

ARTÍCULO CIENTÍFICO

Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central

Braulio Vílchez¹
Oscar Rocha²

Resumen

Se estudió la fenología de *Peltogyne purpurea* entre los meses de marzo de 1995 y diciembre de 1996 en Mogos, Península de Osa, Costa Rica. El estudio se realizó en un bosque muy húmedo tropical transición a basal, el cual fue previamente cosechado. Se realizaron observaciones mensuales sobre cinco eventos fenológicos codificados como brote de hojas, follaje, floración, fruto verde y maduro. La brotadura inició en febrero después de las primeras y esporádicas lluvias, pero la mayor intensidad fue observada al final de mayo y durante el mes de junio. El follaje se mantuvo presente durante toda la estación lluviosa y la senescencia foliar y caída sucedió en los meses de enero y febrero, que son frecuentemente los meses más secos. La floración empezó en abril, obtuvo su pico máximo en junio y llegó tardíamente hasta agosto. Los frutos inmaduros fueron observados dos a tres meses después de la antesis y alcanzaron el máximo en julio y agosto. Los frutos verdes se encontraron en noviembre. Los frutos maduros fueron vistos en noviembre y diciembre. La maduración de los frutos tardó entre 3 y 5 meses.

Palabras clave: Bosque lluvioso tropical, Costa Rica, *Peltogyne purpurea* Pittier, Árboles tropicales, Fenología, Patrones reproductivos.

Abstract

Phenology and reproductive biology of nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) in a logged forest in the Osa Peninsula of Costa Rica – Central America. The phenology of the tropical rain forest tree *Peltogyne purpurea* was studied between March 1995 and December 1996 in Mogos, Osa Peninsula, Costa Rica. The study was carried out in a Very Humid Tropical Forest Transition to Basal which had been previously logged. Monthly observations were taken for five phenological events, namely, leaf flushing, foliage, flowering, green and ripe fruits. Flushing began in February, after the first sporadic rains, although the highest intensity was observed toward the end of May and throughout June. Foliage remained present for all of the rainy season, and leaf senescence and shedding occurred during January and February; which are typically the driest months of the year. Flowering began in April, reaching its peak in June, and lasted until August. Unripe fruits were observed two to three months after anthesis, reaching their maximum during July and August. Green fruits were observed up until November. Ripe fruits were observed in November and December. Fruit maturation took between 3 and 5 months.

¹ Instituto Tecnológico de Costa Rica. bvilchez@itcr.ac.cr.

² Universidad de Costa Rica. ojrocha@cariari.ucr.ac.cr

Keywords: Tropical rain forest, Costa Rica, *Peltogyne purpurea* Pittier, Tropical trees, Phenology, Reproductive patterns.

INTRODUCCIÓN

La fenología estudia el ritmo de los eventos biológicos periódicos y su relación con factores bióticos y abióticos (Heuvelodop, *et al.*, 1986). En las regiones tropicales, varios autores han descrito los patrones de los eventos biológicos de algunas especies y han tratado de explicarlos correlacionándolos con numerosos factores (Fournier y Salas, 1966; Fournier, 1974; Reich y Borchert, 1982; Bullock *et al.*; 1983). Por ejemplo, Mejía (1990), indicó que la latitud, altitud, orografía, influyen en la fenología de las plantas. Además, señaló que los componentes meteorológicos más importantes son las horas de brillo solar, la precipitación y temperatura, pero que la lluvia es la principal variable a estudiar en la fenología tropical. Borchert (1996), analizó las diferencias fenológicas de 18 especies tropicales mediante el uso de colecciones de herbario, y encontró que el ámbito de la variación geográfica tiene un rol importante en el comportamiento de las especies. Además destacó que las diferencias en la duración y la intensidad de la época seca afectan mucho la sincronía de la floración, y por ello, de la fructificación. Por otro lado, Reich (1995), propuso que en los bosques húmedos tropicales, las tendencias de desarrollo continuo y no estacional del follaje dependen más de factores endógenos que ambientales. En contraste, en los bosques con una marcada estación seca, la precipitación parece tener una fuerte relación con el inicio de la brotación de follaje y la floración. Esta influencia de las lluvias con la producción de hojas y flores fue encontrada por varios autores, pero no fue bien explicada (Reich y Borchert, 1982; Augspurger, 1983; Borchert, 1983).

