



Implicaciones de las características ecofisiológicas del poró (*Erythrina poeppigiana*) en su manejo en sistemas agroforestales

Pekka Nygren

RESUMEN

Este artículo resume los resultados de un estudio sobre aspectos de la ecofisiología de poró (*Erythrina poeppigiana*), realizado en condiciones naturales del trópico húmedo, y discute sus aplicaciones en su manejo con podas periódicas en sistemas agroforestales. Después de una poda completa, *E. poeppigiana* usa sus reservas de carbohidratos no estructurales para el crecimiento durante varias semanas y la recuperación de las mismas es un proceso lento. La poda causa una mortalidad completa de nódulos fijadores de nitrógeno y la renodulación se inicia 10 semanas después de la poda; período durante el cual los árboles dependen únicamente del nitrógeno del suelo para su crecimiento. Estas dos características explican la intolerancia de la especie a podas muy frecuentes, y justifican el manejo tradicional con dos podas anuales en los cafetales. En todo programa de desarrollo agroforestal y selección de germoplasma de árboles leguminosos se sugiere realizar estudios de la dinámica de las reservas de carbohidratos y nodulación bajo el régimen de podas periódicas, tanto como el análisis de la estructura de la copa y evolución del balance de carbono durante el rebrote.

SUMMARY

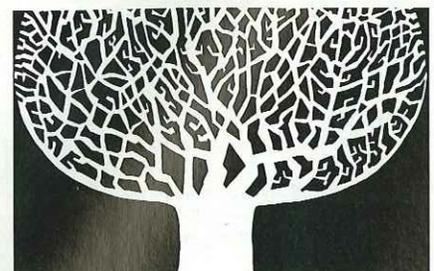
Implications of the ecophysiological characteristics of poró (*Erythrina poeppigiana*) on its management in agroforestry systems.

This article summarizes the results of an ecophysiological study on poró *Erythrina poeppigiana*, carried out under humid tropical field conditions, and discusses their application on the pruning management of the species in agroforestry systems. After a complete pruning, *E. poeppigiana* uses its non structural carbohydrate reserves on growth for several weeks, and the recovery of these reserves is a slow process. The pruning causes complete mortality of dinitrogen fixing nodules and the renodulation starts 10 weeks after pruning; during this period, the trees are dependent on soil nitrogen for their growth. These two characteristics explain the intolerance of *E. poeppigiana* to very frequent pruning, and justify the traditional twice-a-year pruning management in coffee plantations. It is suggested to carry out research on the dynamics of the carbohydrate reserves and nodulation under the management by periodic prunings, as well as the analysis of canopy structure and evolution of carbon balance during the resprouting in the agroforestry development and tree germplasm selection programmes.

Palabras clave: *Erythrina poeppigiana*; agroforestería; fisiología vegetal; poda; nodulación; fijación de nitrógeno.

Los árboles leguminosos de rápido crecimiento han ganado mucha importancia en la silvicultura y agroforestería tropical durante las dos últimas décadas. Estos árboles versátiles son usados para producción de madera, leña y forraje, recuperación de suelos degradados y para múltiples funciones en diversos sistemas agroforestales. En muchos casos el manejo de estos sistemas de producción incluye podas periódicas de los árboles.

El uso de árboles leguminosos, es generalmente, motivado por su capacidad para fijar nitrógeno atmosférico en simbiosis con bacterias de géneros *Rhizobium* o *Bradyrhizobium*, pero los efectos de la poda sobre la simbiosis, la fijación biológica de nitrógeno y el balance de nitrógeno de los árboles son casi desconocidos. Otra característica fisiológica poco conocida a pesar de su importancia en el manejo de podas, es la dinámica de las reservas de carbohidratos no estructurales de las cuales depende la capacidad de rebrote de los árboles.



El intervalo de poda debe ajustarse a los objetivos de producción de forraje. En este sentido, el intervalo es corto, puesto que al inicio del rebrote la producción de hojas es proporcionalmente muy alta (Catchpoole y Blair, 1990; Duguma *et al.*, 1988). En los sistemas de abono verde, como árboles para sombra en cafetales o cultivo en callejones, las podas se realizan para aumentar el reciclaje de nutrientes y evitar la sombra excesiva al cultivo asociado. El intervalo de poda se define según las necesidades de sol o sombra en diferentes fases fenológicas del cultivo para su buen rendimiento (Nygren y Jiménez, 1993).

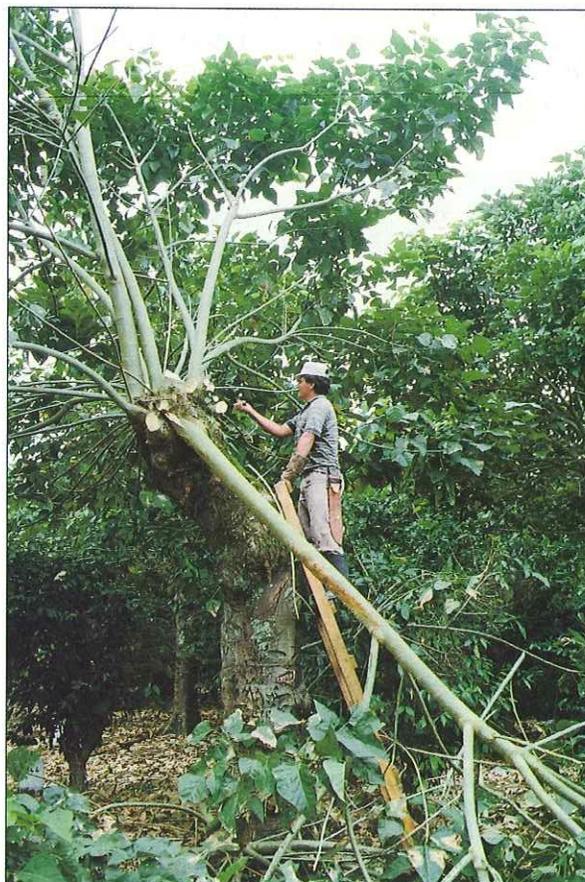
Por otra parte, el objetivo en la producción de leña es una cosecha rica en ramas, lo cual sugiere un intervalo largo (Catchpoole y Blair, 1990; Duguma *et al.*, 1988).

