

RESPUESTA DE NUEVE PALMAS ORNAMENTALES A LA SUSPENSIÓN DEL RIEGO BAJO UN GRADIENTE DE SOMBRA

Marco V. Gutiérrez^{1/}*, Cristina Chinchilla*, Kenneth Jiménez*

Palabras clave: ambientes protegidos, Arecaceae, casas de mallas, conductividad estomática, luz, potencial hídrico.

Keywords: Arecaceae, leaf water potential, light, shade-houses, sheltered environments, stomatal conductance.

Recibido: 07/04/06

Aceptado: 31/10/06

RESUMEN

Se comparó la respuesta al estrés hídrico de 9 especies de palmas ornamentales cultivadas bajo 7 niveles de sombra en una casa de mallas, con el objetivo de comparar la tolerancia de estas especies al déficit hídrico y la frecuencia de riego necesaria para su crecimiento. El estrés hídrico consistió de la suspensión del riego por aproximadamente 2 semanas. Se midieron las condiciones ambientales durante el desarrollo del estrés hídrico tanto en el exterior como en el interior de la casa de mallas, y las variables fisiológicas: potencial hídrico de las hojas (ψ_H) y resistencia estomática (r_s). Los cambios detectados en ψ_H y r_s indicaron que el estrés impuesto efectivamente modificó las relaciones hídricas de las plantas. *Chamaedorea costaricana*, *Chamaedorea tepejilote* y *Licuala elegans*, fueron las especies que se desarrollan mejor bajo sombra profunda, y mantuvieron valores consistentemente altos de ψ_H . *Roystonea regia*, *Phoenix roebelenii* y *Veitchia merrillii*, las especies que crecen bien bajo sombra parcial y a pleno sol, mostraron valores de ψ_H de intermedios a altos. Mostraron valores de ψ_H consistentemente menores *Caryota mitis*, *Ptychosperma macarthurii* y *Dypsis lutescens*. Los resultados indican que las palmas tropicales cultivadas en bolsas son capaces de mantener balances hídricos favorables por 7-10 días, el estrés hídrico se hace evidente en 2 semanas, y la recuperación de las plantas por

ABSTRACT

Response of nine ornamental palms to water stress under a shade gradient. We compared the responses of 9 palm species growing under 7 levels of shade to moderate water stress. Our objective was to compare the tolerance of these species to water deficit and to assess their irrigation requirements when grown in containers. Water stress was applied by suspending irrigation for approximately 2 weeks. Environmental conditions inside and outside the shade-house were measured throughout the development of the water stress, along with the physiological variables: leaf water potential (ψ_H) and stomatal resistance (r_s). Changes observed ($p < 0.05$) in those variables indicated that water stress modified the water relations of these species. *Chamaedorea costaricana*, *Chamaedorea tepejilote*, and *Licuala elegans*, the species that grow better under deep shade, maintained consistently high ψ_H values throughout the water stress. *Roystonea regia*, *Phoenix roebelenii*, and *Veitchia merrillii*, the species that grow well under partial shade and full sun exposure, exhibited intermediate-to-high ψ_H values. *Caryota mitis*, *Ptychosperma macarthurii*, and *Dypsis lutescens*, exhibited consistently lower ψ_H values. Overall, results suggest that tropical palms grown in containers can maintain favorable water balance for 7-10 days after suspension of irrigation, water stress

1/ Autor para correspondencia. Correo electrónico: marcogs@cariari.ucr.ac.cr

* Estación Experimental Fabio Baudrit, Universidad de Costa Rica. Alajuela, Costa Rica.

lluvia o irrigación después de un estrés hídrico moderado es rápida y completa. Este estudio sugiere la existencia de un efecto amortiguador de la sombra sobre el deterioro de las relaciones hídricas de las palmas sujetas a estrés, y demuestra la importancia del uso de la sombra en los ecosistemas tropicales, donde la radiación solar puede alcanzar frecuentemente niveles excesivos, y donde el estrés hídrico es de naturaleza frecuente e impredecible.

INTRODUCCIÓN

La familia Arecaceae (las palmas) se distingue por su gran abundancia y alta diversidad morfológica y funcional. Reúne más de 200 géneros, con al menos 1500 especies casi exclusivamente tropicales, de los cuales 67 géneros con 550 especies son nativos de América tropical. La región centroamericana es rica en palmas, habiéndose identificado al menos 25 géneros con 150 especies, dentro de los cuales *Chamaedorea*, *Bactris* y *Geonoma* contienen el mayor número de especies conocidas en Costa Rica (Grayum 2003). Las palmas pueden encontrarse en una gran variedad de ambientes y como importantes componentes de los paisajes urbanos y rurales. Aunque las condiciones topográficas y edáficas (Kessler 2000), la historia del uso del paisaje, y la intervención humana han influido en la distribución actual de estas especies (Henderson *et al.* 1995, Clark *et al.* 1995), la precipitación y sus efectos en el balance hídrico a lo largo del año, parece ser el uno de los factores ambientales más importante en la distribución de las especies de palmas (Bjorholm *et al.* 2005, Corner 1966).