Hasta la década de los años ochenta, el conocimiento de la fenología tropical estaba más desarrollada y abarcó las comunidades (Augspurger, 1983). En los trabajos realizados en este campo, se encontró de manera general, que existe variación en la producción de flores y frutos en los diferentes años, y que ésta depende de la intensidad y la duración de la estación seca, de las formas de vida y de la posición fitosociológica de las especies en el dosel (Frankie *et al.*, 1974; Opler *et al.*, 1980; Foster, 1990). Estos mismos autores observaron diferencias en los picos de producción entre y dentro especies. Por lo tanto, para comprender la relación de la vegetación y los factores ambientales que regulan el inicio y el final de las diferentes fases, se requieren de estudios más detallados para especies de interés.

La fenología constituye una ayuda que puede aportar al conocimiento más específico de las especies forestales. En particular, brinda información sobre aspectos como: las épocas de floración, fructificación, la cantidad de follaje, brotación de hojas y frutos, y su relación con factores climáticos o estímulos ambientales (Fournier, 1967; Bullock y Bawa, 1981; Bullock *et al.*, 1983; Céspedes, 1991). Además, Vílchez y Murillo (1995); indicaron que la fenología puede contribuir a la solución de muchos problemas forestales. Es una metodología que contribuye a comprender la biología de la reproducción de las especies y la dinámica de las comunidades, pero no ha sido bien considerada.

La Península de Osa, al sur de Costa Rica, es una de las regiones con una tasa más activa de deforestación junto con el norte y sureste del Caribe (Stiles y Skutch, 1989; de Camino, 1992; Sánchez, 1996). Es una área donde todavía quedan bosques primarios, muy diversos, con especies que se restringen a esta zona. Una de estas especies es *Peltogyne purpurea* Pittier (nazareno), que por sus características biológicas, su alto valor comercial y los tratamientos silviculturales a que son sometidas por los planes de manejo, se están reduciendo sus poblaciones hasta niveles a los cuales no se puede asegurar su viabilidad en los bosques naturales (Jiménez y Poveda, 1991). Se desconoce aún cuál puede ser el impacto del

aprovechamiento forestal sobre la fenología de este tipo de especies y por eso es que se hace cada vez más necesario su estudio.

El objetivo de esta investigación fue estudiar la fenología del *P. purpurea* y su relación con características de clima, en un bosque intervenido por el aprovechamiento forestal en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Peltogyne purpurea Pittier

El género *Peltogyne* (Fabaceae) tiene una distribución geográfica que corresponde a América del Sur Tropical (Chichignoud *et al.*, 1992; Nascimento y Proctor, 1997). Sin embargo, *Peltogyne purpurea* Pittier (Fabaceae-Caesalpinaceae) es un árbol nativo de Costa Rica y Panamá (Holdridge y Poveda, 1975), donde habita en lomas o áreas bien drenadas, con climas muy húmedos. Es conocida como nazareno por el color morado de su madera. Es una especie emergente del bosque natural, de hasta 30 a 40 m de alto y en la región de Los Mogos, Península de Osa, Costa Rica, forma una asociación donde domina la estructura horizontal. Se caracteriza por ser un árbol de gran tamaño, presentar grandes gambas delgadas, corteza gris y lisa. Sus hojas tienen un par de hojuelas elípticas, con flores de color blanco, olorosas, pequeñas que se producen en panículas subterminales. Es una especie monoica con frutos que son legumbres oblicuas, planas, de unos 5 cm de largo y con una sola semilla, que se producen en períodos discontinuos en las ramas terminales de las copas.