La capacidad de rebrote de los árboles define el intervalo mínimo para su manejo sostenible. El rebrote del follaje se basa en las reservas de carbohidratos (CHO)² no estructurales en las partes restantes del árbol, es decir en el tronco o tocón y las raíces (Erdmann *et al.*, 1993; Tschaplinski y Blake, 1994).

Los árboles que tienen grandes reservas de CHO y que son capaces de recuperarlas rápidamente después de la poda, son los más tolerantes a podas frecuentes. Además, la perturbación del flujo de CHO del follaje hacia los nódulos fijadores de nitrógeno (N₂) causa la muerte de éstos (Sprenst, 1983; Vance y Heichel, 1991) y el nitrógeno (N) para la rebrotación debe ser suministrado por las reservas de N de las partes restantes del árbol y por el N mineral del suelo (Nygren 1995b; Okano *et al.* 1994).

Por lo tanto, el intervalo de poda debe ser suficientemente largo para permitir la recuperación de las reservas de CHO y la fijación biológica de N₂.

El objetivo de la presente contribución es resumir un estudio sobre algunas características ecofisiológicas del poró gigante, *Erythrina poeppigiana* Walpers O.F. (Leguminosae: Phaseoleae), manejada con podas periódicas y



La poda del follaje es una herramienta vital para el manejo de árboles en sistemas agroforestales, que afecta fuertemente también el desarrollo del sistema radicular y nodulación. (Foto: P. Nygren).

presentar las aplicaciones de los resultados en sistemas agroforestales. La especie es uno de los árboles agroforestales más importantes en América Central, noroeste de América del Sur y varias islas del Caribe. *E. poeppi-*

giana desarrolla una simbiosis con *Bradyrhizobium* spp. y es un fijador de N₂ (Escalante *et al.*, 1984). La descripción más detallada de los resultados, los métodos aplicados y la discusión teórica se encuentra en una serie de artículos, que enfatizan el efecto de los factores ambientales sobre el intercambio de dióxido de carbono (CO₂) a nivel de hoja (Nygren, 1995a), el modelaje de la asimilación y estimación del balance de carbono de un árbol entero (Nygren *et al.*, 1995), las relaciones alométricas y su aplicación a la estimación de la biomasa por métodos no destructivos (Nygren *et al.*, 1993), la producción y mortalidad de nódulos fijadores de N₂ (Nygren y Ramírez, 1995) y la dinámica del N en el follaje (Nygren, 1995b).

Trabajo experimental

El trabajo de campo se realizó en la finca experimental La Montaña del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica (9°53' N, 83°39' W, 600 msnm). El clima es tropical húmedo, con Temperatura

media anual de 22,3 °C, precipitación anual de 2 600 mm y evapotranspiración potencial anual de 1 150 mm. La evapotranspiración excede la precipitación sólo en marzo. Los suelos son *Typic Humitropept*. El sitio es ácido



(pH en agua 4,8-5,1) con una saturación de aluminio de 16 por ciento. Las concentraciones de materia orgánica ($49,3 \text{ g dm}^{-3}$), nitrógeno ($2,1 \text{ g dm}^{-3}$) y fósforo ($11,7 \text{ mg dm}^{-3}$) son bajas. Estos factores edáficos, con excepción de la baja concentración de N, son desfavorables para la formación de la simbiosis *E. poeppigiana-Bradyrhizobium*.

Los árboles de *E. poeppigiana* fueron plantados en marzo de 1991 a una densidad de $4 \times 4 \text{ m}$ (625 árboles/ha). El experimento estuvo compuesta de dos secciones. En la primera denomina-

geno del CATIE (Fuentes de propagación (FP) 2660, 2662, 2687 y 2693) y una familia de polinización abierta (FP 2431 del Banco Latinoamericano de Semillas Forestales, CATIE). Seis árboles de cada FP fueron plantados en un diseño al azar dentro de ambas secciones.

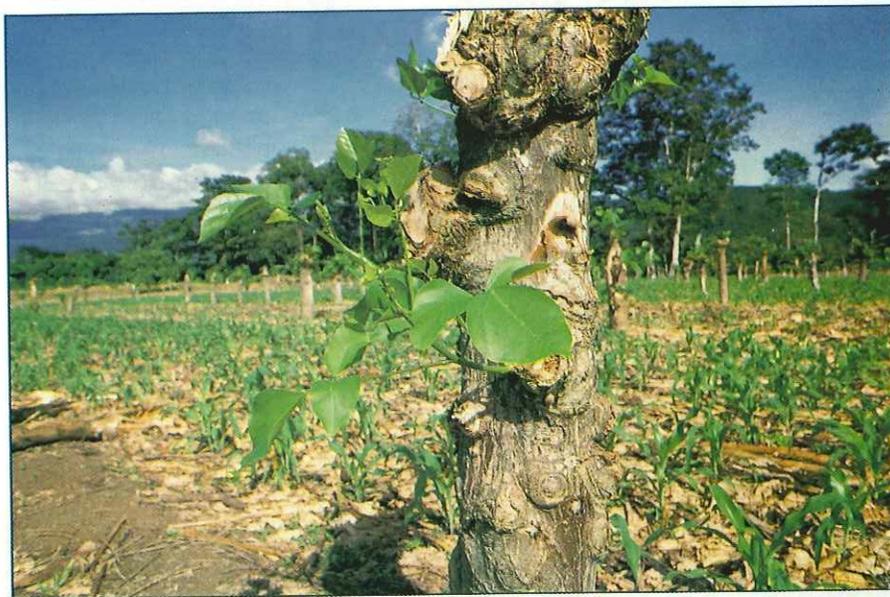
Una poda de formación fue efectuada en mayo de 1991. Seguidamente se realizaron tres podas completas (12 de diciembre de 1991, y 12 de junio y 18 de noviembre de 1992). Estos intervalos corresponden a las prácticas tradicionales de poda de *E.*

significativamente diferente entre los espaciamientos de $4 \times 6 \text{ m}$ (417 árboles/ha) y $2 \times 6 \text{ m}$ (833 árboles/ha), pero fue significativamente menor en $1 \times 6 \text{ m}$, o sea, $1\ 667 \text{ árboles/ha}$ (Nygren y Jiménez, 1993). Según los datos presentados por Sánchez Oviedo (1989), la concentración de nutrientes en el follaje y ramas de esta especie no depende del espaciamiento. Por lo tanto, se asume que los resultados son extrapolables fiablemente hasta la densidad de $1\ 000 \text{ árboles por ha}$ en sistemas agroforestales.