Al igual que la mayoría de las monocotiledóneas perennes, las relaciones hídricas y la arquitectura hidráulica de las palmas han sido muy poco exploradas (Tyree y Zimmermann 2002). Esto es sorprendente dada la importancia ecológica de estas especies como miembros

dominantes de los ecosistemas tropicales (Pitman *et al.* 2001), y la diversidad de rasgos particulares que las caracterizan (Svenning 2001). Los pocos estudios fisiológicos disponibles muestran que *Rhapis excelsa*, una palma subtropical, tiene un umbral de cavitación tan bajo que la convierte en una de las plantas superiores más tolerantes a la desecación. Algunas especies de palmas también exhiben intensa presión de raíz (Davis 1961) y alta capacidad de almacenamiento de agua (Holbrook y Sinclair 1992), propiedades que probablemente les conferieren mayor tolerancia al déficit hídrico que la mayoría de las plantas tropicales. Estos atributos fisiológicos pueden cobrar gran relevancia en la producción de palmas cultivadas en bolsas o macetas, en las cuales el volumen de suelo disponible para la extracción de agua es limitado. Además, el hecho de ser mantenidas en viveros y ambientes protegidos, hace que el uso de la sombra ejerza efectos importantes sobre el uso del agua y el balance hídrico, la amortiguación del estrés, y el establecimiento de los requerimientos de irrigación de estas especies, respectivamente. Un requisito para el cultivo de estas plantas en ambientes protegidos, es la medición y el control de las variables ambientales, y la determinación de la manera en que estas afectan el crecimiento bajo sistemas de producción intensiva (Gutiérrez *et al.* 2002).

El objetivo de esta investigación fue comparar la respuesta al estrés hídrico de 9 especies de palmas ornamentales, cultivadas en bolsas, a

lo largo de una gradiente de sombra (0-80%) en una casa de mallas, e indirectamente determinar la frecuencia de riego necesaria para el crecimiento de estas especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno de la Universidad de Costa Rica, localizada en Barrio San José de Alajuela, a 10° 1' N y 84° 16' O, y a 840 msnm, a partir del día 2 de Febrero y hasta el 15 de Febrero de 1999. Detalles sobre el clima de la Estación Experimental pueden encontrarse en Gutiérrez *et al.* (1997). Un artículo anterior (Gutiérrez *et al.* 2002) documentó las condiciones ambientales experimentadas en el interior de la casa de mallas durante el crecimiento de las palmas evaluadas en este estudio. Una publicación simultánea (Gutiérrez y Jiménez 2007) documenta el crecimiento de las 9 especies de palmas a lo largo del gradiente de sombra en el interior de la casa de mallas.

Material vegetal

Las especies estudiadas fueron: *Caryota mitis* (cola de pez), *Chamaedorea costaricana* (pacaya), *Chamaedorea tepejilote* (tepejilote), *Dypsis lutescens* (areca), *Licuala elegans* (licuala), *Phoenix roebelenii* (fénix), *Ptychosperma macarthurii* (palma macarthur), *Roystonea regia* (palma real), y *Veitchia merrillii* (navideña). Las especies *L. elegans*, *D. lutescens*, *C. tepejilote* y *C. mitis* no sobrevivieron a plena exposición solar (0% sombra). Se evaluó 9 especies de palmas cuyo tamaño promedio de las hojas maduras varió entre 29,08 (*L. elegans*) y 369,44 cm² (*R. regia*), y cuya altura promedio varió entre 0,4 y 2 m.

Los detalles sobre el proceso de producción y aclimatización de las palmas monitoreadas en este experimento pueden ser encontrados en Gutiérrez y Jiménez (2007). Las plantas fueron plantadas en bolsas de plástico negro de 30 cm. de altura y 30 cm. de diámetro en un sustrato

preparado con la mezcla de suelo más cascarilla de arroz en una proporción 3:1 y cal. El suelo de la casa de mallas fue cubierto con plástico negro sobre el cual se colocaron las bolsas con las plantas evaluadas, con el objeto de reducir el crecimiento de las raíces fuera de las bolsas y facilitar el control de otras hierbas. Otros detalles sobre el manejo hortícola de las especies pueden ser encontrados en Gutiérrez y Jiménez (2007).

Diseño experimental

Se empleó un diseño experimental irrestrictamente al azar, en franjas, con 2 tratamientos: 1) la especie, y 2) el porcentaje de sombra producido por los diferentes tipos de sarán utilizados. El tratamiento conformado por las especies fue asignado al azar y el porcentaje de sombra fue aplicado como franjas con 4 repeticiones. La parcela experimental constó de 8 plantas y la parcela útil de 4 plantas. Se utilizaron 6 porcentajes de sombra, 5 producidos por mallas de color negro de 40%, 50%, 60%, 70%, y 80%, más un tratamiento de 70% de sombra producido por malla aluminizada de Aluminet® (70%A), y un tratamiento control compuesto por plantas cultivadas a plena exposición solar (0%).