En Costa Rica, el *P. purpurea* es una especie maderable de alto valor comercial. En la actualidad, se encuentra restringida a unos pocos relictos del Pacífico Sur y Medio de la provincia de Puntarenas, específicamente en: 1- La Reserva Biológica Carara; 2- Zona Protectora la Cangreja, Puriscal; 3- Refugio de Vida Silvestre, Golfito; 4- Península de Osa, principalmente en la región de Los Mogos. En los primeros tres sitios mencionados, esta especie es relativamente escasa; sin embargo, en la región de Los Mogos es una especie abundante, donde existen muchos árboles en el dosel y gran cantidad de regeneración menor a 50 cm de alto. Debido a su explotación acelerada, se considera que se encuentra bajo amenaza de extinción en Costa Rica (Jiménez y Poveda, 1991).

Ubicación y período de estudio

El estudio se realizó en la Península de Osa, Puntarenas, Costa Rica; específicamente en la región conocida como Los Mogos, en la entrada a Taboga, a los 8°45' de latitud norte, 83°22'47" de longitud oeste. Según el mapa de Zonas de Vida de Costa Rica, el sitio corresponde a un bosque muy húmedo premontano transición a basal (Tosi, 1971; Holdridge, 1987). La precipitación tiene un ámbito muy amplio que va desde 3000 a 4000 mm como promedio anual, y presenta un período seco bien definido que tiene una duración muy variable (de 0 a 5 meses). La temperatura promedio anual varía entre 24 y 27 °C.

La vegetación natural tiene entre 30 y 40 m de altura, de tres estratos y es siempreverde, con algunas especies deciduas durante la estación seca (Bolaños y Watson, 1993).

Observaciones fenológicas

Para realizar las observaciones fenológicas se visitó el sitio de estudio mensualmente, desde el mes de marzo de 1995 hasta diciembre de 1996. Los datos fueron recolectados a partir de una muestra de 12 árboles adultos, en buen estado fitosanitario y pertenecientes al dosel superior. Se utilizó la metodología de Fournier (1974), para medir la brotación de hojas, follaje, floración, frutos verdes y maduros. Se mantuvo bajo estudio el comportamiento individual y de la muestra, esto sirvió para determinar los árboles que participaron en la reproducción de la especie en el

sitio. Se realizaron análisis de correlación entre las fenofases estudiadas y los datos de precipitación y temperatura de la zona.

RESULTADOS

Datos climatológicos

La Figura 1 resume los datos de precipitación por separado de los años de 1995 y 1996 encontrados para la región. En la misma se puede observar que la disminución de las lluvias comenzó en noviembre y se extendió hasta enero o febrero; cabe destacar que en realidad hubo tres meses secos en el primer año, pues en enero de 1995 hubo una precipitación de 3,61 mm, en febrero 7,76 mm y en marzo 33,65 mm. Todos estos valores son menores a 50 mm, que es un valor que se puede tomar como referencia para determinar si un mes es seco o no (Castillo, 1995)³. En el segundo año (1996) solo febrero fue un mes seco, pero con un valor muy cercano al límite inferior (49,6 mm); lo que demuestra las diferencias que puede haber entre un año y otro y lo intenso de la precipitación en la región.

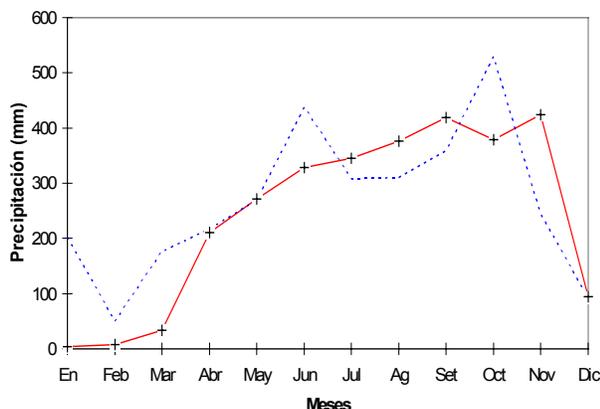


Figura. 1. Precipitación mensual registrada en Los Mogos, Península de Osa, Costa Rica, en 1995 (+) y 1996 (-).

