



Lo sucedido bajo tierra, no permanece bajo tierra: rasgos funcionales radiculares de árboles aislados en sistemas silvopastoriles y servicios ecosistémicos

MSc. Pilar Bucheli, Tesista FunciTree, mail: pbucheli@catie.ac.cr; Ph.D. Tamara Benjamin, Ph.D. Graciela Rusch, Ph.D. Muhammad Ibrahim, Ph.D. Pere Casals

Resumen

Raíces de las plantas desempeñan funciones fisiológicas; entre ellas: adquisición de recursos (agua, nutrientes) y conducción de sustancias. La adquisición de recursos del suelo depende de la especie, características del suelo y el medio ambiente local. 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. Indagamos los patrones estacionales en profundidad del suelo y posición bajo la copa de la densidad de raíces finas (g m^{-3}), la longitud específica radicular (cm mg^{-1}) y la longitud volumétrica (cm^3) de seis especies arbóreas: *Albizia saman*, *Guazuma ulmifolia*, *Coccoloba caracasana*, *Tabebuia rosea*, *Crescentia alata* y *Enterolobium cyclocarpum* en fincas con sistemas silvopastoriles. Mediante el método directo, se extrajeron muestras de suelo-raíz; 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 y relacionados con las estrategias adquisitiva o conservadora 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.

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

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). La ganadería es manejada en sistemas silvopastoriles con árboles dispersos en potreros y cercas vivas (INETER, 2010), las especies leñosas de estos sistemas pueden responder en forma compleja a la variación climática. 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 se relacionan 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), como a absorción y asimilación de nutrientes y agua (Flores, 1999; Jensen, 1994). Las raíces finas se caracterizan por ser una de las estructuras más dinámicas y activas de la planta y las raíces leñosas o perennes están encargadas del soporte mecánico 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 vivas 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.

Materiales y métodos

Nicaragua presenta una zona seca con una extensión de 41.148,03 km² (WAFLA, 2007). El clima del 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 (noviembre - abril) (Alvarado *et al.* 2009), durante el cual, la precipitación promedio durante los últimos 30 años ha sido de 25,5 mm mensuales y la temperatura promedio de 24,9°C (INETER, 2012). Este periodo, 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: vertisoles y mollisoles (Sánchez *et al.* 2004; Buurman y Hoosbeek 2009).

En los sistemas silvopastoriles con árboles dispersos en potreros del municipio de Belén, Rivas (Olivero, 2011) se seleccionaron las especies: *Guazuma ulmifolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Crescentia alata*, *Tabebuia rosea*, *Albizia saman* y *Coccoloba caracasana* 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). Para cada especie seleccionada se utilizaron cinco repeticiones, con un total de 30 individuos muestreados.

Se realizaron análisis del contenido de humedad utilizando 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 bajo la copa en los puntos 50 y 100% indicados en la Figura 1, tomadas en dos profundidades (0-20 y 20-40 cm). También, se estimó la densidad aparente (BD), 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. Además, se valoró 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 1). Se registró la cantidad porcentual de las especies herbáceas presentes dentro del marco.

Para la determinación de la densidad de las raíces finas vivas, se empleó la metodología directa en la que se colectaron muestras de suelo-raíces utilizando un barreno con volumen de 1256,6 cm³ (cilindro de 8 cm de diámetro por 25 cm de longitud). Las muestras se tomaron en los dos