Descripción ecofisiológica de *E. poeppigiana*

Nodulación y dinámica de nitrógeno

La poda causó una senescencia (envejecimiento) casi completa de los nódulos en dos semanas y la renodulación se inició entre la sexta y la décima semana después de la poda (SDP). Posteriormente la nodulación fue muy rápida y la biomasa máxima de nódulos activos (fijadores de N_2) fue registrada en 14 SDP. El pico de la nodulación fue seguido por un período de senescencia (Figura 1). Este período correspondió a un crecimiento foliar lento, lo cual causó una disminución en la acumulación de N en el follaje. Al mismo tiempo inició la caída de hojarasca. Al final del intervalo hubo otro período de crecimiento foliar rápido y, consecuentemente, un aumento en la acumulación de N en el follaje (Nygren, 1995b). En esta fase se observó también un aumento en la biomasa nodular (Figura 1). El mismo patrón de desarrollo fue común en todos los cinco genotipos, pero la cantidad de nódulos producidos varió entre 163 (FP 2687) y 855 (FP 2660) g por árbol durante el Intervalo 3. La pro-



La capacidad de rebrote de los árboles depende de las reservas de carbohidratos no estructurales. (Foto: P. Nygren).

da limpia, los sistemas radiculares de los 30 árboles fueron separados con una barrera plástica a la profundidad de un metro y el suelo fue mantenido manualmente sin malezas. El otro grupo de 30 árboles creció en la sección pasto sin separación de raíces ni deshierba, pero se cortó la vegetación herbácea cada dos meses. Los árboles pertenecían a cuatro clones seleccionados por el Proyecto Árboles Fijadores de Nitró-

poeppigiana en cafetales costarricenses. En adelante, el intervalo de poda entre diciembre de 1991 y junio de 1992 será referido como Intervalo 2 y el intervalo entre junio y noviembre de 1992 como Intervalo 3.

Las mediciones fueron realizadas a los árboles individualmente. Anteriormente se observó que la producción de biomasa por árbol de *E. poeppigiana* no fue

ducción total del FP 2662, presentada en la Figura 1, fue de 468 g, la segunda entre los cinco genotipos (Nygren y Ramírez, 1995).

Estas observaciones muestran que los requisitos de N del follaje regulan la nodulación en *E. poeppigiana* (Nygren, 1995b), de acuerdo con una teoría recientemente formulada sobre el ajuste de la nodulación en plantas leguminosas (Parsons *et al.* 1993). Durante el Intervalo 3, las condiciones de suelo fueron bastante estables, mientras que durante el Intervalo 2 hubo un mes con baja humedad y alta temperatura del suelo. Sin embargo, durante el Intervalo 2 se observó el mismo patrón de desarrollo foliar y nodular, no existiendo correlación entre la nodulación y las condiciones del suelo (Nygren, 1995b; Nygren y Ramírez, 1993).

La acumulación total de N en la biomasa cosechable (hojas y ramas) y hojarasca se presenta en la Figura 2; 54 g de N fueron acumulados en el follaje del FP 2662 en 11 semanas después de la poda (SDP), antes del inicio de la fuerte renodulación. Este corresponde al 30% del N presente en la parte aérea del árbol al momento de la poda. Estas cifras indican que durante las primeras semanas después de la poda hay una acumulación importante de N en los árboles el cual debe ser suministrado por el N mineral del suelo. Los otros genotipos acumularon de 29% (2687 y 2693) a 44% (2660) del N presente en la poda antes de la buena nodulación (Nygren, 1995b). Estos datos no permiten estimar la proporción del N₂ fijado, puesto que las leguminosas noduladas siguen tomando N mineral del suelo. Sin embargo, por la alta biomasa nodular se puede inferir

que la fijación juega un rol importante en la economía de N de *E. poeppigiana*.

La concentración de N fue la más alta en las hojas jóvenes, 54,4-58,4 mg por g de hoja a la edad de 14 días, y disminuyó gradualmente en hojas maduras. Las hojas de *E. poeppigiana* tuvieron una vida bastante corta en las condiciones de Turrialba, variando entre 73 y 87 días en los cinco genotipos, por lo cual hubo una caída importante de hojarasca durante un intervalo de poda de seis meses. La concentración de N en la hojarasca fue alta, 23,3-26,4 mg/g¹ (Nygren, 1995b).

ron una vida bastante corta en las condiciones de Turrialba, variando entre 73 y 87 días en los cinco genotipos, por lo cual hubo una caída importante de hojarasca durante un intervalo de poda de seis meses. La concentración de N en la hojarasca fue alta, 23,3-26,4 mg/g¹ (Nygren, 1995b).

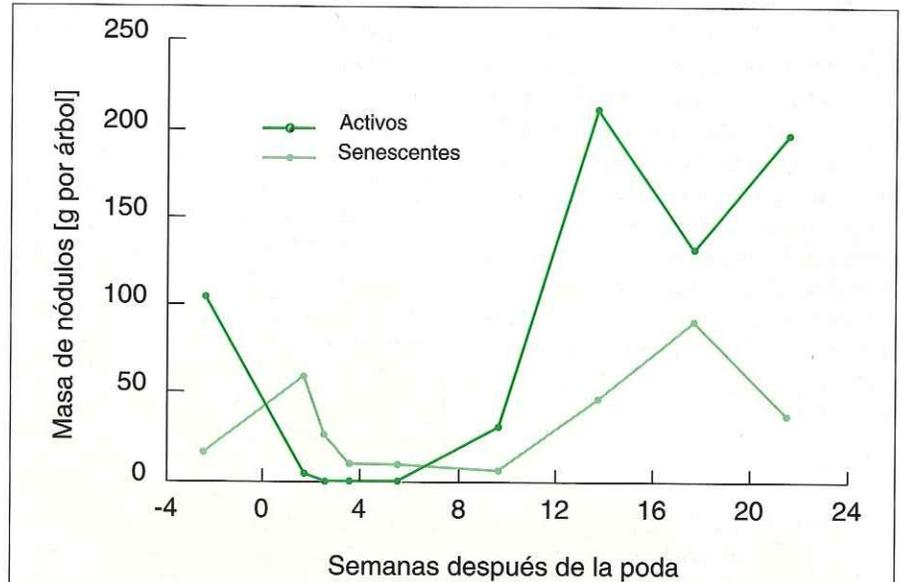


Figura 1. Desarrollo de la biomasa de nódulos activos, fijadores de N₂ y senescentes de *Erythrina poeppigiana* durante un intervalo de poda de 23 semanas (Intervalo 3: 12/06/95 - 18/11/95); FP 2662.