El análisis estadístico se efectuó utilizando el sistema InfoStat, mediante el análisis de varianza y la aplicación de la prueba estadística SNK para diagnosticar la significancia de las diferencias en la respuesta de las variables fisiológicas al estrés, y el comportamiento de las mismas a través de la gradiente de sombra impuesto. Se compararon estadísticamente los valores de potencial hídrico y de resistencia estomática, obtenidos al inicio del experimento inmediatamente después del riego, y al final de un periodo de estrés de aproximadamente 2 semanas.

Estrés hídrico y mediciones ambientales

Las plantas se irrigaron 2 veces por semana durante la estación seca, utilizando riego por aspersión aplicado hasta que las bolsas drenaron libremente. El estrés hídrico se provocó mediante

la suspensión del riego del 2 al 15 de Febrero de 1999. El estrés hídrico se debilitó durante los días 16 y 17 de Febrero en que se registraron 5 mm de lluvia, y concluyó el día 18 de Febrero cuando se registraron 14 mm de lluvia (Figura 1). Los datos climáticos durante el transcurso de las observaciones se obtuvieron de la estación meteorológica Rafael Iglesias localizada en la Est. Exp. Fabio Baudrit (Gutiérrez *et al.* 1997), que suministró los datos de radiación solar total, precipitación, y evapotranspiración potencial (ET_0). Se dispuso además de mediciones de temperatura y humedad relativa del aire en el interior y en el exterior de la casa de mallas (Gutiérrez *et al.* 2002).

Indicadores del estado hídrico de las plantas

Se midió las siguientes variables: 1) Potencial hídrico de las hojas (ψ_H), el cual se midió con una cámara de presión de Scholander (modelo PMS-100) antes de las 9 am; y 2) Resistencia estomática (r_s), que se midió con un autoporómetro (modelo LI-1600, Li-Cor). No fue posible medir r_s en *P. roebelenii*. Detalles sobre los principios de las 2 técnicas pueden encontrarse en Pearcy *et al.* (1989). Es posible utilizar ψ_H (am) como un indicador del estado hídrico de las plantas y del suelo porque la medición del ψ_H al amanecer produce resultados homólogos a los obtenidos por un tensiómetro (Ritchie y Hinckley 1975). Se obtuvieron las trayectorias de ambas variables a través del tiempo (Figura 2) que sirvieron para comparar el comportamiento de las especies durante el desarrollo del estrés y su subsecuente recuperación luego de la lluvia. Ambas variables se midieron en hojas jóvenes, completamente expandidas, que se encontraban por debajo de las primeras 3 ó 4 hojas jóvenes en proceso de expansión. Las muestras de las hojas de palmas seleccionadas para medir ψ_H (am) fueron tratadas como se indica en Ritchie y Hinckley (1975), y en el caso de hojuelas submuestreadas de hojas compuestas, como se indica en Gutiérrez y Villalobos (1996). Fue imposible realizar todas las mediciones de ψ_H simultáneamente, y el número de mediciones fue limitado en algunas

especies por la disponibilidad de hojas, en cuyo caso las mediciones se realizaron en estados críticos del estrés.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Desarrollo del estrés hídrico

El estrés progresó inicialmente bajo días con ausencia de precipitación, poca nubosidad, y altos niveles de radiación solar (Figura 1). El estrés se debilitó durante los días 16 y 17 de Febrero (ca. 5 mm de lluvia) y concluyó el día 18 de Febrero (ca. 14 mm de lluvia). La radiación solar fue superior a 20 MJ d⁻¹, típica de días soleados en la estación seca. A partir del día 9 de Febrero los periodos de nubosidad fueron más frecuentes, lo que causó descensos en la demanda evaporativa de la atmósfera (ET_0). La temperatura promedio del aire fue 23-24 °C, 2 °C menor que en el interior de la casa de mallas. Esta diferencia desapareció a partir de los 8 días de estrés. La humedad relativa aumentó durante el transcurso del experimento, de 70 a 90% en los días con lluvia al finalizar el estrés. La humedad relativa fue menor en el interior que en el exterior de la casa de mallas, aunque éstas se equilibraron después de los días con lluvia. Este patrón determinó ET_0 , que decreció de más de 9 mm d⁻¹ al inicio del periodo de estrés, hasta valores inferiores a 4 mm d⁻¹ luego de las lluvias que provocaron la conclusión del estrés hídrico (Figura 1). Estas variaciones contribuyeron al desarrollo de un estrés moderado en las especies de palmas estudiadas, porque se redujo el gradiente de ψ_w a través de todo el continuo suelo-planta-atmósfera (Bradford y Hsiao 1982).