momentos estacionales (lluvia y seco) y en los sitios indicados de la Figura 1. El procesamiento de las muestras llevo las etapas de prelavado, lavado, identificación y selección de las raíces arbóreas y de pasturas, escaneo con el equipo HPJET 6200, con resolución de 100 ppp y 24 bits de profundidad de campo. Se analizaron las imágenes con el programa WinRHIZO *Arabidopsis* 2012a (Regent Instruments Inc., Quebec, Canadá). Después del escaneo, las muestras se empacaron en bolsas de papel previamente codificadas y se introdujeron en el horno a una temperatura de 65°C por 48 h. Se planteó el diseño estadístico en parcelas sub-sub-sub divididas en el cual los momentos estacionales (época lluviosa y seca) es la parcela principal, cada individuo muestreado fue la subparcela 1, los cuatro puntos de muestro bajo la copa fueron la subparcela 2 y las dos profundidades (0-20 y 20-40 cm), subparcela 3. Se utilizo el de análisis de modelos mixtos para comparar las diferencias entre las especies de carácter estandarizado y una prueba de diferencia de Fisher (LSD). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software estadístico INFOSAT (Di Rienzo, 2008).

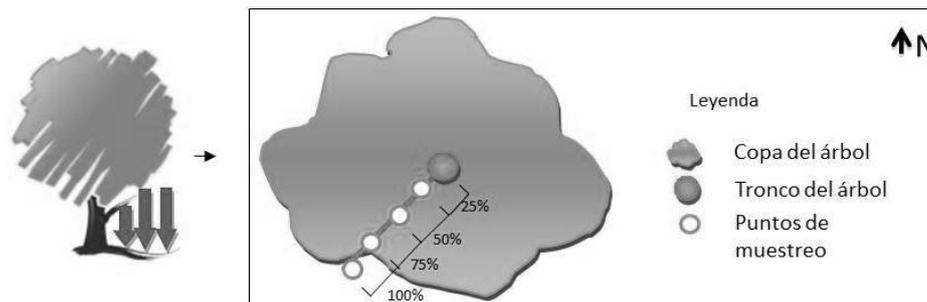


Figura 1. Sitios de toma de muestras para componentes del suelo y raíces finas bajo la copa de los árboles

Resultados y discusión

Componentes del suelo:

La densidad aparente del suelo para las seis especies en estudio es de 1,1 g cm³; valor catalogado como muy suelto (1–1,2 g cm³) en una clase textural franca arcillosa a arcillosa (Ad-hoc-AG-Boden 2005). La densidad aparente del suelo entre las especies no presentó diferencias significativas ($p=0,3633$). En el 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.

El contenido de humedad del suelo 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 (Olivero, 2011).

Un análisis de correspondencia muestra que la composición asociada a *Crescentia* se separa claramente del grupo de especies. Se encontró asociada al 10,7% del total de especies encontrado en el área de estudio. Bajo la copa de *Crescentia*, 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. *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*.

Rasgos de raíces finas

La longitud radicular de las seis especies mostraron diferencias significativas ($p=0,002$) entre épocas climáticas siendo mayor para época seca (13,0 vs 10,9 cm cm^{-3}), con interacción de especie con la profundidad del suelo ($p<0,0001$). Las especies mostraron mayor longitud de raíces finas (13,2 vs 10,7 cm cm^{-3}) en la profundidad de 0-20 cm. *Coccoloba* presentó mayores registros de longitud radicular (17,63 vs 15,82 cm cm^{-3}), datos que contrastan con *Crescentia* que presentó los valores de longitud más bajos en las dos profundidades (7,6 vs 6,9 cm cm^{-3}); la longitud de las raíces finas de esta especie disminuyó en forma marcada con la profundidad (14,5 vs 9,0 cm cm^{-3} a los 0-20 y 20-40 cm, respectivamente) (Cuadro 1). 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. Este resultado es acorde con Makita *et al.* (2011), 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.

Cuadro 1. Longitud de raíces finas (cm cm^{-3}) 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

La densidad de raíces finas (RBD) presentó interacciones significativas entre la época climática, las especies y la posición bajo la copa ($p=0,037$). Las especies tienen mayores RBD en época de lluvia (0,9 vs 0,7 g cm^{-3}). Los resultados de densidad de raíces, 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^{-3} en *A. incana* y de 0,55 a 0,76 g dm^{-3} en *S. viminalis* en presencia de humedad.

