrestres se componen de elementos superficiales y subterráneos que tradicionalmente han sido considerados en forma aislada unos de los otros. Sin embargo, estos componentes interactúan y son influyentes en los procesos ecosistémicos dentro de una comunidad. En el departamento de Rivas, Nicaragua se han iniciado diversos estudios para ser aplicados en alternativas sostenibles del uso de los recursos naturales, enfocados en indagar los rasgos fisiológicos de especies arbóreas. Los rasgos de raíces y aéreos son de suma importancia, ya que utilizan mecanismos para adaptarse a las condiciones extremas en la atenuación a los cambios climáticos. Aquí exploramos los rasgos de seis especies arbóreas: *Albizia saman*, *Guazuma ulmifolia*, *Coccoloba caracasana*, *Tabebuia rosea*, *Crescentia alata* y *Enterolobium cyclocarpum* tanto de la parte aérea como bajo el suelo. Realizando análisis de correlación de Pearson entre dichos rasgos y con la utilización de un análisis de componentes principales, se formaron tipos funcionales de plantas (TFP) de acuerdo a la interdependencia de estos rasgos. El fin de esta investigación es inferir sobre las estrategias de tolerancia o evasión que las especies pueden adoptar para la adquisición y el uso eficiente de recursos en los estados de abundancia o escasez, de acuerdo a la estacionalidad climática característica de la región. Se conformaron cuatro TFP en sequía y tres en lluvia con la interdependencia de los rasgos aéreos y radiculares. *Coccoloba* adopta una estrategia tolerante, *Tabebuia* realiza un escape a la sequía, *Guazuma*, *Enterolobium* y *Albizia* evaden la sequía y *Crescentia* evade la sequía pero de una forma conservadora de la humedad.



## 4.1 Introducción

Las asociaciones árbol-pasto están siendo cada vez más frecuentes en los trópicos secos (Andrade 2007). En Nicaragua, se encuentran agropaisajes dominados principalmente por pastos o tierras cultivadas anualmente que mantienen alguna cobertura de árboles en forma de árboles dispersos, pequeños parches de bosque secundario, matorrales, y bosques ribereños (Harvey *et al.* 2005). Los sistemas ganaderos basados en pasturas con árboles dispersos son tradicionales en la región de Rivas, Nicaragua. Este sistema presenta una fuerte fluctuación en la producción por efecto de un largo período de sequía; que en los últimos treinta años se ha presentado en los meses de noviembre a abril (INETER 2012). Se espera que por la ocurrencia del cambio climático exista un mayor riesgo a la sequía y una intensificación de sequías e inundaciones asociadas con el fenómeno del Niño. Los efectos de los cambios son las alteraciones fisiológicas de las especies por exceder las temperaturas y el aumento del estrés hídrico, provocada por la disminución de la humedad del suelo. Esto con lleva a una disminución en la productividad agrícola y de pastizales (Cifuentes 2009).

La disminución en la producción tienen consecuencias negativas en los medios de vida de las comunidades rurales que se acentúa con las visibles variaciones climáticas actuales (Tobar y Ibrahim 2008). Los sistemas silvopastoriles (SSP) que combina árboles y arbustos con pasturas (Nair 1993), en los últimos años, han sido objeto de atención por la capacidad que tienen los árboles dispersos en potreros para mantenerse en estas condiciones y que pueden jugar un papel muy importante como estrategia de adaptación al cambio climático en fincas ganaderas (Trujillo 2007). Las diversas especies que integran estos sistemas desarrollan diferentes mecanismos de adaptación en varias interacciones edafoclimáticas a través de los rasgos funcionales presentes en los gradientes ambientales (Liu *et al.* 2010); ofreciendo la prestación de múltiples servicios ecosistémicos (SE) (Olivero 2011), oportunidades para la conservación de la biodiversidad, al tiempo que el medio ambiente regional (FAO 2005).

Un SE particularmente importante en Rivas es la tolerancia a la sequía, para mitigar los efectos adversos de las variaciones climáticas características de esta zona (Olivero 2011). Mosquera (2010) encontró que los productores en Rivas identificaron 32 especies de

árboles que prestan el servicio de protección de fuentes de agua. Entre los rasgos funcionales mencionados dentro de la prestación de este servicio, se relacionaron árboles con abundantes raíces (mencionado por el 79% de los productores), raíces profundas (81% de productores), copa densa (100% de productores) y árboles grandes (99% de productores).

Se han realizado estudios para conocer diferentes rasgos funcionales de las especies arbóreas presentes como el realizado por Olivero (2010). Se indagaron diferentes rasgos funcionales de la parte aérea de especies arbóreas y que se encontraron relaciones con las características funcionales para evaluar los procesos ecológicos de tolerancia a la sequía y el uso eficiente del agua. Sin embargo, existe poca información sobre el conjunto de los rasgos funcionales de especies arbóreas que coexisten en ambientes con condiciones adversas. Esta exploración es un tema que ha adquirido mucho interés entre los investigadores ya que es una herramienta que permite simplificar la complejidad florística para entender las respuestas y efectos de la vegetación en términos de procesos ecofisiológicos claves. Con esta información podemos determinar y monitorear los efectos del cambio global y otras consecuencias de la actividad humana (Finegan 2010) sobre las plantas de interés. En este sentido, es importante entender cómo se relacionan los rasgos de las plantas sobre el suelo y debajo del suelo, entre y dentro de las escalas espaciales (Lavorel y Garnier 2002; Diaz *et al.* 2004).

Por todo lo anterior, en esta investigación se ha querido indagar sobre la relación que existe entre los rasgos radiculares que intervienen en los mecanismos de adquisición de recursos y los rasgos aéreos encargados de la inversión de los mismos recursos en especies arbóreas de áreas áridas y semiáridas del trópico seco presentes en SSP. De acuerdo a las diferentes estrategias utilizadas, tanto sobre el suelo como bajo él, ayudará a dar indicios en la predicción de las respuestas a escala local de la función de la vegetación en los sistemas productivos y especialmente el ganadero. También la importancia de la diversidad funcional para el diseño y manejo de nuevos SSP que generen SE benéficos para los medios de vida de los pobladores.

## **4.2 Materiales y métodos**

### **4.2.1 Zona de Estudio**

El estudio se llevó a cabo en la parte sur del litoral Pacífico de Nicaragua, perteneciente al municipio de Belén, Departamento de Rivas, entre las coordenadas 11°26' latitud norte y 85°49' longitud oeste. Se caracteriza por poseer una sequía estacional de acuerdo a su régimen de aridez (CAZALAC, 2010), en el que la vegetación tiene que adaptarse a largos períodos de aridez (noviembre– abril), durante los cuales la evaporación es muy alta, alternados con una estación lluviosa (mayo – octubre) (Calvo-Alvarado *et al.* 2009). La temperatura oscila entre los 26 y 33°C, la precipitación media es de 1.400 a 1.600 mm anuales. Predominan los suelos molisoles y vertisoles (Sánchez *et al.* 2004; Buurman y Hoosbeek 2009). Los suelos Vertisoles tienen un contenido de arcilla muy alta y alta capacidad de expansión-contracción con la formación de grietas profundas durante la estación seca (Buurman y Hoosbeek 2009). El paisaje se conforma por planicies, 3.948 ha (14%), y sistemas de colinas pequeñas, 24.651 ha (86%) (INIFOM 2005) con elevaciones que oscila entre 100 a 200 m.s.n.m.