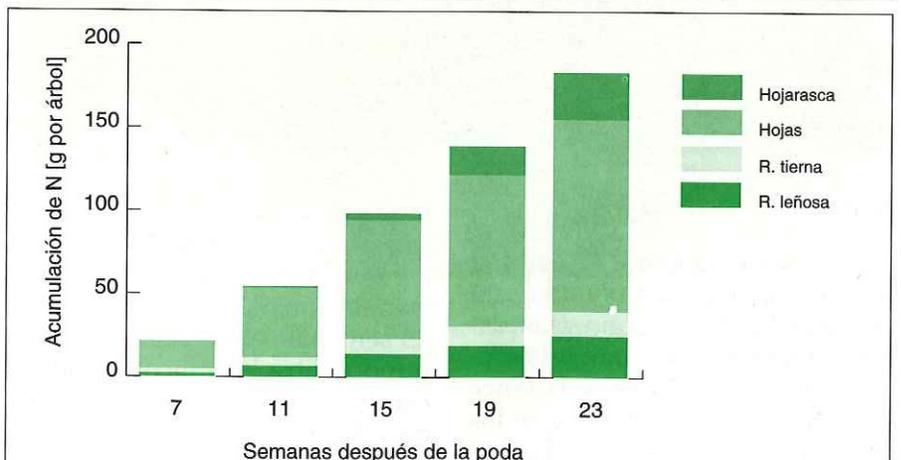


Figura 2. Acumulación total de nitrógeno a la biomasa cosechable (hojas, ramas tiernas y ramas leñosas) y hojarasca de *Erythrina poeppigiana* durante un intervalo de poda de 23 semanas (Intervalo 3: 12/06/95 - 18/11/95); FP 2660.



En el espaciamiento del experimento, el suministro potencial de N al suelo por *E. poeppigiana* fue de 101-168 kg/ha⁻¹ dependiendo del genotipo (Cuadro 1). Los residuos de poda correspondieron a 64-76% del suministro total y la hojarasca a 14-32 por ciento. La descomposición de nódulos representó una pequeña contribución. El proceso de liberación de N de los nódulos senescentes es poco conocido; sobre todo, no se ha cuantificado la proporción del N que es reciclado por el árbol mismo. La experiencia con leguminosas anuales sugiere que, durante el crecimiento, la mayor parte del N de los nódulos senescentes podría ser reciclado por la planta, pero después de una defoliación (poda) podría haber una liberación neta del N al suelo (Sprenst, 1983).

se usó un modelo de simulación basado en la transmisión de la radiación solar a través de la copa y tasa de intercambio de CO₂ en el nivel de hoja. Los datos de entrada del modelo son mediciones de la evolución del área foliar del árbol, la radiación fotosintéticamente activa incidente, medida en la forma de la densidad de flujo de fotones, y la temperatura ambiental (Nygren *et al.* 1995).

El FP 2660 tuvo la mayor eficiencia de conversión de energía a nivel de árbol, 1,63 por ciento; es decir, por cada mol de fotones interceptados, los árboles asimilaron 0,0163 moles (0,196 g) de carbono, y el FP 2662 presentó la menor, 1,11 por ciento (Nygren *et al.* 1995). La eficiencia de la conversión de energía no presentó correlación alguna con la asimila-

ción de hojas, lo cual permite una mayor penetración del flujo de fotones al interior de la copa. Consecuentemente, el árbol con baja densidad de área foliar puede interceptar un mayor número de fotones por unidad de área foliar que un árbol con alta densidad, compensando así por la baja eficiencia de conversión de energía.

Aproximadamente un tercio del carbono asimilado fue usado en la producción de la biomasa cosechable, un tercio fue perdido en la respiración foliar nocturna y en la respiración radicular, y de 10 a 19% fue perdido en la hojarasca durante el intervalo de podas. La acumulación de carbono en el tronco y la producción de biomasa radicular (raíces y nódulos) formaron rubros menores del balance de carbono (Cuadro 2). En la sección pasto la eficiencia de la conversión de energía de los árboles fue aproximadamente igual que en la sección limpia, pero comparando los genotipos, la asimilación total de carbono fue solamente la mitad de los valores observados en la sección limpia. La biomasa cosechable constituyó solamente de 21 a 24% de la asimilación, con excepción del FP 2662 en el cual esta proporción fue del 39 por ciento (Nygren *et al.* 1995).

La evolución del balance de carbono durante un intervalo de poda destaca la importancia de las reservas de CHO en el rebrote de *E. poeppigiana* (Figura 3). Todavía en 15 SDP la asimilación de CO₂ por el follaje no fue suficiente para suministrar todo el consumo de carbono en los órganos de rápido crecimiento -hojas, ramas y nódulos- y la contribución de las reservas de CHO fue 27% en el FP 2660. La contribución de las reservas de CHO al

Cuadro 1. Suministro potencial de nitrógeno al suelo por cinco genotipos de *Erythrina poeppigiana* en diferentes compartimentos de biomasa durante un intervalo de poda de 23 semanas (Intervalo 3: 12/06/92 - 18/11/92); 625 árboles por hectárea.

Fuente de propagación	Suministro total		Entre podas		Después de la poda	
	Por árbol (g/árbol)	Por hectárea (kg/ha ⁻¹)	Hojarasca	Senescencia de nódulos	Residuos de poda	Senescencia de nódulos
2431	162	101	20,3%	3,7%	72,2%	3,8%
2660	268	168	16,3%	7,9%	70,5%	5,3%
2662	202	126	14,0%	5,0%	76,4%	4,6%
2687	172	108	32,3%	1,8%	63,8%	2,1%
2693	166	104	23,3%	3,4%	69,3%	4,0%

Balance de carbono

Aproximadamente 42% de la materia seca de las plantas está compuesta de carbono (Landsberg, 1986). Por lo tanto, el estudio sobre la dinámica y balance de carbono y los factores que los afectan ayuda a entender las bases de la productividad de los árboles. Puesto que la asimilación de carbono por un árbol es difícil de medir en el campo, en el presente trabajo sobre *E. poeppigiana*

lación total de carbono durante un intervalo de poda; pues, a pesar que el FP 2660 tuvo la mayor asimilación, 7,22 kg por árbol en 23 semanas, el FP 2662 fue el segundo entre los cinco genotipos estudiados (Cuadro 2). La densidad de área foliar (área foliar dividido por el volumen de la copa) de estos dos genotipos de alta productividad fue más baja que la de los otros genotipos. La baja densidad de área foliar significa que hay poca superposi-



crecimiento fue en valores absolutos y relativos más baja en los genotipos de menor productividad (los FP 2431, 2687 y 2693) pero todos dependieron parcialmente de las reservas hasta 15 SDP (Nygren *et al.* 1995). Probablemente las reservas de CHO no estructurales están situadas en el tronco y raíces gruesas como en *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp. (Erdmann *et al.*, 1993) y en un híbrido de rápido crecimiento de *Populus* spp. (Tschaplinski y Blake, 1994).