Estado hídrico de las palmas

Los cambios ($p < 0,05$) observados en ψ_H y r_s durante el transcurso del experimento indican que el estrés efectivamente modificó las relaciones hídricas de las palmas (Cuadros 1 y 2). El ψ_H (am) de las palmas declinó del inicio al final

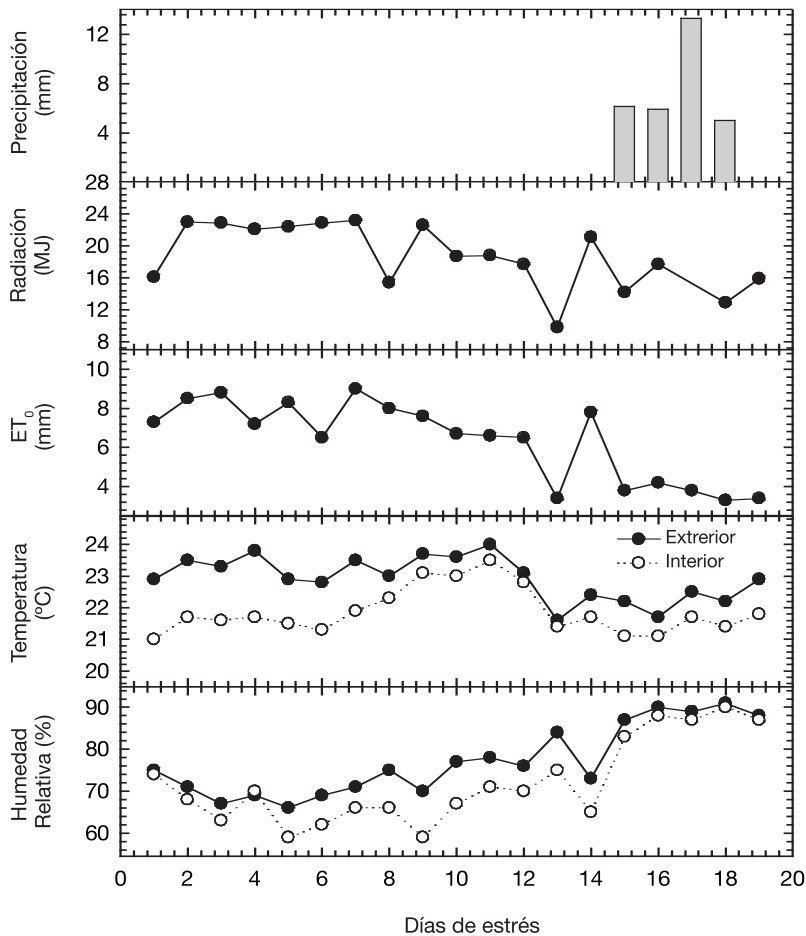


Fig. 1. Condiciones ambientales prevalecientes durante el desarrollo del estrés hídrico. Los datos de radiación solar total, precipitación, y evapotranspiración potencial (ET_0) se obtuvieron de la estación meteorológica Rafael Iglesias de la Est. Exp. Fabio Baudrit (Gutiérrez *et al.* 1997). Se dispuso además de mediciones de temperatura y humedad relativa del aire en el interior y en el exterior de la casa de mallas (Gutiérrez *et al.* 2002).

del estrés en la mayoría de los tratamientos de sombra (Cuadro 1), excepto bajo sombra extrema (70-80%), donde ψ_H no varió significativamente ($p < 0,05$) (Figura 3). Las palmas también sufrieron aumentos significativos en r_s durante el estrés hídrico a lo largo de la gradiente de sombra (Cuadro 2), excepto en los tratamientos extremos de cultivo a pleno sol y 80% de sombra (Figura 3). Se detectaron diferencias significativas entre las especies ($p < 0,05$), pero estas se debieron fundamentalmente al comportamiento de las palmas

de tallos múltiples (*C. costaricana*, *C. lutescens*) cuya r_s se incrementó más que en las otras especies, como una consecuencia del estrés hídrico. Las condiciones climáticas a partir del día 16 y la precipitación observada el día 18 (Figura 1) resultaron en la rápida recuperación del estado hídrico de las plantas.

Un grupo de plantas mantuvo valores altos de ψ_H a lo largo del estrés hídrico, constituido por las especies que se desarrollan mejor bajo sombra profunda (*C. costaricana*, *C. tepejilote*,