De acuerdo a la posición bajo la copa, *Tabebuia* presentó mayor RBD en época de lluvia y en la posición del 25% (1,5 g cm⁻³). Las especies de menor RBD son *Albizia* y *Coccoloba* (0,4 g cm⁻³), 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 2). 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).

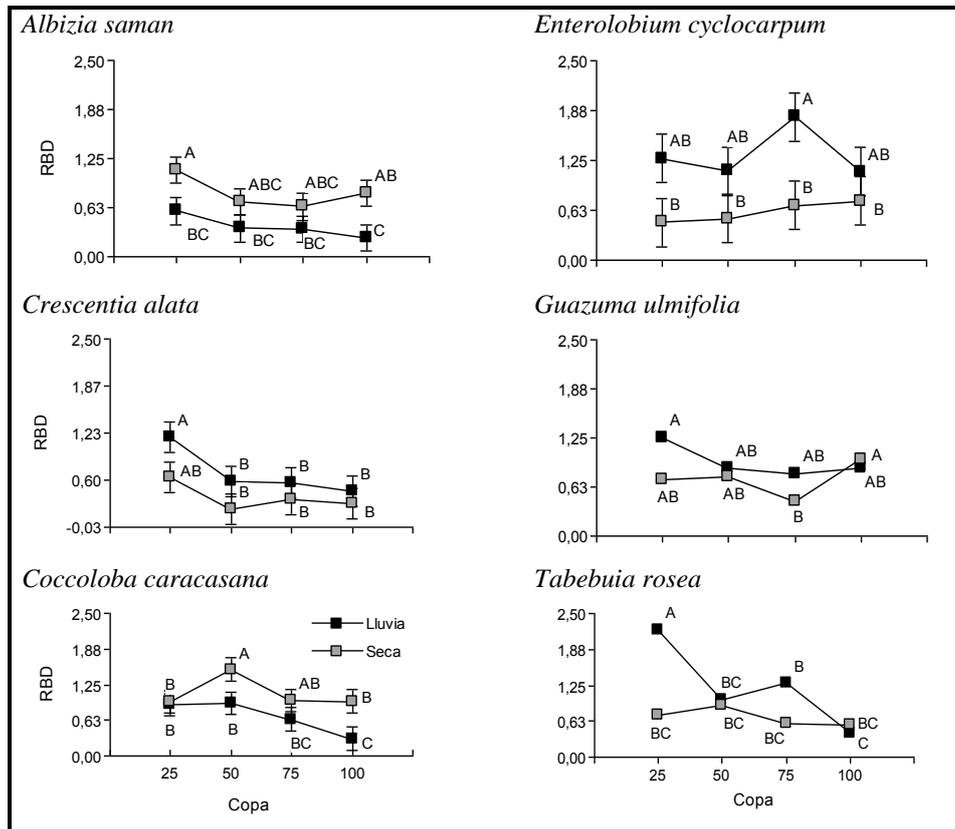


Figura 2. Densidad de raíces finas (RBD, g cm⁻³) de seis especies arbóreas de acuerdo a la posición bajo la copa (25, 50, 75 y 100%) en SSP de Rivas, Nicaragua.

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 g cm⁻³ vs 0,6 g cm⁻³ para 0-20 y 20-40 cm, respectivamente) ($p < 0,0001$). La densidad más alta fue para *Coccoloba* en la profundidad de 0-20 cm (1,24 g cm⁻³) y la más baja es para *Crescentia* en la profundidad 20-40 cm (Cuadro 2). 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).