El sistema de producción predominante es la agricultura (cultivo de Musáceas, arroz, caña, frijoles y sorgo) y la ganadería extensiva manejada en sistemas silvopastoriles con árboles dispersos en potreros (INETER 2010). La ganadería es una actividad con fuertes perspectivas de crecimiento y cuenta con 12.500 cabezas para la producción de leche y carne (INIFOM 2005).

### **4.2.2 Rasgos Funcionales**

El enfoque de este trabajo es relacionar los rasgos bajo el suelo con los de la parte aérea de la planta. Los rasgos de la parte aérea fueron medidos por Olivero (2011) en su trabajo de investigación y los rasgos de las raíces se midieron en el presente estudio. Cabe destacar que las mediciones de los rasgos utilizadas en las dos investigaciones se realizaron en los mismos individuos. Todo lo anterior nos permite indagar sobre las estrategias que las especies están utilizando ante los cambios drásticos del clima de sequía-inundación propios

del área de estudio, en ese sentido los rasgos evaluados se presentan en el Cuadro 5 para las especies seleccionadas de las bases de datos del proyecto SILPAS y FunciTree: *Guazuma ulmifolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Crescentia alata*, *Tabebuia rosea*, *Albizia saman* y *Coccoloba caracasana*.

**Cuadro 5** Rasgos funcionales de especies arbóreas en SSP de Rivas, Nicaragua  
Fuente: Olivero (2011) y Bucheli (2012)

<b>Rasgo</b>	<b>Descripción</b>	<b>Unidad</b>	<b>Fuente</b>
<b>Toda la planta</b>			
CH	Altura de copa	m	Olivero (2011)
CD	Densidad de copa	%	Olivero (2011)
PH	Fenología de hoja		Literatura
<b>Hoja</b>			
SLA	Área específica foliar	m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup>	Olivero (2011)
LDMC	Contenido de material seca en la hoja	mg g <sup>-1</sup>	Olivero (2011)
LRWC	Contenido relativo de agua en la hoja	%	Olivero (2011)
<b>Tallo</b>			
TDMC	Contenido de material seca en la rama	mg g <sup>-1</sup>	Olivero (2011)
TRWC	Contenido relativo de agua en la rama	%	Olivero (2011)
<b>Raíz</b>			
Long	Longitud	cm cm <sup>-3</sup>	Bucheli (2012)
RBD	Densidad	g cm <sup>-3</sup>	Bucheli (2012)
SRL	Longitud específica radicular	mg cm <sup>-3</sup>	Bucheli (2012)
Lenporvol	Longitud volumétrica		Bucheli (2012)
Surf Área	Superficie de área	cm <sup>2</sup>	Bucheli (2012)
ProjArea	Proyección de área	cm <sup>2</sup>	Bucheli (2012)
Diam	Diámetro	mm	Bucheli (2012)
RootVolume	Volumen	cm <sup>3</sup>	Bucheli (2012)
<b>Suelo</b>			
MC	Contenido de humedad	%	Bucheli (2012)
BD	Densidad aparente	g cm <sup>-3</sup>	Bucheli (2012)

La selección de estos rasgos se debió a una priorización apoyada en información secundaria para saber que rasgos se involucran en la adquisición de recursos y el proceso interno de la planta y que interviene en los servicios ecosistémicos de uso eficiente del agua y tolerancia a la sequía. También se tuvo en cuenta los objetivos de la investigación y los alcances que pretende obtener el proyecto FunciTree; asimismo, que tengan la posibilidad de ser medidos.

#### **4.2.2.1 Particularidades de los rasgos medidos**

- Densidad de copa (DC): medida con un densiómetro esférico convexo de espejo (Forestry Suppliers Inc., EE.UU.) en cuatro puntos cardinales bajo la copa del árbol.
- Área específica foliar (SLA): se siguió el protocolo de Cornelissen *et al.* (2003).
- Contenido de materia seca de la hoja (LDMC): se utilizó el mismo procedimiento que para el SLA.
- Contenido relativo de agua en la hoja (LRWC): es la fracción de agua almacenada en una hoja en comparación con la cantidad de agua almacenada cuando se satura. Este rasgo se diferencia de LDMC en que es una estimación promedio del contenido de agua, en lugar del contenido de materia seca.
- Contenido de materia seca en la ramita (TDMC) y contenido relativo de agua de la ramita (TRWC): el peso seco de una rama terminal dividida por su masa saturada de agua dulce.
- Fenología de la hoja (PH): obtenida de la literatura Flora de Nicaragua (Steven 2001) y Árboles de Centroamérica (Cordero y Boshier 2003).
- Los rasgos de raíces se describieron en el artículo 1

#### **4.2.3 Análisis de la información**

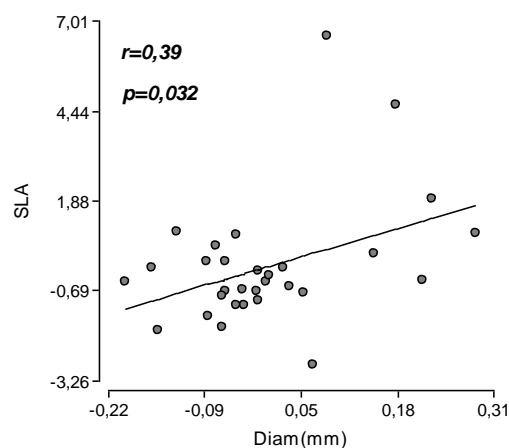
Analizamos la información utilizando la correlación de Pearson para representar las relaciones entre los rasgos radicales y aéreos. Con la matriz general de análisis de Pearson se determinó la dirección y la importancia de estas asociaciones, con un intervalo de confianza del 95%. La matriz también fue acompañada de diagrama de dispersión entre los elementos de la matriz, con el objeto de poner en evidencia pares de datos. Los análisis

estadísticos se realizaron utilizando el paquete de software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo 2008).

### 4.3 Resultados

#### 4.3.1 Correlaciones en época de lluvia

Las correlaciones entre los rasgos radiculares y aéreos de las seis especies arbóreas presentes en los SSP de Rivas revelaron que existieron variables que mostraron correlaciones de Pearson con los coeficientes de los valores significativos de correlación (Cuadro 6;  $r > 0,60$ ,  $p < 0,0001$ ). En la época lluviosa, la correlación positiva mas fuerte entre rasgos aéreos y radiculares, se encontró entre el diámetro de raíces finas (Diam) y longitud específica foliar (SLA) ( $r > 0,60$  y  $p = 0,032$ ) (Figura 20).