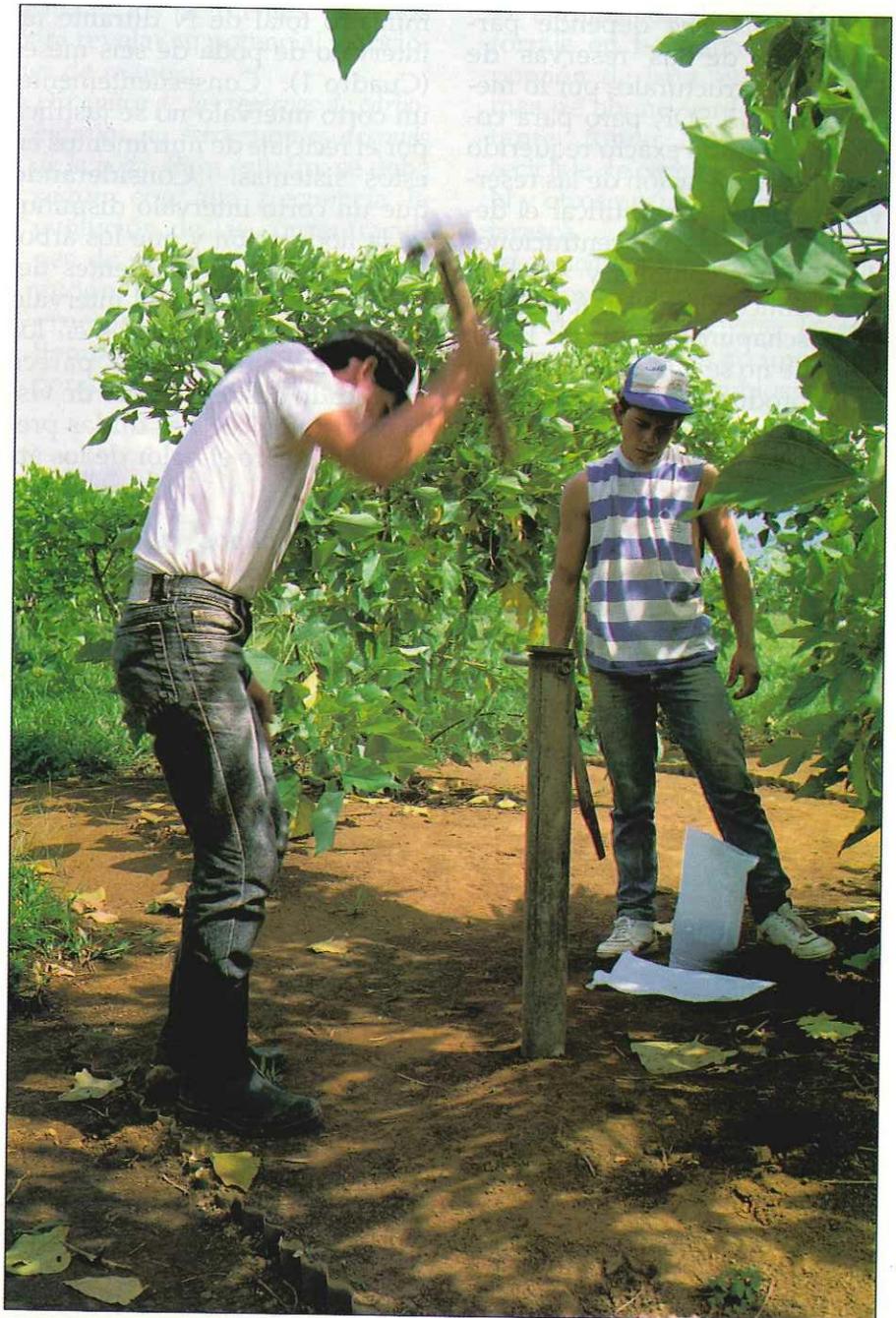
Aplicaciones en el manejo de sistemas agroforestales

Frecuencia de poda

Empíricamente se sabe que las *Erythrina* spp. no toleran una poda muy frecuente (Romero *et al.* 1993), a diferencia de muchas otras especies agroforestales populares como *Gliricidia sepium*, *Leucaena leucocephala* Lam. (de Wit) o *Calliandra calothyrsus* Meissner, las cuales toleran una poda cada dos meses (Catchpole y Blair, 1990; Duguma *et al.*, 1988).

Este estudio reveló dos posibles explicaciones para la intolerancia de *E. poeppigiana* a podas muy frecuentes: la fuerte dependencia de las reservas de CHO durante varias semanas después de la poda y la lenta renodulación.

Los resultados, según los cuales los genotipos más productivos, fueron los más dependientes de las reservas de CHO, permiten inferir que existe retroalimentación entre las reservas y la producción de biomasa. Una gran reserva de CHO permite el rebrote vigoroso después de la poda y, consecuentemente, el restablecimiento rápido de asimilación de carbono, la cual resulta en una mayor producción de bio-



El muestreo de nódulos es un trabajo duro, pero debe ser incluido a la evaluación de los árboles leguminosos en sistemas agroforestales para evitar prácticas de manejo que impidan la nodulación y fijación biológica de nitrógeno. (Foto: P. Nygren).

masa y una formación de mayores reservas de CHO. Si el intervalo de poda es demasiado corto para permitir la recuperación de las reservas de CHO, el sistema de retroalimentación lleva a la degradación de los árboles. Una pequeña reserva de CHO no per-

mite un rápido retoño. Un follaje pequeño no asimila suficiente carbono para la recuperación de las reservas de CHO y en el momento de la siguiente poda las reservas se encuentran bajas, causando aún más problemas en el rebrote.