Cuadro 2. Densidad de raíces finas (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

La longitud específica radículas (SRL) presenta 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 3)

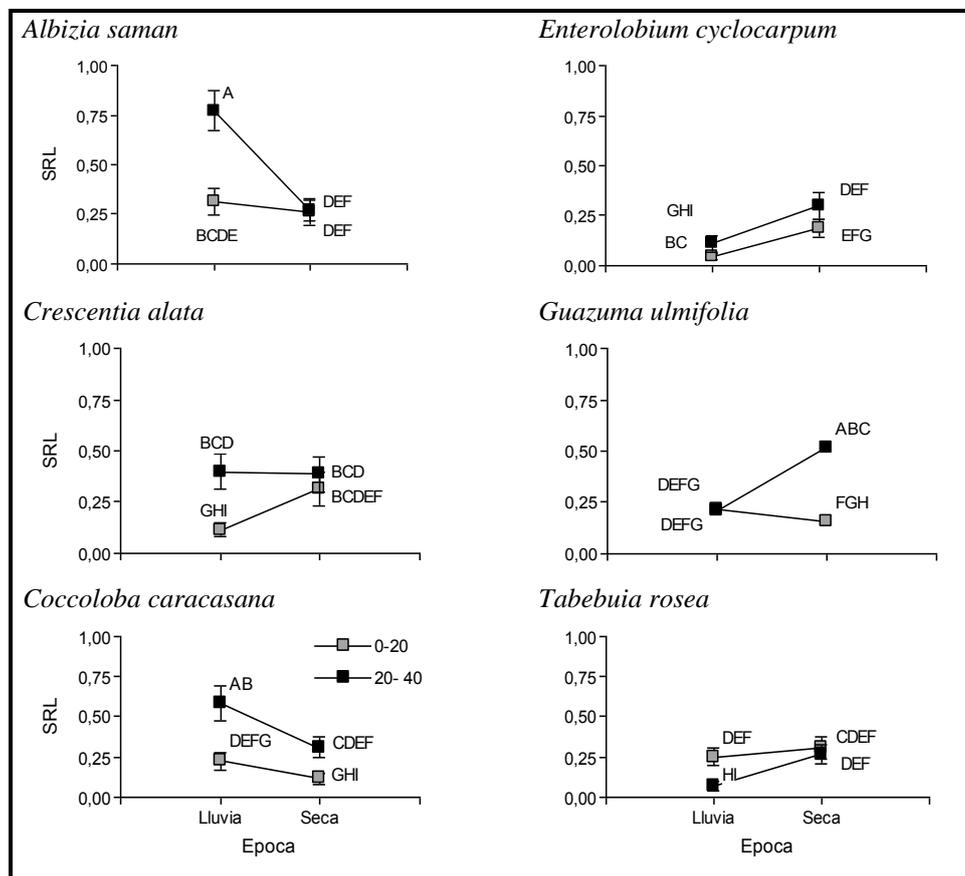


Figura 3. Longitud específica radicular (SRL cm mg) de seis especies arbóreas de acuerdo a la época climática y la profundidad de suelo en SSP de Rivas, Nicaragua.

Tipos funcionales de plantas (TFP) y estrategias de vida

La Agrupación por tipos funcionales de plantas (TFP) de las seis especies arbóreas estudiadas se dio de acuerdo a los rasgos de raíces finas por época climática. En la época de lluvia se conformaron 3



TFP (TFP1: *Tabebuia*, *Enterolobium* y *Crescentia*; TFP2: *Coccoloba*; y TFP3: *Guazuma* y *Albizia*), producto del análisis de conglomerados (método de Ward y distancia Euclídea) (n=6). Para la época seca se conformaron 4 TFP (TFP1: *Enterolobium*, *Guazuma* y *Albizia*; TFP2: *Coccoloba*; TFP3: *Crescentia* y TFP4: *Tabebuia*).

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 (Figura 4). En la época de lluvia 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. Durante la época seca, el análisis de componentes principales (Figura 4, B), el CP1 separa los TFP2 y TFP3 del TFP1 y TFP4. 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.