**Figura 20** Correlación Pearson entre diámetro de raíces finas (Diam) y área específica foliar (SLA) de especies arbóreas en SSP de Rivas, Nicaragua.

También es interesante que a mayor longitud de raíces, menor SLA ( $r > 0,60$   $p = 0,07$ ) (Figura 21); del mismo modo, que a mayor longitud específica radicular mayor contenido de agua en la rama y contenido de materia seca.

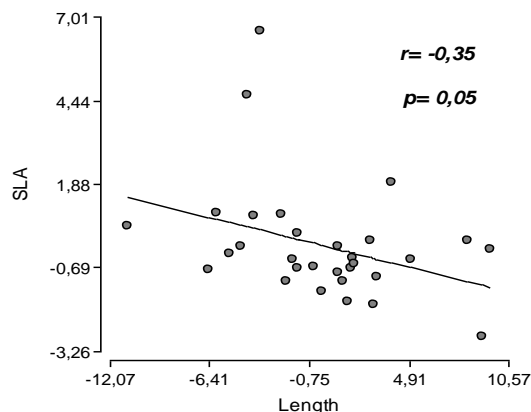
**Cuadro 6** Correlaciones Pearson en época de lluvia entre rasgos aéreos y radicales de seis especies arbóreas en SSP en Rivas, Nicaragua

Rasgos	RBD	BD	CH %	LRWC	TRWC	SLA	LDMC	Length	ProjArea	SurfArea	Diam	LenPerVol	RootVolume
RBD	1												
DA	-0,12	1											
CH %	0,3	<b>-0,47 **</b>	1										
LRWC	-0,11	0,07	-0,19	1									
TRWC	-0,18	0,08	0,09	0,08	1								
SLA	-0,12	-0,26	0,14	-0,17	-0,15	1							
LDMC	-0,11	0,07	-0,19	<b>1 *****</b>	0,08	-0,17	1						
Length	0,34	-0,08	0,24	<b>-0,31 *</b>	0,25	<b>-0,35 *</b>	-0,31	1					
ProjArea	0,34	-0,29	0,27	-0,29	0,28	-0,21	-0,29	<b>0,89 *****</b>	1				
SurfArea	0,34	-0,29	0,27	-0,29	0,28	-0,21	-0,29	<b>0,89 *****</b>	<b>1 *****</b>	1			
Diam	0	<b>-0,46 **</b>	0,04	-0,07	0,11	<b>0,39 *</b>	-0,07	-0,01	<b>0,4 *</b>	<b>0,4 *</b>	1		
LenPerVol	0,34	-0,08	0,24	-0,31	0,25 *	<b>-0,35 *</b>	<b>-0,31 *</b>	<b>1 *****</b>	<b>0,89 *****</b>	<b>0,89 *****</b>	-0,01	1	
RootVolume	0,29	<b>-0,42 *</b>	0,25	-0,24	0,26	-0,06	-0,24	<b>0,68 *****</b>	<b>0,94 *****</b>	<b>0,94 *****</b>	<b>0,66 *****</b>	<b>0,68 *****</b>	1
SRL	<b>-0,65 *****</b>	0,35	-0,16	<b>-0,33 *</b>	0,16	-0,12	<b>-0,33 *</b>	0,08	0	0	-0,17	0,08	-0,08

Para la explicación de las abreviaturas, véase el Cuadro 5

(\*) Valor de significancia al 0,05% donde:

0.05	*	Significativo
0.01	**	Moderadamente significativo
0.001	***	Medianamente significativo
0.0001	****	Altamente significativo
<0.0001	*****	



**Figura 21** Correlación Pearson en época de lluvia entre longitud de raíces finas y área específica foliar (SLA) de especies arbóreas en SSP de Rivas, Nicaragua.

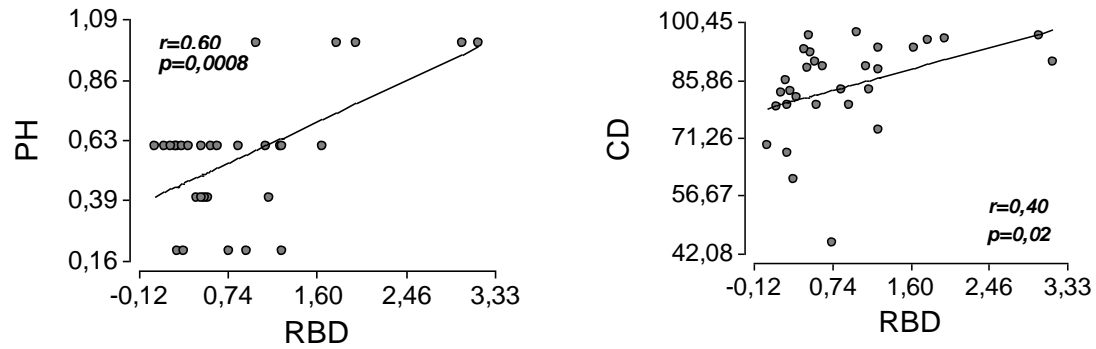
Además se presentaron correlaciones entre rasgos de la misma índole, es decir entre rasgos radiculares como superficie de área radicular/proyección de área radicular; o entre rasgos aéreos como materia seca/contenido de agua en la rama. Estas dos correlaciones fueron las mas fuertes ( $r=1$  y  $p<0,0001$ ) y resultan interesantes debido a la complementariedad entre los rasgos involucrados. De esta forma, una correlación ligeramente más débil, pero que se esperaba positiva, se presentó entre la longitud específica radicular y la densidad aparente del suelo ( $r>0,60$   $p=0,05$ ).

#### 4.3.2 Correlaciones en época seca

Las variables que mostraron correlaciones positivas Pearson con los coeficientes de los valores significativos de correlación ( $r> 0,60$ ,  $p<0,0001$ ) (Cuadro 7).

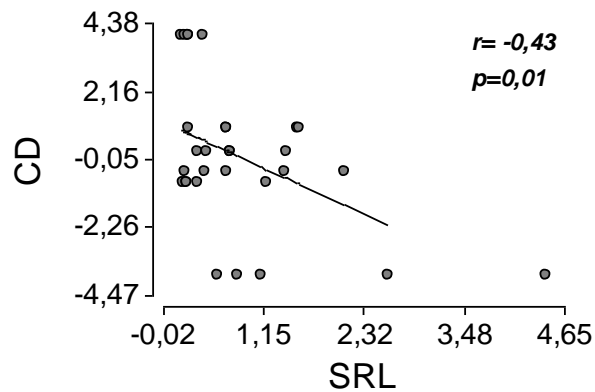
Se ve una correlación positiva interesante entre densidad radicular (RBD) y fenología de hoja (PH) ( $r=0,60$  y  $p=0,0008$ ), en la que a mayor RBD mayor es la PH que esta influenciada por las especies deciduas las cuales pierden sus hojas en la época seca. También es consecuente la correlación RBD y densidad de copa (CD) aunque el valor de  $r$  es menor a 0.60 la significancia es alta (Figura 22).