E. poeppigiana depende parcialmente de las reservas de CHO no estructurales por lo menos hasta 15 SDP, pero para conocer el tiempo exacto requerido para la recuperación de las reservas, se debería cuantificar el desarrollo de las concentraciones de azúcares solubles y almidón en el tronco y en las raíces gruesas (Tschaplinski y Blake, 1994). Aunque no se observó reducción en la producción de biomasa de *E. poeppigiana* podado cada 16 semanas en un estudio de corto

ministro total de N durante un intervalo de poda de seis meses (Cuadro 1). Consecuentemente, un corto intervalo no se justifica por el reciclaje de nutrimentos en estos sistemas. Considerando que un corto intervalo disminuye la nodulación y que los árboles serán más dependientes del N mineral del suelo, el intervalo tradicional de seis meses en los cafetales costarricenses parece justificado desde el punto de vista ecofisiológico. Las dudas presentadas sobre el valor de los ár-

desventaja potencial de la especie. Escobar Múnera *et al.* (1994) encontraron evidencia de competencia por N entre *E. poeppigiana* y frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) al inicio del ciclo de cultivo en un experimento de cultivo en callejones en La Montaña. Sin embargo, el rendimiento del frijol ha sido excelente durante 10 años de experimentación (Soto Pinto *et al.*, 1993). Es posible que la competencia inicial haya favorecido la nodulación del frijol, resultando en un buen suministro de N en la fase de llenado de vainas, cuando los requisitos de N de las leguminosas son altas (Sprent, 1983).

En el mismo experimento, el desarrollo del maíz (*Zea mays* L.) no fue afectado por la competencia por N con *E. poeppigiana* durante 60 días después de la siembra (Haggar y Beer, 1993); es decir, durante el período en el cual los árboles dependen totalmente del N mineral. Además, el suministro potencial de N por *E. poeppigiana* en residuos de poda y hojarasca durante un intervalo (Cuadro 1) es suficiente para las necesidades de un cultivo de maíz en La Montaña, 100 kg ha⁻¹ (NCSU, 1974). Mientras que la competencia por N parece poco probable, existe evidencia del efecto negativo de la sombra de *E. poeppigiana* durante el período de maduración sobre el rendimiento del maíz (Haggar y Beer, 1993; Nygren y Jiménez, 1993; Soto Pinto *et al.*, 1993).

La diferencia en la productividad de *E. poeppigiana* entre las secciones limpia y pasto (Nygren *et al.*, 1995), indica que la competencia con la vegetación herbácea puede afectar el crecimiento de los árboles. La producción de biomasa en la sección limpia (Cuadro 2) fue parecida a la ob-

Cuadro 2. Balance de carbono en cinco genotipos de *Erythrina poeppigiana* durante un intervalo de poda de 23 semanas (Intervalo 3: 12/06/92 - 18/11/92) en la sección "limpia" del experimento. Los valores entre paréntesis corresponden a porcentajes de asimilación.

Fuente de propagación	Uso de carbono en la respiración y crecimiento (kg de C por árbol)					
	Asimilación	Respiración	Biomasa cosechable	Hojarasca	Tronco de poda	Biomasa radicular
2431	3,78	130 (34%)	1,23 (32%)	0,50 (13%)	0,40 (11%)	0,36 (10%)
2660	7,22	2,61 (36%)	2,59 (36%)	0,76 (11%)	0,53 (7%)	0,72 (10%)
2662	5,07	1,61 (32%)	2,27 (45%)	0,49 (10%)	0,24 (5%)	0,46 (9%)
2687	4,41	1,23 (28%)	1,75 (40%)	0,84 (19%)	0,25 (6%)	0,33 (7%)
2693	3,89	1,44 (37%)	1,36 (35%)	0,59 (15%)	0,20 (5%)	0,34 (9%)

plazo (Borel y Benavides, 1993), los resultados sobre la recuperación lenta de las reservas de CHO, sugieren que este intervalo puede causar degradación de árboles a largo plazo. En Guápiles, zona Atlántica de Costa Rica, se observó producción decreciente de una cerca viva de *Erythrina berteroa* Urban podada cada cuatro meses durante cuatro años (Romero *et al.*, 1993).

En asociaciones con cultivos perennes o anuales, la hojarasca de *E. poeppigiana*, rica en N, es un componente importante del reciclaje de nutrimentos en el sistema (Beer, 1988), ya que puede contribuir con más de 20% al su-

bolos fijadores de N₂ como fuentes de N en sistemas agroforestales (Kass, 1995) pueden ser parcialmente generadas por manejo con podas demasiado frecuentes; si los árboles no tienen tiempo para renodularse después de la poda, no se puede esperar que estos se comporten mejor que los árboles no fijadores de N₂.

Competencia potencial con cultivos

La dependencia de *E. poeppigiana* del N mineral del suelo durante varias semanas después de la poda indica que la competencia por N con el cultivo es una



servada en los experimentos de cultivo en callejones en el CATIE (Kass *et al.*, 1989; Nygren y Jiménez, 1993; Sánchez Oviedo, 1989). En cultivo en callejones podría generarse una competencia fuerte, sobre todo con el maíz, pero aparentemente también los árboles se benefician del manejo dado al cultivo. Sánchez Oviedo (1989) observó que en La Montaña la producción de biomasa de *E. poeppigiana* era menor durante el ciclo de maíz que durante el de frijol, y dedujo que la causa era la mayor insolación durante el ciclo de frijol. Estos resultados sugieren que la baja producción puede ser causada también por la competencia con el maíz.

Sugerencias para investigación y selección de germoplasma

E. poeppigiana es uno de los árboles mejor conocidos entre las leguminosas arbóreas tropicales, y el presente estudio ayuda a entender las bases ecofisiológicas de su manejo. El hecho de que un análisis ecofisiológico basado en 20 meses de trabajo de campo resulte en las mismas recomendaciones prácticas que el conocimiento tradicional de los agricultores y en las reportadas durante 20 años de experimentación en diferentes sistemas agroforestales, indica el valor del presente enfoque. Aplicado a especies promisorias menos conocidas, el estudio ecofisiológico permitiría formular instrucciones de manejo rápidamente. Los procesos claves identificados en este trabajo fueron la recuperación de las reservas de CHO no estructurales y la renodulación después de la poda. Además, se destaca la importancia de la arquitectura de la copa para la productividad.