L. elegans). Un segundo grupo de palmas sufrió reducciones moderadas de ψ_H como consecuencia del estrés, formado por palmas que crecen bien tanto bajo sombra parcial como a pleno sol (*P. roebelenii*, *R. regia*, *V. merrillii*). Un tercer grupo de palmas experimentó descensos sustanciales de ψ_H (*C. mitis*, *D. lutescens*, *P. macarthurii*). Se ha postulado que la capacidad para mantener alto ψ_H depende de respuestas estomáticas rápidas que causan incrementos en r_s tempranos, que reducen la pérdida de agua, pero también el crecimiento. Esto puede ser el resultado de la acción de señales producidas por las raíces, temprano durante el estrés hídrico (Davies y Zhang 1991), y ha sido observado en *E. guineensis* (Gutiérrez y Villalobos 1996). Sin embargo, esto no parece

ser aplicable a otras palmas examinadas en este estudio (Figura 2). *V. merrillii* (navideña) y *C. costaricana* (pacaya) son palmas de sol y de sombra, respectivamente. En ambas especies, r_s aumentó significativamente ($p < 0,05$) y ψ_H decreció ($p < 0,05$) como consecuencia del estrés hídrico. Aunque la disminución de ψ_H durante el estrés fue similar en ambas especies, la respuesta de r_s fue mucho más pronunciada en *C. costaricana*, una especie del sotobosque, que en *V. merrillii*, una especie que puede crecer a pleno sol. Esto indica que otros atributos innatos de las especies, necesarios para su supervivencia en ambientes naturales contrastantes, continúan manifestándose durante el cultivo en ambientes modificados (Poorter 1999).

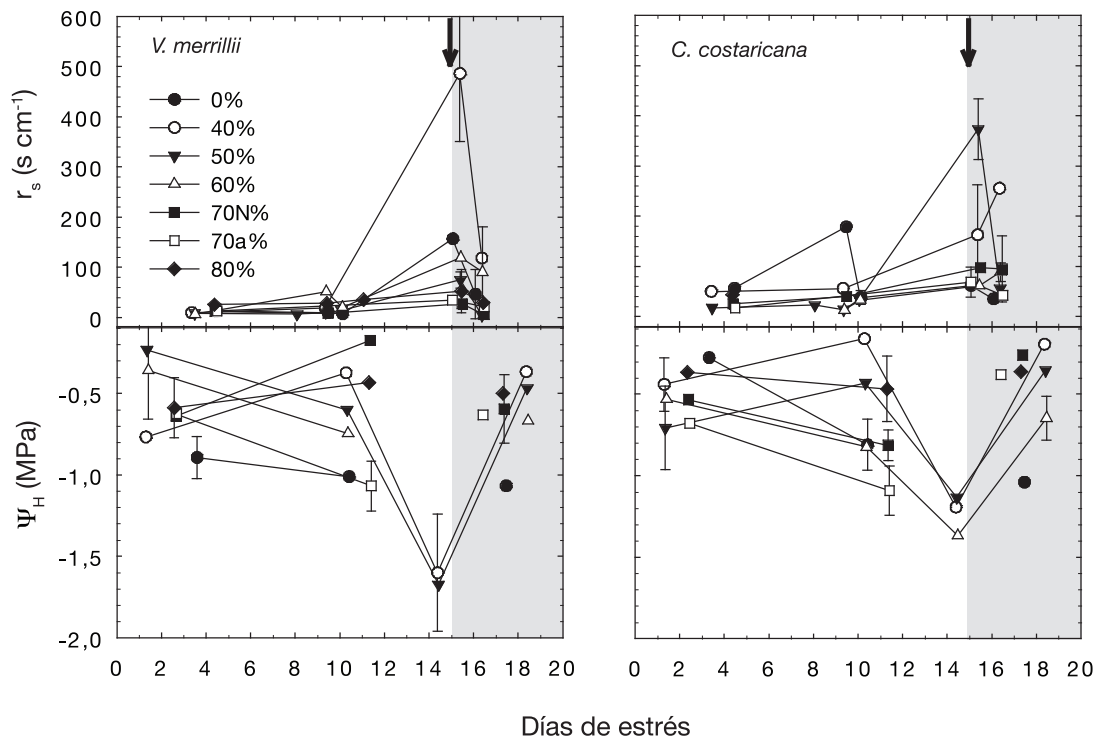


Fig. 2. Cambios en la resistencia estomática (r_s) y en el potencial hídrico de las hojas (ψ_H) de *V. merrillii* (palma de sol) y *C. costaricana* (palma de sombra) sometidas a estrés hídrico bajo una gradiente de sombra. Las figuras muestran los cambios observados a través del tiempo durante el desarrollo del estrés hídrico. Cada punto corresponde al promedio \pm ES de 4 mediciones. La flecha señala la terminación del estrés hídrico por la lluvia.

Cuadro 1. Potencial hídrico de las hojas (Ψ_{it} ; MPa) medido en horas de la mañana en la hoja madura más joven de 9 especies de palmas, al inicio y al final de un periodo de estrés hídrico. Los datos fisiológicos se obtuvieron periódicamente durante el experimento en plantas expuestas a 7 niveles de sombra en una casa experimental de mallas.