**Figura 22** Correlación Pearson entre densidad radicular (RBD) y fenología de hoja (PH), densidad de copa (CD), en época seca para especies en SSP

Asimismo, diversas variables mostraron correlaciones negativas con valores de  $r > 0,6$  y  $p < 0,001$ ; de estas, se destacan las correlaciones entre longitud específica radicular (SRL)/ densidad de copa (CD) que aunque la correlación no es fuerte presenta una alta significancia (Figura 23) en esta se observa que a mayor SRL menor CD en la época seca.



**Figura 23** Correlación de Pearson entre longitud específica foliar (SLR) y densidad de copa (CD) en época seca para especies en SSP

**Cuadro 7** Correlación de Pearson en época seca para rasgos aéreos y radiculares de seis especies arbóreas en SSP de Rivas, Nicaragua

Rasgos	Length	ProjArea(cm2)	SurfArea (cm2)	AvgDiam (mm)	LenPerVol (cm/m3)	RootVolume (cm3)	RBD	SRL	CH %	CD
Length	1									
ProjArea (cm2)	<b>0,93 *****</b>	1								
SurfArea (cm2)	<b>0,93 *****</b>	<b>1 *****</b>	1							
AvgDiam (mm)	-0,3	0,04	0,04	1						
LenPerVol (cm/m3)	<b>1 *****</b>	<b>0,93 *****</b>	<b>0,93 *****</b>	-0,3	1					
RootVolume (cm3)	<b>0,65 *****</b>	<b>0,89 *****</b>	<b>0,89 *****</b>	<b>0,47 **</b>	<b>0,65 *****</b>	1				
RBD	<b>0,59 *****</b>	<b>0,55 *****</b>	<b>0,55 *****</b>	-0,14	<b>0,59 *****</b>	<b>0,39 *</b>	1			
SRL	-0,27	-0,28	-0,28	0,1	-0,27	-0,27	-0,23	1		
CH %	0,01	-0,05	-0,05	-0,28	0,01	-0,13	0,23	-0,24	1	
CD	0,03	0,02	0,02	0,05	0,03	0,05	0,35	-0,33	0,26	1
PH	0,14	0,12	<b>0,12 *</b>	-0,11	0,14	0,05	<b>0,61 *****</b>	-0,05	<b>0,48 **</b>	<b>0,63 *****</b>

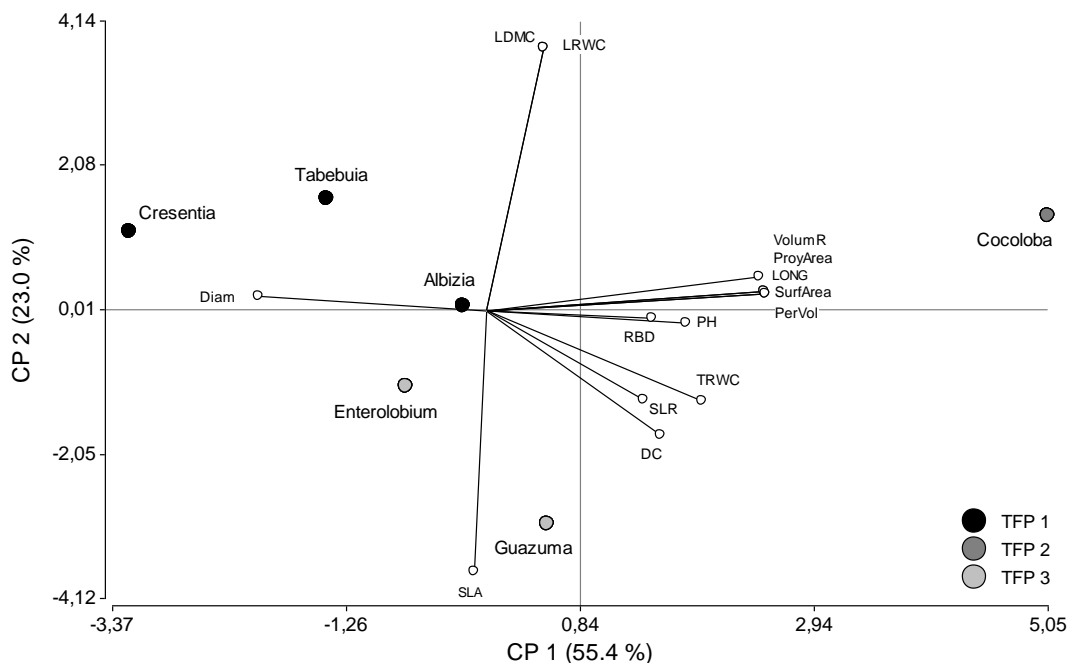
Para la explicación de las abreviaturas, véase el Cuadro 5

(\*) Valor de significancia al 0,05% donde:

0.05	*	Significativo
0.01	**	Moderadamente significativo
0.001	***	Medianamente significativo
0.0001	****	Altamente significativo
<0.0001	*****	