Al iniciar la investigación agroforestal de una leguminosa arbórea poco conocida se sugiere

realizar los siguientes estudios para revelar su potencial y opciones de manejo:

- *Dinámica de las reservas de carbohidratos no estructurales después de la poda.* Para este fin, se debe seguir con alta frecuencia la evolución de las concentraciones de azúcares solubles y almidón en el tronco y raíces gruesas para determinar el tiempo necesario para la recuperación de las reservas. Este

jo: eliminación de pérdidas de forraje en hojarasca, alta proporción de leña, etc. En sistemas de abono verde es importante tomar en cuenta el reciclaje de carbono tanto como N y otros nutrimentos en la hojarasca.

- *La renodulación.* Es necesario conocer cuando se inicia la renodulación para que la frecuencia de podas no impida la formación de la simbiosis legu-

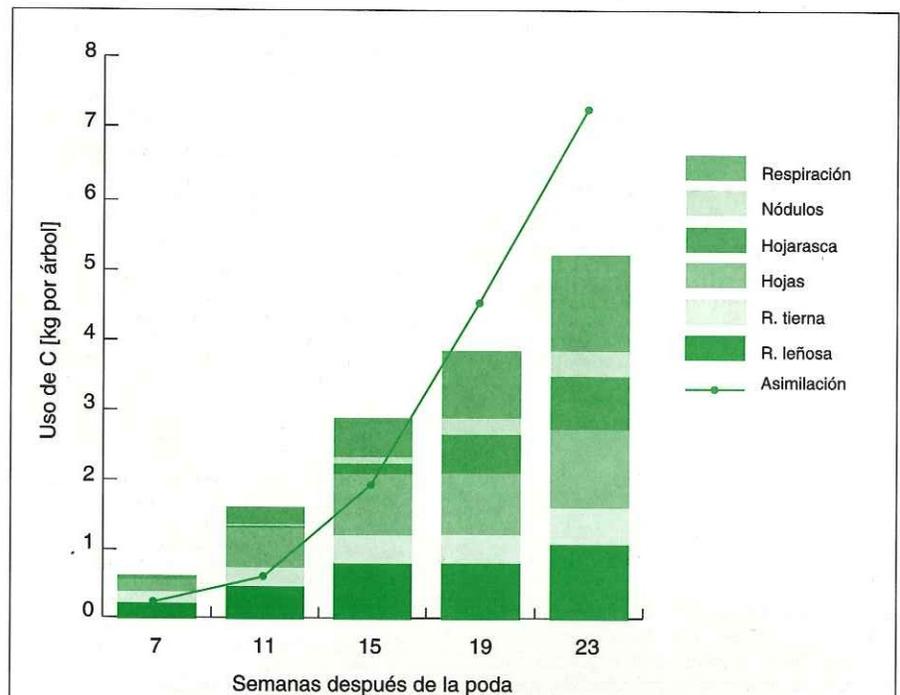


Figura 3. Evolución del uso de carbono en la respiración foliar nocturna y el crecimiento de *Erythrina poeppigiana* durante un intervalo de poda de 23 semanas (Intervalo 3: 12/06/95-18/11/95); FP 2660.

tiempo indica el intervalo mínimo de la poda para el manejo sostenible.

- *Evolución del balance de carbono.* Mientras el tiempo necesario para la recuperación de las reservas de CHO es el intervalo mínimo de poda, el estudio del balance de carbono puede revelar un intervalo óptimo para diferentes objetivos del mane-

minosa-rizobio. Las podas muy frecuentes pueden convertir el árbol fijador de N₂ en competidor por el N del suelo.

- *Análisis de la arquitectura de la copa.* Una copa abierta permite mejor recepción de la radiación solar a nivel de árbol y mayor productividad que una copa cerrada.

Los conocimientos experimentales sugieren que las características indicadas pueden ser genéricas. Las *Erythrina* spp. (Romero *et al.*, 1993) y *Sesbania* spp. (Catchpoole y Blair, 1990; Duguma *et al.*, 1988) recuperan lentamente después de las podas, y es posible que estos árboles sean ecofisiológicamente similares a *E. poeppigiana*. Especies como *G. sepium*, *L. leucocephala* y *C. calothyrsus*, que crecen bien bajo un régimen de podas muy frecuentes (Catchpoole y Blair, 1990; Duguma *et al.*, 1988), probablemente recuperan las reservas de CHO y renodulan más rápidamente. De otra manera, bajo dicho manejo esos árboles tan populares no serían fijadores de N₂ sino competidores por N del suelo con el cultivo asociado.

Pekka Nygren
Unidad Agropedoclimática
INRA
B.P. 515, 97165
Pointé à Pitre
Guadalupe, Antillas Francesas
Tel: (590) 25 5872
Fax: (590) 94 1663
E-mail: mygren@antilles.inra.fr

Nota de la Editora: El presente trabajo fue realizado en CATIE, Turrialba, Costa Rica; el autor agradece la colaboración del personal del Proyecto Árboles Fijadores de Nitrógeno, especialmente la asistencia de campo del señor Manuel Brenes.

Las abreviaturas químicas usadas: Carbohidratos (CHO), dióxido de carbono (CO₂); Nitrógeno atmosférico (N₂, gas de dos átomos); (N) Todas las otras formas de nitrógeno, compuestos minerales y orgánicos.