Especies	Potencial hídrico de las hojas (Ψ_{it} , MPa)																				
	0%		40%		50%		60%		70% N		70% A		80%		Media						
	INI	FIN	INI	FIN	INI	FIN	INI	FIN	INI	FIN	INI	FIN	INI	FIN	INI	FIN					
<i>C. mitis</i>	-0,3	-1,5	-0,5	-1,9	#	-0,4	-1,7	-0,4	-2,2	-0,7	-0,7	-0,9	-1,2	-0,5	-0,6	-0,52	± 0,06	-1,209	± 0,12		
<i>C. costaricana</i>	-0,3	-1,0	-0,4	-1,2	#	-0,7	-1,1	-0,5	-1,4	-0,5	-0,8	-0,7	-1,1	-0,4	-0,5	-0,508	± 0,04	-0,901	± 0,06		
<i>C. tepejilote</i>	0,0	0,0	-0,3	-1,0	#	-0,2	-1,0	-0,2	-1,0	-0,8	-0,8	-0,7	-0,8	-0,5	-0,7	-0,437	± 0,06	-0,654	± 0,08		
<i>D. lutescens</i>	-1,1	-1,1	-1,2	-1,7	#	-0,3	-1,6	-0,3	-1,7	-0,4	-1,2	-0,9	-1,5	-0,3	-1,0	-0,642	± 0,09	-1,301	± 0,07		
<i>L. elegans</i>	0,0	0,0	-0,4	-0,7	#	-0,3	-0,7	-0,3	-1,0	-0,9	-0,9	-0,6	-0,6	-0,6	-0,6	-0,533	± 0,04	-0,538	± 0,07		
<i>P. robelenii</i>	-0,8	-1,6	-0,8	-1,7	#	-0,3	-1,6	-0,8	-1,9	-1,0	-1,1	-1,2	-1,2	-0,8	-0,8	-0,823	± 0,07	-1,043	± 0,10		
<i>P. macarthurii</i>	0,0	0,0	-1,0	-1,8	#	-0,3	-1,7	-0,4	-2,0	-0,6	-1,1	-1,0	-1,0	-0,4	-0,7	-0,634	± 0,08	-1,398	± 0,13		
<i>R. regia</i>	-1,0	-1,2	-0,1	-0,8	#	-0,5	-1,6	-0,4	-1,6	-0,5	-0,5	-0,8	-0,8	-0,5	-0,5	-0,555	± 0,09	-0,783	± 0,13		
<i>V. merrillii</i>	-0,9	-1,1	-0,8	-1,6	#	-0,2	-1,7	-0,4	-1,9	-0,6	-0,6	-0,6	-1,1	-0,6	-0,6	-0,489	± 0,05	-1	± 0,12		
Media	-1,1	-0,7	-1,3	-0,6	#	-1,4	-0,4	-0,9	-0,4	-0,8	-0,7	-1,0	-0,9	-0,6	-0,5						
± E.E	0,09	0,083	0,11	0,071	0	0,08	0,038	0,09	0,046	0,08	0,053	0,072	0,038	0,05	0,035						

Cuadro 2. Resistencia estomática (t_s ; s cm⁻¹) al inicio y al final de un periodo de estrés hídrico, medida en horas de la mañana en la hoja madura más joven de 9 especies de palmas. Los datos fisiológicos se obtuvieron periódicamente durante el experimento en plantas expuestas a 7 niveles de sombra en una casa experimental de mallas.

Especies	Resistencia estomática (t_s s cm ⁻¹)																				
	0%		40%		50%		60%		70% N		70% A		80%		Media						
	INI	FIN	INI	FIN	INI	FIN	INI	FIN	INI	FIN	INI	FIN	INI	FIN	INI	FIN					
<i>C. mitis</i>	30,3	96,1	27,2	77,6	11,8	79,6	17,7	96,1	13,4	73,7	33,6	62,2	29,7	40,4	24,1	± 3,3	66,3 ± 8,2				
<i>C. costaricana</i>	56,4	178,5	49,3	255,5	17,2	373,5	67,1	89,0	26,1	97,5	18,0	374,0	43,6	43,6	46,0	± 6,9	139,3 ± 25,0				
<i>C. tepejilote</i>			29,7	226,3	50,1	174,7	24,6	148,4	15,8	194,7	12,6	65,4	23,3	102,5	24,2	± 5,3	129,1 ± 20,5				
<i>D. lutescens</i>	60,7	79,8	68,1	209,7	9,7	209,5	11,4	245,7	27,6	287,0	18,3	182,0	28,0	141,1	38,6	± 7,9	227,2 ± 41,0				
<i>L. elegans</i>			20,6	25,7	14,2	30,8	16,4	29,8	18,5	51,9	17,0	24,0	22,0	30,8	17,4	± 2,1	18,5 ± 1,7				
<i>P. roebelii</i>			17,1	84,8	13,7	65,8	13,5	150,5	10,6	63,5	17,7	68,8	7,6	151,4	13,4	± 1,9	95,6 ± 17,8				
<i>P. macarthurii</i>	6,5	177,5	7,6	31,5	7,3	31,8	30,1	92,5	7,4	38,5	17,6	24,0	10,9	12,4	12,5	± 2,4	38,7 ± 7,4				
<i>R. regia</i>	13,3	157,0	9,5	118,6	8,6	74,8	6,8	119,2	12,1	42,2	8,8	31,6	25,9	53,1	12,2	± 1,8	103,0 ± 34,6				
<i>V. merrillii</i>																					
Media	31,5	49,0	27,0	195,0	17,3	107,3	23,9	109,3	15,9	101,1	18,0	67,7	23,9	59,7							
± E.E	8,28	17,62	6,39	44,48	4,36	22,81	4,75	18,39	2,15	20,25	2,26	10,85	3,02	15,2							