### 4.3.3 Tipos funcionales de plantas (TFP) en época de lluvia

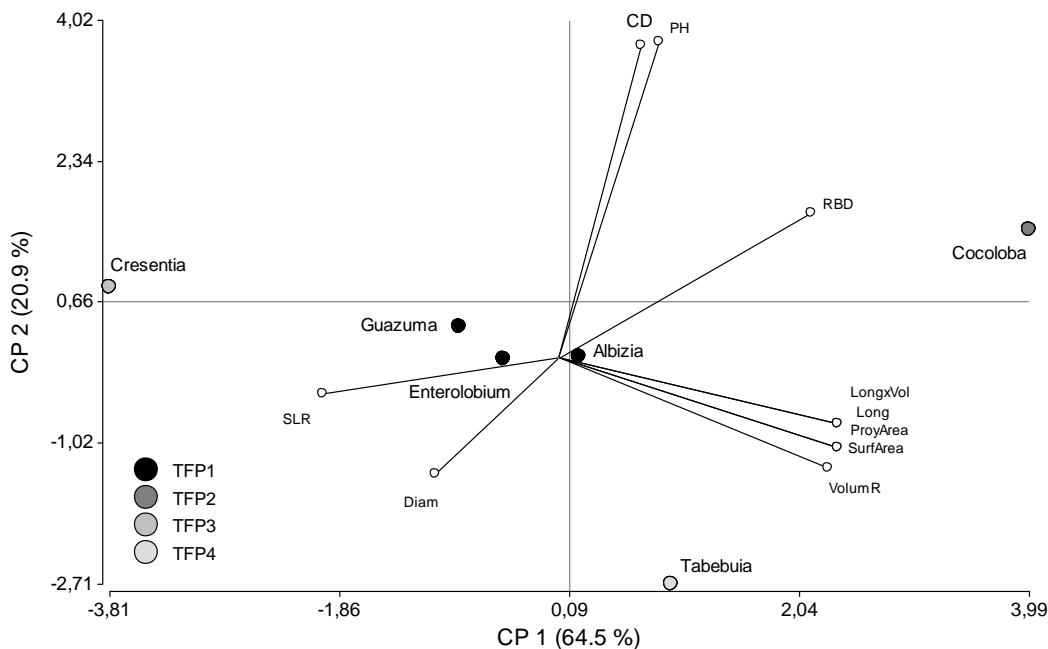
En la Figura 24 se muestra el análisis de componentes principales (CP) para época de lluvia. Este gráfico relaciona los tipos funcionales de plantas con los rasgos radiculares y aéreos; se observa que el eje 1 separa los TFP1 y TFP2 del TFP3. En el eje 2, separa los TFP1 y 3 del TFP2. El TFP1 constituido por *Crescentia*, *Tabebuia* y *Albizia* se caracteriza por presentar mayores diámetros de raíces y menor materia seca, densidad de copa y longitud específica radicular; el TFP2 representado por *Coccoloba* se encuentra asociado a rasgos radiculares como volumen radicular, proyección de área de raíces, longitud radicular, superficie de área radicular y mas levemente con longitud volumétrica radicular, también presenta menores diámetros de raíces finas y el TFP3 (*Enterolobium* y *Guazuma*) esta asociado a mayor longitud específica foliar y menor contenido de agua en el foliolo y en la rama



**Figura 24** Componentes principales por rasgos radiculares y aéreos en época de lluvia de TFP en SSP de Rivas, Nicaragua, 2011.

#### 4.3.4 Tipos funcionales de plantas (TFP) en época seca

La interdependencia entre rasgos funcionales y los tipos funcionales de plantas es descrita en un biplot producto del análisis de componentes principales. El CP1 separa los TFP2 y TFP4 de los TFP3 y TFP1. En cambio el CP2 separa al TFP2 del TFP4 y el TFP3 del 1. El TFP1 se caracteriza por presentar mayores diámetros de raíces y longitud específica radicular con menor densidad radicular y densidad de copa. El TFP2 es conformado por *Coccoloba*, que presenta mayor densidad de raíces finas. En cambio, el TFP3 (*Crescentia*) presenta menor densidad de raíces finas y rasgos radiculares de longitud, superficie de área, proyección de área y volumen radicular. A su vez, el TFP4 conformado por *Tabebuia*, está asociado a menor densidad de copa y fenología de hoja con mayores rasgos radiculares (Figura 25). El componente principal uno explica el 64% de los dos componentes.



**Figura 25** Componentes principales por rasgos aéreos y radiculares en época seca de TFP en SSP de Rivas, Nicaragua

## **4.4 Discusión**

### **4.4.1 Correlaciones rasgos radiculares-aéreos**

Los rasgos de adquisición (radiculares) y los de uso y asignación (aéreos) de los recursos se correlacionan en dependencia de múltiples factores; sin embargo, el que nosotros presentamos se relaciona con la variabilidad climática estacional que rige la presencia o ausencia de los recursos en un sitio determinado (Joslin *et al.* 2006; Majdi *et al.* 2008). En la época lluviosa la correlación entre diámetro de raíces finas con SLA se da presumiblemente porque el diámetro interviene en la translocación de los recursos adquiridos, por tanto a mayor diámetro mayor SLA. Este comportamiento se da en función de maximizar los recursos adquiridos. Para la época lluviosa, también se presentó una correlación negativa entre la longitud de raíces finas y el SLA; en el estudio de Markesteijn y Poorter (2009) realizan la misma correlación sin ser significativa para ellos.

En la época seca las correlaciones dadas fueron entre densidad de raíces y los rasgos aéreos de fenología de hoja y densidad de copa; no se han encontrado reportes en la literatura. Sin embargo, se presume que esta correlaciones se presentan por la correspondencia positiva entre la función de las raíces de adquisición de recursos del suelo y la translocación de los mismos a las partes aéreas de la planta para el funcionamiento integral de la planta. De forma negativa se correlacionó la SRL con la densidad de copa. Markesteijn y Poorter (2009) encontraron una correlación significativa entre SRL y la relación de área foliar que podría asumirse como concordante con nuestro estudio.

De acuerdo a las correlaciones presentadas se puede identificar que los valores de los rasgos radiculares están medianamente correlacionados con los rasgos aéreos de la planta en la mayoría de las especies. De los 8 rasgos radiculares se correlacionaron 4 de un total de 6 rasgos aéreos.

### **4.4.2 TFP y estrategias adoptadas**

Las especies tratadas en el presente estudio se agrupan de diferente forma de acuerdo a los rasgos funcionales y las respuestas fisiológicas a perturbaciones en ambientes contrastantes (época climática). Los rasgos y respuestas de las especies determinan las

estrategias, las compensaciones en la adquisición de los diferentes recursos por parte de las plantas como lo es la asignación de biomasa en diferentes tejidos y las economías del uso de los recursos. Lo anterior indica que existen fuertes paralelismos entre la parte aérea de las plantas y las funciones radiculares, como las correlaciones encontradas en nuestros resultados de las especies estudiadas, presentes en áreas semiáridas (Xu y Li 2006; Butterfield y Briggs 2011); como es el caso de la región de Rivas, Nicaragua. La naturaleza de las relaciones entre los rasgos funcionales de facilitación también pueden variar a través de la ontogenia (Valiente-Banuet *et al.* 2010).

#### **4.4.2.1 Época de lluvia**

En la época de lluvia, los rasgos radiculares se relacionan con los rasgos aéreos de forma negativa. Los rasgos radiculares tienden a disminuir y los aéreos tienden a aumentar para la mayoría de las especies a excepción de *Coccoloba* (TFP 2), que se afianza más en los rasgos radiculares encargados de la adquisición de recursos. En esta especie se destaca la longitud de raíces finas que interviene en gran medida en la captura de agua y nutrientes; que a su vez, hace inversiones en la parte aérea de la planta destinando gran parte de estos recursos en las hojas y ramas. Un reflejo de este comportamiento es visto con la asociación de los rasgos aéreos de: fenología de la hoja, contenido relativo de agua en la rama y en menor medida la densidad de copa. Se sugiere que este es un efecto del cambio ecofisiológico de la planta ante las precipitaciones. Esta especie de árbol utiliza una estrategia de generar tejidos económicos (baja SLA, alta longitud de raíces) para maximizar la fotosíntesis y el agua captada durante los primeros eventos de lluvias y, por ende, la disponibilidad de humedad del suelo (Butterfield y Briggs 2011). Esta estrategia funcional corresponde a las características de una estrategia tolerante conservadora (Diaz *et al.* 2004). Se realiza una conservación de los recursos capturados y determina directamente el uso del agua en la planta y el estado hídrico de la misma; por lo tanto, determina su respuesta a la aclimatación y la adaptación a los cambios previstos en las futuras condiciones de agua (Xu y Li 2006).