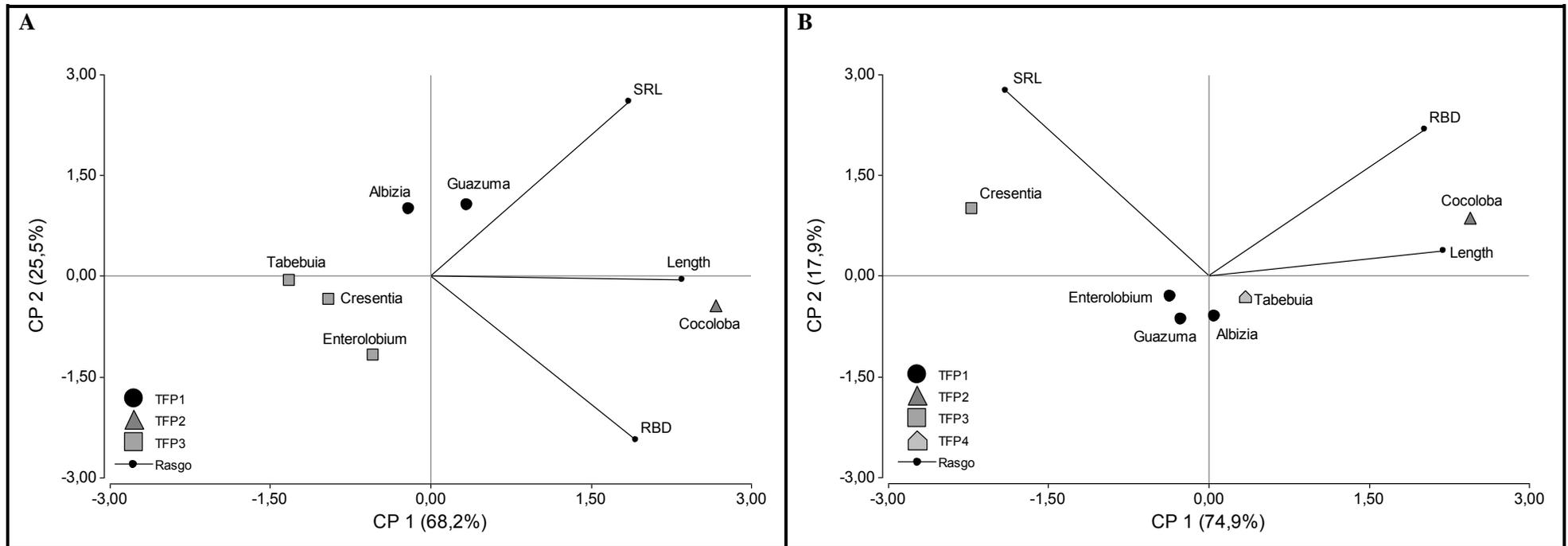


Figura 4. Biplot resultado del análisis de componentes principales con las relaciones entre los tipos funcionales de plantas y rasgos de raíces finas época de lluvia A y época seca B en SSP de Rivas, Nicaragua.



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 (Figura 4, A). En la época seca se le suma *Enterolobium* (Figura 4, B) y se asocia a bajos valores de SRL y densidad de raíces finas. Los valores 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). 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). 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 mas 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, presenta mayores longitudes radiculares y, en menor medida, altas densidades de raíces finas. La longitud está relacionada con la habilidad de la planta para obtener los recursos del suelo (Escamilla 1991). También existe una relación de la profundidad de elongación y el enraizamiento con el contenido de humedad del suelo. 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. Olivero (2011) encontró 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, el TFP2 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 esta 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 sequia. 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.

Conclusión y recomendación

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.

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.



Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por el proyecto FunciTree y CATIE mediante una beca de maestría a P. Bucheli. Agradecemos a la unidad de biometría del CATIE, Fabrice De Clerck, Francisco Pugnaire y Cristophe Jourdan por sus comentarios y valiosos aportes; en Nicaragua a Dalia Sanchez, Melvin Mena durante todo el proceso de campo y a todos los productores y familias que permitieron realizar los muestreos en sus fincas.

Bibliografía

- 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.
- 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 agroforestry 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/caracteristicasdelclima.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.
- 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.
- 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.
- 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>
- 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.
- 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 (6º: 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.

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.