Literatura citada

- BEER, J., 1988. Litter production and nutrient cycling in coffee (*Coffea arabica*) or cacao (*Theobroma cacao*) plantations with shade trees. *Agroforestry Systems* (Holanda) 7: 103-114.
- BOREL, R.; BENAVIDES, J.E. 1993. Biomass production by *Erythrina poeppigiana* (Walpers) O.F. Cook in a high-density plantation. In: *Erythrina in the New and Old Worlds*. Eds. S.B. Westley and M.H. Powell. *Nitrogen Fixing Tree Research Reports* (EE.UU.) (Special Issue 1993): 211-216.
- CATCHPOOLE, D.W.; BLAIR, G. 1990. Forage tree legumes. 1. Productivity and N economy of *Leucaena*, *Gliricidia*, *Calliandra* and *Sesbania* and tree/green panic mixtures. *Australian Journal of Agricultural Research* 41: 521-530.
- DUGUMA, B.; KANG, B.T.; OKALI, D.U.U. 1988. Effect of pruning intensities of three woody leguminous species grown in alley cropping with maize and cowpea on an alfisol. *Agroforestry Systems* (Holanda) 6: 19-35.
- ERDMANN, T.K.; NAIR P.K.R.; KANG, B.T. 1993. Effect of cutting frequency and cutting height on reserve carbohydrates in *Gliricidia sepium* (Jacq.) Walp. *Forest Ecology and Management* (Holanda) 57: 45-60.
- ESCALANTE, G.; HERRERA, R.; ARANGUREN, J. 1984. Fijación de nitrógeno en árboles de sombra (*Erythrina poeppigiana*) en cacaotales del norte de Venezuela. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 19 (edición especial): 223-230.
- ESCOBAR MUNERA, M.; RAMIREZ, C.; KASS, D., 1994. Nitrógeno en un cultivo de callejones de poró (*Erythrina poeppigiana*) y madero negro (*Gliricidia sepium*) con frijol común (*Phaseolus vulgaris*). In: *Tapado, los sistemas de siembra con cobertura*. Eds. H.D. Thurston, H.D. Thurston, M. Smith, G. Abawi and S. Kear. Ithaca, NY, EE.UU., CIIFAD, p. 140 - 156.
- HAGGAR, J.P.; BEER, J.W. 1993. Effect on maize growth of the interaction between increased nitrogen availability and competition with trees in alley cropping. *Agroforestry Systems* (Holanda) 21: 239 - 249.
- KASS, D.L. 1995. Are nitrogen fixing trees a solution for acid soils? In: *Nitrogen fixing trees for acid soils*. Eds. D.O. Evans and L.T. Szott. *Nitrogen Fixing Tree Research Reports* (EE.UU.), (Special Issue 1995): 19-31.
- KASS, D.L.; BARRANTES, A.; BERMUDEZ, W.; CAMPOS, W.; JIMENEZ, M.; SANCHEZ, J. 1989. Resultados de seis años de investigación de cultivo en callejones (alley cropping) en La Montaña, Turrialba. *El Chasqui* (C.R.) 19: 5 - 24.
- LANDSBERG, J.J. 1986. *Physiological ecology of forest production*. London, Academic Press. 198 p.
- NCSU. 1974. *Agronomic-economic research on tropical soils: annual report for 1974*. Raleigh, North Carolina State University.
- NYGREN, P. 1995a. Leaf CO₂ exchange of *Erythrina poeppigiana* (Leguminosae: Phaseoleae) in humid tropical field conditions. *Tree Physiology* (Canadá) 15: 71 - 83.
- _____. 1995b. Above-ground nitrogen dynamics following a complete pruning of a nodulated woody legume in humid tropical field conditions. *Plant, Cell and Environment* (G.B.) 18: 977-988.
- _____. JIMENEZ, J.M., 1993. Radiation regime and nitrogen supply in modelled alley cropping systems of *Erythrina poeppigiana* with sequential maize - bean cultivation. *Agroforestry Systems* (Holanda) 21: 271-285.
- _____. RAMIREZ, C., 1993. Phenology of N₂ fixing nodules in pruned clones of *Erythrina poeppigiana*. In: *Erythrina in the New and Old Worlds*. Eds. S.B. Westley and M.H. Powell. *Nitrogen Fixing Tree Research Reports* (EE.UU.), (Special Issue 1993): 297-305.
- _____. RAMIREZ, C. 1995. Production and turnover of N₂ fixing nodules in relation to foliage development in periodically pruned *Erythrina poeppigiana* (Leguminosae) trees. *Forest Ecology and Management* (Holanda) 73: 59-73.
- _____. KIEMA, P.; REBOTTARO, S. 1995. Canopy development, CO₂ exchange and carbon balance of a modelled agroforestry tree. *Tree Physiology* (Canadá), (en prensa).
- _____. REBOTTARO, S.; CHAVARRIA, R. 1993. Application of the pipe model theory to non-destructive estimation of leaf biomass and leaf area of pruned agroforestry trees. *Agroforestry Systems* (Holanda) 23: 63 - 77.
- OKANO, K.; KOMAKI, S.; MATSUO, K., 1994. Remobilization of nitrogen from vegetative parts to sprouting shoots of young tea (*Camellia sinensis* L.) plants. *Japanese Journal of Crop Science* 63: 125 - 130.
- PARSONS, R.; STANFORTH, A.; RAVEN, J.A.; SPRENT, J.I. 1993. Nodule growth and activity may be regulated by a feedback mechanism involving phloem nitrogen. *Plant, Cell and Environment* (G.B.) 16: 125 - 136.
- ROMERO, F.; MONTENEGRO, J.; CHANA, C.; PEZO, D.; BOREL, R. 1993. Cercas vivas y bancos de proteína de *Erythrina berteriana* manejados para la producción de biomasa comestible en el trópico húmedo de Costa Rica. In: *Erythrina in the New and Old Worlds*. Eds. S.B. Westley and M.H. Powell. *Nitrogen Fixing Tree Research Reports* (EE.UU.) (Special Issue 1993): 205-210.
- SANCHEZ OVIEDO, J.F. 1989. Análisis de la estabilidad y dinámica de sistemas de producción de cultivos en callejones. Tesis Mag.Sc. Turrialba, C.R., CATIE. 174 p.
- SOTO PINTO, L.; SZOTT, L.T.; KASS, D.C.L., 1993. Dynamics of efficiency of nutrient use in crops amended with *Erythrina*. In: *Erythrina in the New and Old Worlds*. Eds. S.B. Westley and M.H. Powell. *Nitrogen Fixing Tree Research Reports* (EE.UU.) (Special Issue 1993): 138-148.
- SPRENT, J.I. 1983. Agricultural and horticultural systems: Implications for forestry. In: *Biological nitrogen fixation in forest ecosystems: Foundations and applications*. Eds J.C. Gordon and C.T. Wheeler. Den Haag, Holanda, Martinus Nijhoff/ Dr. W. Junk Publishers, p. 213-232.
- TSCHAPLINSKI, T.J.; BLAKE, T.J. 1994. Carbohydrate mobilization following shoot defoliation and decapitation in hybrid poplar. *Tree Physiology* (Canadá) 14: 141-151.