El TFP1 integrado por *Crescentia*, *Tabebuia* y *Albizia* se encuentra asociado a altos diámetros de raíces. Las raíces más gruesas se han dedicado a ejercer una mayor fuerza de penetración en el suelo, mayor sostenimiento a la baja humedad del suelo y tienen mayores

tasas de transporte de agua dentro de la raíz. Esto significa una gran inversión en la translocación de los recursos a las partes aéreas de la planta. Por eso hay una relación positiva entre el diámetro de raíces finas y la SLA. El diámetro radicular además de ser precursor de la transferencia y conductividad de los recursos, también es predictor de las tasas de crecimiento relativo y menor longevidad de las hojas. En el estudio de Wright y Westoby (1999) se vio que el SLA aumentó en un sitio donde las condiciones de disponibilidad de recursos fueron favorables. Este TFP con los mecanismos descritos muestran una estrategia evasiva adquisitiva. Esta estrategia también es adoptada por el TFP3, integrado por las especies *Enterolobium* y *Guazuma* que se asocian a una alta SLA y bajos valores de materia seca y contenido de agua en el foliolo.

#### 4.4.2.2 Época seca

Para la época seca el TFP2, representado por *Coccoloba*, se asocia fuertemente al rasgo de densidad de raíces finas y continua asociado a los demás rasgos radiculares en una forma más leve. Indica un incremento en la masa radicular, también de forma muy leve se asocia a los rasgos aéreos de densidad de copa y fenología de hoja. Este mecanismo le permite mantener su actividad en el periodo de sequía utilizando las reservas adquiridas durante el periodo lluvioso que fue de alta adquisición de recursos. A su vez, le permite una longevidad alta durante el periodo de sequía. Mecanismos que lo relacionan con una estrategia tolerante conservadora.

Las especies del TFP1 (*Guazuma*, *Enterolobium* y *Albizia*) utilizan mecanismos de consumo rápido de las reservas. Agotan los tejidos densos, como es la densidad de copa, para reducir al mínimo la pérdida de agua y por ende disminuyen la fotosíntesis y tienen bajos valores en rasgos de SLR y diámetro radicular. Las especies entran así en un estado de latencia. Los mecanismos adoptados por este TFP corresponden a la estrategia evasiva adquisitiva.

*Tabebuia* se agrupa diferente durante esta la época seca, se asocia levemente a rasgos radiculares pero conserva el mecanismo de disminución de perdidas de recursos. Muestra baja densidad de copa, con la pérdida de las hojas y la disminución en la producción de biomasa aérea, mecanismos que limitan las pérdidas de agua por

transpiración. Otro comportamiento adoptado es el de ejercer una aceleración en el ciclo reproductivo al producir flores en el inicio de la sequía (según observaciones de campo). Con ello, al igual que el TFP1 acogen la estrategia evasiva adquisitiva ya descrita.

*Crescentia*, en el TFP3, presentó bajos valores en rasgos radicales y también disminuyó su actividad aérea. Se sugiere que adopta una estrategia evasiva conservadora, en la que hace uso de sus reservas y va disminuyendo su actividad metabólica con una pérdida no tan agresiva de su follaje. *Tabebuia* se convierte en la única especie que cambia su estrategia de adquisitiva en época lluviosa a una conservadora en época seca. Mecanismo mostrado por Olivero (2011) ya que presenta los valores más altos de contenido de materia seca de la hoja ( $418,24 \text{ mg g}^{-1} \pm 13.99$ ). Altos valores de densidad de los tejidos de las hojas indican altas inversiones y defensas de la hoja, como también una hoja de vida útil más larga. Estos comportamientos se relacionan con la estrategia evasora de las condiciones de estrés ante la disminución de la humedad. Implica un uso más conservador del agua en el que supone una exploración por parte de las raíces eficientes en el suelo seco (Saint-Clair 1981; Valladares *et al.* 2004).

La diferenciación funcional de las especies de acuerdo a las estrategias funcionales: el tipo funcional de la raíz de una planta y la asignación de biomasa en los diferentes tejidos, así como las variantes fisiológicas, revelan las compensaciones en la adquisición de los diferentes recursos. Esto es fundamental en la determinación de la estrategia del uso del agua. Las especies de la región semi-árida muestran estrategias que favorecen los recursos bajo el suelo (agua y nutrientes) y sobre el suelo (la luz) para su adquisición durante el periodo de estrés hídrico. Utilizan el mecanismo de aumentar las tasas de fotosíntesis por unidad de área foliar con el fin de mantener reservas internas para compensar la escasez de recursos durante la sequía (Wright y Westoby 2002). La disponibilidad de recursos para controlar principalmente la variación en rasgos de la economía de recursos y la asignación de estos entre los órganos de la planta que son considerados principalmente estructurales; como tallos, raíces o metabólicamente activos como las hojas y las estructuras reproductivas (Kerkhoff *et al.* 2006).



#### **4.4.3 Los rasgos funcionales desde la perspectiva de los productores y FunciTree**

El objetivo principal del proyecto es proporcionar a los productores ganaderos un portafolio de especies arbustivas y árboles regionales adecuados, relacionados con la prestación de SE en eficiencia del uso del agua, la tolerancia a la sequía, entre otros y basados en los rasgos o atributos de las especies (FunciTree 2012). En el marco de esta premisa, la indagación de los rasgos funcionales de adquisición y uso de los recursos del suelo especialmente el agua aporta insumos importantes que contribuyen al entendimiento de como un grupo de especies arbóreas responde y se desarrolla en ambientes con características de sequía e inundaciones estacionales muy marcadas.

Los rasgos de las raíces relacionados complementariamente con los rasgos aéreos de las plantas son importantes desde la percepción cultural de los productores, los cuales se encuentran estrechamente relacionados con las funciones ecológicas que cumplen. Este argumento se observa en el estudio de Mosquera (2010), donde los productores relacionan los rasgos funcionales de las raíces y aéreos con ciertas características que ellos identifican en determinadas especies de árboles. Por ejemplo el 100% de los productores relacionan a los árboles de raíces profundas (longitud de raíces) como genízaro (*Albizia saman*) y guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*) con la supervivencia durante los largos periodos de sequía. Atribuyen este hecho a que las raíces de estas especies pueden alcanzar el agua a niveles muy profundos. Nuestros resultados son acordes con el conocimiento local, coincidiendo con los rasgos de *Albizia*, quien presenta altos valores de longitud en la profundidad 20-40 cm. Este rasgo se relaciona con una estrategia adquisitiva, donde la especie elonga sus raíces para la captura de recursos indispensables para su supervivencia.