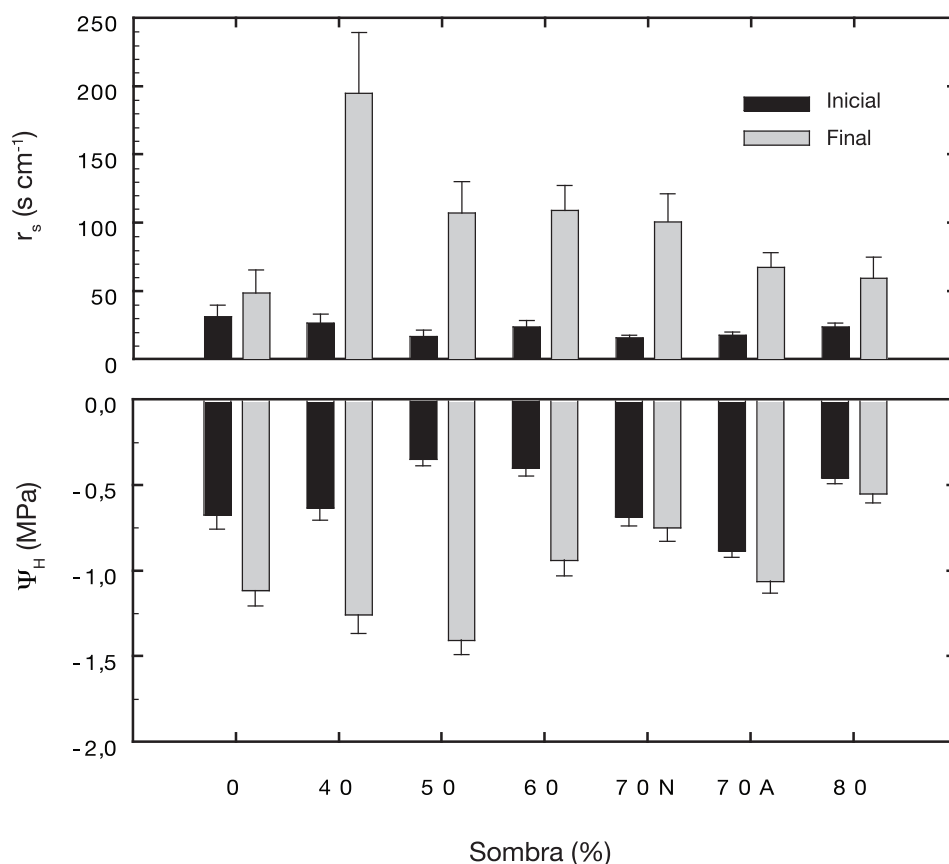


Fig. 3. Cambios en la resistencia estomática (r_s) y el potencial hídrico de las hojas (ψ_H), de 9 especies palmas ornamentales cultivadas en bolsas en una casa de mallas provista con una gradiente de sombra. El riego fue suspendido por 2 semanas para facilitar el desarrollo del estrés hídrico. Las barras indican valores promedio de las 9 especies obtenidos en plantas bien irrigadas antes de la suspensión del riego y valores finales obtenidos en plantas estresadas antes de la conclusión del estrés hídrico.

Efecto de la sombra

La jerarquía de las especies según los valores de ψ_H y r_s al final del estrés hídrico fue diferente a lo largo del gradiente de sombra (Cuadros 1 y 2). Sin embargo, el efecto general de la sombra fue uniforme para las 9 especies, y fue más efectivo en amortiguar las variaciones de ψ_H que de r_s (Figura 3). Las diferencias entre r_s inicial y final fueron significativas ($p < 0,05$) bajo los tratamientos de 40, 50, 60, 70, y 70%A de sombra. No se detectaron diferencias significativas ($p = 0,4335$) cuando las plantas fueron cultivadas a pleno sol y a 80% de

sombra. Las diferencias entre ψ_H inicial y final fueron significativas ($p < 0,001$) en los tratamientos de 0, 40, 50, y 60% de sombra, pero no cuando las plantas fueron cultivadas bajo los tratamientos de mayor sombra (70-80%) ($p = 0,1743$). Las variaciones en ψ_H fueron probablemente amortiguadas a través de ajustes en r_s , lo que resultó en el mantenimiento de ψ_H por encima de los valores que podrían causar embolismo (*ca.* > -3 MPA, Sperry 1986). Este efecto amortiguador se incrementó con la sombra, mejorándose los valores absolutos de ψ_H y de r_s , y reduciéndose la diferencia entre ψ_H y r_s inicial y final (Figura 3).