En los dos años de estudio, la época lluviosa comenzó en marzo. En 1996 se observaron dos períodos o picos de mayor precipitación, entre junio y noviembre. Sin embargo, estos picos no fueron obvios en 1995. El patrón observado en 1996 es el que se señala más típico de la zona, que se caracteriza por tener períodos de mayor precipitación entre junio y octubre, seguidos de períodos más secos en julio y agosto⁴.

Los valores de precipitación anual encontrados durante el período de estudio fueron de 2896 y 3191 mm para 1995 y 1996 respectivamente.

Los datos de temperatura y humedad relativa mínima, media y máxima se presentan en el cuadro 1.

³ Castillo, M. 1995. Consideraciones climatológicas (entrevista). Instituto Tecnológico de Costa Rica. Costa Rica.

⁴ Según datos de 20 años de precipitación de una estación meteorológica cerrada actualmente. Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica.

Cuadro 1. Temperatura y humedad relativa registradas en Los Mogos, Península de Osa, Costa Rica. 1995.

Mes	Temp. °C			% Hum. Rel.		
	Mínima	Media	Máxima	Mínima	Media	Máxima
Enero	19	26,17	34	39	68,50	98
Febrero	20	28,50	37	44	72,50	100
Marzo	20	27,25	35	42	73,16	100
Abril	20	27,83	36	45	75,83	100
Mayo	20	26,33	32	47	75,83	100
Junio	19	26,17	34	42	70,67	97
Julio	19	26,67	35	44	72,83	95
Agosto	19	26,83	35	44	71,33	98
Setiembre	20	26,50	33	47	71,00	95
Octubre	18	25,67	34	51	75,50	97
Noviembre	17	24,67	33	52	74,50	97
Diciembre	18	25,33	34	47	73,17	97

La temperatura mínima alcanzada fue de 17 °C en el mes de noviembre y la máxima de 37 °C en febrero, las mínimas se alcanzan entre las 4 y las 6 horas y las máximas entre las 12 y las 14 horas para todos los meses evaluados. Si se observan los valores promedio de temperatura de cada mes se notan diferencias muy pequeñas. Las temperaturas mínimas son prácticamente iguales y los cambios en las temperaturas máximas alcanzadas son también leves. Por otro lado, la humedad relativa media mensual si muestra un mayor ámbito de variación, siendo enero el que presenta menores valores en ambos años. Sin embargo, los valores máximos de cada mes son muy altos (100% para los meses de febrero, marzo y abril), lo cual indica que en todos los meses se alcanzan valores mayores al 95 % de humedad en algún momento del día. Las humedades relativas mínimas se alcanzan entre las 12 y las 14 horas, y las máximas entre las 6 y las 8 horas.

Al observar los datos del Cuadro 2 se nota que las diferencias entre temperaturas y humedades relativas son mínimas entre los años 1995 y 1996. Las tendencias generales de los datos de los dos años son semejantes.

Cuadro 2. Temperatura y humedad relativa registradas en Los Mogos, Península de Osa, Costa Rica 1996.

Mes	Temp.°C			% Hum. Rel.		
	Mínima	Media	Máxima	Mínima	Media	Máxima
Enero	19	26,25	34	39	68,50	98
Febrero	20	28,50	37	44	72,35	100
Marzo	20	27,50	35	42	72,86	100
Abril	20	27,90	36	45	75,54	100
Mayo	20	26,13	32	47	75,90	100
Junio	19	26,45	35	43	70,45	97
Julio	19	27,00	35	44	71,39	96
Agosto	19	27,00	35	44	72,46	98
Setiembre	20	26,50	33	47	71,62	95
Octubre	20	26,00	34	51	75,20	97
Noviembre	18	25,37	33	52	74,50	97
Diciembre	19	25,12	34	47	72,20	97

Fenología del año 1995

Follaje

P. purpurea es una especie en la que todos los árboles conservaron al menos parte del follaje durante todo el año. En la Figura 2 se representa el dendrofenograma para la especie en el año 1995. Se puede observar que el follaje en enero llegó a valores cercanos al 75% para un valor mínimo en el mes de febrero de 50%, durante la plenitud de la época seca.