Otro rasgo relacionado con la resistencia a la sequía mencionado por los productores, es la fenología de la hoja. Este rasgo fue contemplado por Olivero (2011) y Miranda (2012), clasificando a las especies que pierden sus hojas como caducifolias. Mosquera (2010) menciona que el 87% de los productores sostienen que la caducidad de la hoja, permite a las especies, ahorrar agua y sobrevivir en la sequía. Para nuestro estudio, el carácter caducifolio de las especies es una estrategia de escape a la sequia asumida por *Tabebuia*, o también, se relaciona con la estrategia evasora a la sequia adoptada por

*Enterolobium*, *Guazuma* y *Albizia*. Por su parte, Miranda (2012) relaciona a diferentes especies arbóreas con la transferencia de la lluvia a través de la copa e igualmente tomamos como ejemplo a *Albizia* y *Enterolobium* con rasgos similares de perennidad de hoja, menciona que la transferencia de agua lluvia de estas especies es de 67% y 84% respectivamente. Este factor también se puede relacionar con el SE de resistencia a la sequía en el sentido que el porcentaje de agua lluvia dejado pasar por las copas de los árboles es abastecedor de la humedad del suelo, la cual es tomada por los árboles para su supervivencia.

Los productores identifican a los árboles que son buenos para sombra a los perennifolios (no pierden su hoja): “especialmente en la época de sequía que es cuando más se necesitan” (Mosquera 2010). Sin embargo, El 88% de los productores prefieren las especies que tengan una sombra rala con hojas pequeñas que permitan el paso de los rayos del sol (densidad de copa) para evitar así la muerte del pasto que podría crecer bajo estas especies. Entre las especies destacadas por los productores de acuerdo al conocimiento local, están: *Enterolobium cyclocarpum*, *Samanea saman*, *Guazuma ulmifolia*, *Crescentia alata*, entre otras. Sotelo (2012 inédito) por su parte, menciona que la densidad de copa se relaciona significativamente con las horas promedio de sombreada ( $p < 0,0001$ ); también hace referencia a genízaro (*Albizia saman*) y guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*), como las especies que proyectan mayor cantidad de sombra en términos de área (m<sup>2</sup>).

Por lo anterior podemos indicar que la investigación coincide con el conocimiento local en diseñar SSP con una combinación de especies que alberguen rasgos y estrategias funcionales deseables que “ayuden a la producción ganadera en la época de sequía”

#### **4.5 Conclusiones**

El estudio permitió visualizar las estrategias de vida que adoptan las especies en ambientes con una estacionalidad climática marcada y que son expuestas a condiciones extremas de sequía y humedad. Se pudo evidenciar a través de los rasgos de adquisición de recursos (radicales) y los de uso e inversión (aéreos); que existen relaciones estrechas

entre la adquisición, la transferencia y las inversiones de los recursos dependiendo de la especie y el ambiente en que se encuentre. También a través de estas relaciones, las especies pueden persistir en medios de condiciones adversas.

Las correlaciones entre rasgos radiculares y aéreos de acuerdo a la estacionalidad climática mostraron que en la época de lluvia, la correlación positiva más fuerte se dio entre el diámetro de raíces finas y la longitud específica foliar y la negativa mas fuerte fue entre longitud de raíces y longitud específica foliar. Mientras, que en la época seca, la correlación más fuerte presentada fue entre el rasgo radicular de densidad y los rasgos aéreos de densidad de copa y fenología de la hoja; por el contrario, la longitud específica radicular muestra una correlación negativa fuerte con densidad de copa. Ante ello se evidenciaron las estrategias funcionales adoptadas por las seis especies estudiadas; las cuales correspondieron a una estrategia de tolerancia como en *Coccoloba*, conservadora como en *Crescentia* y de evasión como en *Albizia*. Todas las correlaciones presentadas se manifestaron mediante su reflejo fisiológico y los mecanismos utilizados como la elongación de raíces y los altos valores en contenido de materia seca. La especie que se muestra más estable de acuerdo a una clasificación de tipo funcional de planta ante los cambios climáticos extremos de sequía y abundancia de humedad es *Coccoloba* que se asocia en gran medida a los rasgos radiculares y de forma mas leve a la fenología de hoja y densidad de copa. Todos estos mecanismos y rasgos coexisten en un sistema productivo generando bienes y servicios ecositemicos benéficos para los productores.

Las especies identificadas por los productores con rasgos comunes a los clasificados por la funcionalidad ecológica son genízaro (*Albizia saman*) y guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*). De acuerdo a los ejemplos mencionados para relacionar el conocimiento local con las investigaciones realizadas en Rivas por el proyecto FunciTree, coincide con los productores en los rasgos funcionales de densidad de raíces, fenología de hoja y densidad de copa relacionados con los servicios ecositemicos de resistencia a la sequía y provisión de sombra. Por su parte, los rasgos radiculares y aéreos de las especies son precursores de SE como el uso eficiente del agua y la tolerancia a la sequia; además de ser un insumo importante en la planificación de nuevos diseños SSP o SAFs en áreas donde los escenarios del cambio climático son poco alentadores y la dependencia económica de los

pobladores es básicamente de los recursos naturales, generando para las comunidades alternativas en los medios de vida y que se proyectan a un contexto local.

#### **4.6 Recomendación**

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 radiculares como aéreos de las especies involucradas en los procesos ecosistémicos que se desean; como también, se debe contemplar la incorporación de especies con diferentes estrategias funcionales para poder mantener en el tiempo una provisión de SE que conllevan beneficios que derivan en medios de vida a la población.

#### **4.7 Bibliografía**

- Andrade, HJ. 2007. Growth and inter-specific interactions in young silvopastoral systems with native timber trees in the dry tropics of Costa Rica. Ph.D. Thesis. Turrialba, CR, CATIE, Bangor, Gwynedd, United Kingdom, University Of Wales (UWB) 250 p.
- Buurman, P; Hoosbeek, M. 2009. Soils of the Rivas area. Report of a field visit 9-21 November. WUR, The Netherlands, 8 p.
- Butterfield, B; Briggs, J. 2011. Regeneration niche differentiates functional strategies of desert woody plant species. *Oecologia* 165(2):477-487. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-010-1741-y>
- Calvo-Alvarado, J; McLennan, B; Sánchez-Azofeifa, 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. Disponible en <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112708008232>
- CAZALAC (Centro del Agua para Zonas Áridas y Semiáridas de América Latina y el Caribe). 2010. Mapa de Zonas Áridas, Semiáridas y Subhúmedas Secas de ALC. homepage (en línea). La Serna, CL. Consultado 30 nov 2010. Disponible en [http://www.cazalac.org/mapa\\_za.php#](http://www.cazalac.org/mapa_za.php#)
- Cifuentes, M. 2009. ABC del cambio climático en Mesoamerica. CATIE Grupo de Cambio Climático 57 p.
- Cordero J; Boshier D. 2003. (eds). Árboles de Centroamérica. Un manual para extensionistas. Oxford Forestry Institute (OFI) Oxford University, Oxford, UK; and

CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza) Turrialba, Costa Rica, 1079 p.