Nuestros resultados indican que aproximadamente 7-10 días sin irrigación pueden inducir el desarrollo de respuestas medibles al estrés hídrico en las palmas. El estrés hídrico se hizo evidente en un plazo de 2 semanas con el marchitamiento de las hojas de *P. roebelenii* y *C. tepejilote*, la recuperación de las plantas por lluvia o irrigación después del estrés fue rápida y completa (Figura 2). Este estudio muestra la existencia de un efecto amortiguador de la sombra sobre el deterioro de las relaciones hídricas de las palmas sujetas a estrés, y reafirma la importancia del uso de la sombra en los sistemas agrícolas tropicales (Díaz 2001), donde la radiación solar es alta y el estrés hídrico es frecuente e impredecible.

AGRADECIMIENTOS

Polysack Plastic Industries donó los materiales para la construcción de la casa de mallas. El Sr. Carlos Montero y el equipo humano del programa de Ornamentales. El Instituto Meteorológico Nacional proveyó algunos de los datos climáticos.

LITERATURA CITADA

- BJORHOLM S., SVENNING J.C., SKOV F., BALSLEV H. 2005. Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecol. Biogeogr.* 14:423-429.
- BRADFORD K.J., HSIAO T.C. 1989. Physiological responses to moderate water stress. *In: Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation.* O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (eds.). Vol. 12B. Springer. p. 263-324.
- CLARK D.A., CLARK D.B., SANDOVAL R., CASTRO M.V. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distribution of tropical rainforest palms. *Ecology* 76:2581-2594.
- CORNER E.J.H. 1966. The natural history of palms. Univ. of California Press. 393 p.
- DAVIS T.A. 1961. High root-pressures in palms. *Nature* 21(4799):277-278.
- DAVIS W.J., ZHANG J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Molec. Biol.* 42:55-76.
- DÍAZ M. 2001. Ecología experimental y ecofisiología: bases para el uso sostenible de los recursos naturales las zonas áridas Neo-tropicales. *Interciencia* 26:472-478.
- GRAYUM M.H. 2003. Arecaceae. *In: B.E. Hammel, M.H. Grayum, C. Herrera, N. Zamora (eds.). Manual de plantas de Costa Rica. Vol. II. Missouri Botanical Garden.* p. 201-293.
- GUTIÉRREZ M.V., SOTO M., ALPÍZAR M. 1997. Cuarenta años de observaciones meteorológicas en la Estación Experimental Fabio Baudrit M. *Boletín Técnico de la Estación Experimental Fabio Baudrit* 30:1-14.
- GUTIÉRREZ M.V., VILLALOBOS E. 1996. Estado hídrico de siete genotipos contrastantes de palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) durante la estación seca en Quepos, Costa Rica. *Boletín Técnico de la Estación Experimental Fabio Baudrit* 29:20-32.
- GUTIÉRREZ M.V., JIMÉNEZ K., SOTO D., ALPÍZAR M., CHINCHILLA C. 2002. El microclima en una casa de sombra: Palmas y *Zamia* como indicadores de aclimatación a la luz. *Rev. Agr. Trop.* 32:47-60.
- GUTIÉRREZ M.V., JIMÉNEZ K. 2007. Crecimiento de nueve especies de palmas ornamentales cultivadas bajo una gradiente de sombra. *Agronomía Costarricense* 31 (1): 9-19.
- HENDERSON A., GALEANO G., BERNAL R. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton. 352 p.
- HOLBROOK N.M., SINCLAIR TR. 1992. Water balance in the arborescent palm, *Sabal palmetto*. II. Transpiration and stem water storage. *Plant, Cell & Env.* 15:401-409.
- KESSLER M. 2000. Upslope-directed mass effect in palms along an Andean elevational gradient: a cause for high diversity at mid-elevations? *Biotropica* 32(4a):756-759.

- PEARCY R.W., EHLERINGER J., MOONEY H.A., RUNDEL P.W. 1989. Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation. Chapman and Hall. 457 p.
- PITMAN N.C.A., TERBORGH J.W., SILMAN M.R., NÚÑEZ P., NEILL D.A., CERÓN C.E., PALACIOS W.A., AULESTIA M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82:2101-2117.
- POORTER L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct. Ecol.* 13:396-410.
- RITCHIE G.A., HINCKLEY T.M. 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv. Ecol. Res.* 9:165-224.
- SPERRY J.S. 1986. Relationship of xylem embolism to xylem pressure potential, stomatal closure, and shoot morphology in the palm *Rhapis excelsa*. *Plant Physiol.* 80:110-116.
- SVENNING J.C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of Neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Bot. Rev.* 67:1-53.
- TYREE M.T., ZIMMERMANN M.H. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. Springer. 283 p.