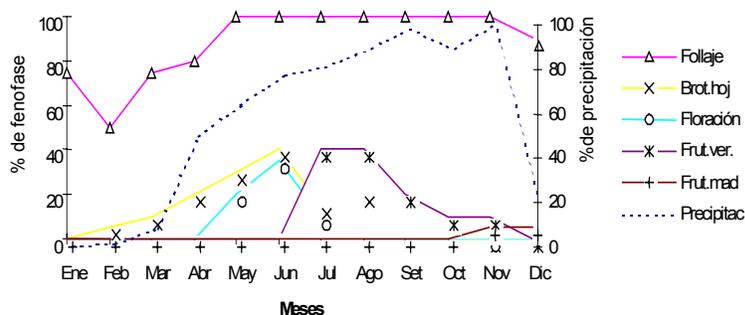


Figura 2. Curvas en porcentajes de follaje, brotación de hojas, floración, fruto verde, fruto maduro y precipitación de *Peltogyne purpurea* en Los Mogos, Península de Osa, Costa Rica, para 1995.

En febrero, con las lluvias esporádicas, se observó que los árboles empezaron a recuperar el follaje asincrónicamente. Las ramas de cinco de los doce individuos observados iniciaron paulatina, pero continuamente, la recuperación de la cantidad de hojas. Los individuos que mostraron ese comportamiento fueron los que florecieron ese año. Además, todos los individuos obtuvieron valores entre un 75 y 100% (categoría 4) en marzo, donde el crecimiento vegetativo

llegó al máximo. El follaje se conservó al 100% durante 9 meses del año, desde marzo hasta noviembre. La disminución a un 95% de follaje se inició en el mes de diciembre.

Brote de hojas

El brote de las hojas inició muy leve en febrero (5%) con la entrada de esporádicas y poco predecibles lluvias, que generalmente ocurrieron por las tardes. Los árboles mantuvieron valores de crecimiento constante de brotes de hojas desde marzo (10%) hasta junio (40%), cuando alcanzó su máximo; bajó en julio (15%) y volvió a subir en agosto (20%) con el incremento de las lluvias posteriores a julio (veranillo de San Juan) (Figura 2).

Floración y fructificación

La floración comenzó en abril y alcanzó su máximo en junio (35%), disminuyó en julio (10%) y continuó bajando hasta agosto. En setiembre no se encontraron flores. Los frutos verdes comenzaron a observarse tres meses después del inicio de la floración, en julio y agosto llegó hasta valores de 40% y se mantuvo hasta noviembre (10%). Esta disminución se debió principalmente a frutos que caen antes de madurar. En diciembre no se encontraron frutos verdes (Figura 2). Los frutos maduros aparecieron en noviembre (5%) y se mantuvieron en diciembre con el mismo porcentaje.

Fenología del año 1996

Follaje

El follaje para este año también se conservó al menos parcialmente en todos los árboles. En la Figura 3 se representa el dendrofenograma para la especie en el año 1996. Se puede observar que el follaje llegó a un 75% en enero y bajó hasta un 50% en febrero, en marzo se encontró un 80%, abril 90% y desde mayo hasta noviembre en un 100% (7 meses). La recuperación de las hojas también fue asincrónica, paulatina y continua en los árboles que florecieron.

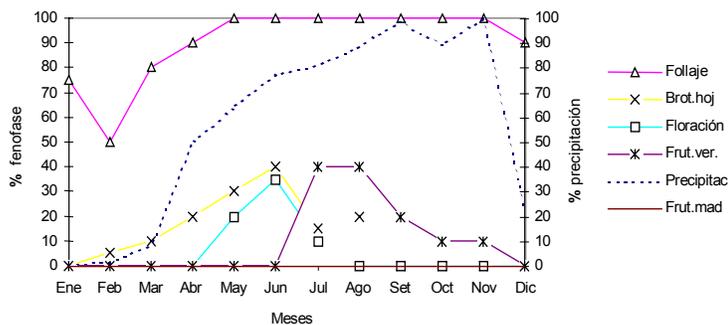


Figura 3. Curvas en porcentajes de follaje, brotadura de hojas, floración, fruto verde, fruto maduro y precipitación de *Peltogyne purpurea* en Los Mogos, Península de Osa, Costa Rica, para 1996.