- Cornelissen, J; Lavorel, S; Garnier, E; D'Az, S; Buchmann, N; Gurvich, D; Reich, P; Steege, Ht; Morgan, H; Heijden, M; Pausas, J; Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51(4):335-380.
- Diaz, S; Hodgson, J; Thompson, K; Cabido, M; Cornelissen, J; Jalili, A; Montserrat-Martí, G; Grime, J; Zarrinkamar, F; Asri, Y; Band, S; Basconcelo, S; Castro-Díez, P; Funes, G; Hamzehee, B; Khoshnevi, M; Pérez-Harguindeguy, N; Pérez-Rontomé, M; Shirvany, F; Vendramini, F; Yazdani, S; Abbas-Azimi, R; Bogaard, A; Boustani, S; Charles, M; Dehghan, M; de Torres-Espuny, L; Falczuk, V; Guerrero-Campo, J; Hynd, A; Jones, G; Kowsary, E; Kazemi-Saeed, F; Maestro-Martínez, M; Romo-Díez, A; Shaw, S; Siavash, B; Villar-Salvador, P; Zak, M. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15(3):295-304. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>
- Di Rienzo, J; Casanoves, F; Balzarini, M; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C. 2008. InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina, 336 p.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) 2005. La ganadería extensiva destruye los bosques tropicales en Latinoamérica. (en línea) Roma IT. Consultado 5 oct. 2012. Disponible en <http://www.fao.org/newsroom/eS/news/2005/102924/index.html>
- Finegan, B. 2010. Bosques y arboles en paisajes agropecuarios de Mesoamérica: diversidad funcional, servicios ambientales y los efectos del cambio global. Conferencia: 2010 año internacional de la diversidad biológica. (diapositivas). 29 diapositivas (en línea). Instituto Humbolt Bogotá, CO. Consultado 28 oct. 2010. Disponible en: <http://www.slideshare.net/2010colombia/bosques-y-rboles-en-paisajes-agropecuarios-de-mesoamrica?>
- FunciTree (Functional Diversity: An ecological framework for sustainable and adaptable agro-forestry systems in landscapes of semi-arid and arid ecoregions). 2012. Functions of woody species cited by interviewed farmers at the Tiby site, Mali homepage (en línea). NO. Consultado 14 jun. 2012. Disponible en: <http://cordis.europa.eu/documents/documentlibrary/119659581EN6.pdf>
- Harvey, C; Alpizar F; Chacon M; Madrigal, R. 2005. Assessing linkages between agriculture and biodiversity in Central America: Historical overview and future perspectives. The Nature Conservancy, San Jose, CR, 161 p.
- INETER (Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales). 2012. Áreas técnicas, meteorología, normas históricas Rivas homepage (en línea). Managua, NI. Consultado 15 feb. 2012. Disponible en: <http://www.ineter.gob.ni/>

- INETER (Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales). 2010. Descripción taxonómica de los suelos a nivel de orden homepage (en línea). Managua, NI. Consultado 28 ago. 2010. Disponible en: [http://www.ineter.gob.ni/Direcciones/ordenamiento/Est\\_Suelos/Suelos\\_NivelOrden.html](http://www.ineter.gob.ni/Direcciones/ordenamiento/Est_Suelos/Suelos_NivelOrden.html)
- INIFOM (Instituto Nicaragüense de Fomento Municipal). 2005. Ficha municipal del municipio de Belén homepage (en línea) Managua, NI. Consultado 26 octubre 2010. Disponible en <http://www.inifom.gob.ni/municipios/documentos/RIVAS/belen.pdf>
- 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.
- Kerkhoff, A; Fagan, W; Elser, J; Enquist, Br. 2006. Phylogenetic and Growth Form Variation in the Scaling of Nitrogen and Phosphorus in the Seed Plants. *The American Naturalist* 168(4):E103-E122. Disponible en <http://www.jstor.org/stable/10.1086/507879>
- Lavorel, S; Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16(5):545-556. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- 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.
- Markesteyn, L; Poorter, L. 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology* 97(2):311-325. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01466.x>
- 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. en Agroforestería Tropical. Turrialba, CR, CATIE. 67 p.
- Mosquera, D. 2010. Conocimiento local sobre bienes y servicios de especies arbóreas y arbustivas en sistemas de producción ganadera de Rivas, Nicaragua. Tesis Mag. SC. en Agroforestería Tropical. Turrialba, CR, CATIE. 170 p.
- Nair, PKR. 1993. *An Introduction to Agroforestry*. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. 543p.

- 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. en Manejo y Conservación de Bosques Naturales y Biodiversidad. Turrialba, CR, CATIE. 92 p.
- Saint-Clair, PM. 1981. Guía para Estudiar la Resistencia de las Plantas la Sequía. Canadá, CIDIPEDD. Turrialba, CR, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE. 8:88.
- Sánchez, D; López, M; Medina, A; Gómez, R; Harvey, C; Vílchez, 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 En publicación: Encuentro Nro. 68. UCA, Universidad Centroamericana, Managua, Nicaragua. 14 p.
- Sotelo, RM. 2012. Efecto de las características y rasgos funcionales de los árboles en la interceptación y distribución de la radiación solar y la temperatura ambiental durante la época lluviosa en pasturas de Rivas, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 74 p.
- Stevens, WD; Ulloa C; Pool, A; Montiel, OM. (eds.). 2001. Flora de Nicaragua. Tomo I, II y III. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, Missouri, EEUU. 2556 p.
- Tobar, D; Ibrahim, M. 2008. Valor de los sistemas silvopastoriles para conservar la biodiversidad en fincas y paisajes ganaderos de América Central. CATIE, Turrialba, CR. 40 p.
- Trujillo, J. 2007. Diseños de sistemas de producción ganaderos sostenibles con base a los sistemas silvopastoriles (SSP) para mejorar la producción animal y lograr la sostenibilidad ambiental. Tesis Mag. Sc. en Agroforestería Tropical. Turrialba, CR, CATIE. 103 p.
- Valiente-Banuet, A; Verdú, M; Valladares, F; García-Fayos, P. 2010. Functional and evolutionary correlations of steep leaf angles in the mexical shrubland. *Oecologia* 163(1):25-33. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-009-1520-9>
- 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. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente and S. A. EGRAF. Madrid, España. p.163-190.
- Wright, I; Westoby, M. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87(1):85-97. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00330.x>

Xu, H; Li, Y. 2006. Water-use strategy of three central Asian desert shrubs and their responses to rain pulse events. *Plant and Soil* 285(1):5-17. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-005-5108-9>