Brote de hojas

El brote de las hojas inició en febrero (5%), llegó en marzo al 10%, subió en abril (20%), mayo (30%) hasta un 40% en junio, bajó en julio (15%) y subió en agosto (20%). Se encontró brotes de hojas en algunas de las ramas de los individuos pero no en todas.

Floración y fructificación

La floración en 1996 comenzó a finales de abril y tardó hasta agosto (20%), tuvo su pico en junio (35%), al igual que en el año anterior en setiembre no se encontraron flores. Los frutos verdes comenzaron a observarse dos meses después de la antesis, su patrón fue similar al de 1995. En julio y agosto se alcanzaron los valores más altos, aunque para este año se alcanzaron máximos de 30%, un 10% menos que el anterior, comportamiento que se mantuvo hasta noviembre (10%). La causa de esta baja fue la misma que en 1995, fue por caída de frutos y no se

encontraron frutos maduros en 1996. Por lo tanto, de toda la floración en junio (33%) no se llegó a producir frutos.

Correlación de precipitación y temperatura con las fenofases estudiadas

El análisis de correlación entre precipitación y temperatura contra las fenofases de follaje, brotación de hojas, floración, frutos verdes y maduros se representan en el cuadro 3.

Cuadro 3. Análisis de correlación de Pearson de las fenofases estudiadas contra precipitación y temperatura en 1995 y 1996. Valores entre paréntesis indican el nivel de significancia.

	Brote hojas	Floración	Fruto maduro	Follaje	Fruto verde
Año 1995					
Precipitación	0.23809 (0.4562)	0.23221 (0.4677)	0.05227 (0.8718)	0.85476 (0.0004)	0.58627 (0.0451)
Temperatura	0.0161	-0.0482	-0.4968	-0.3308	-0.0454
Año 1996					
Precipitación	0.19568 (0.5422)	0.23221 (0.4677)	-----	0.84168 (0.0006)	0.58627 (0.0451)
Temperatura	0.0161	-0.0382	-0.3568	-0.3308	-0.0164
Años de 1995 y 1996					
Precipitación	0.21707 (0.3083)	0.23221 (0.2749)	0.03524 (0.8702)	0.84745 (0.0001)	0.58627 (0.0026)

La precipitación se midió diariamente y se consideró el mes más lluvioso de los dos años como el 100% de precipitación alcanzada. Los otros cálculos del porcentaje de lluvia mensual se hicieron en referencia a este valor máximo alcanzado.

Para el año 1995 se encontró una correlación significativa de la precipitación con el follaje (85%) y la producción de fruto verde (58%). Para el año de 1996 la correlación de la lluvia volvió a ser significativa con las dos mismas fenofases. Se encontró que no existe ninguna correlación de la temperatura con las fenofases estudiadas en los dos años. Al analizar los datos de los dos años se encontró que la correlación de la precipitación con el follaje y el fruto verde aumentó, lo cual indica una fuerte correlación entre estas dos variables.

DISCUSIÓN

Los datos obtenidos en este estudio indican que la estación seca es de duración variable en la Península de Osa, y que ésta se relaciona con la fenología de *P. purpurea*. La estación seca se inició en noviembre y se prolongó hasta marzo en los años de observación. Estos datos contrastan con los de estaciones meteorológicas que existieron en esa zona, los cuales indican que la estación seca se extiende desde noviembre hasta febrero. Sin embargo, los datos coinciden en señalar que aunque hubo una disminución de las lluvias en este período no hubo un mes completamente seco. *P. purpurea* perdió parcialmente su follaje durante la época seca.

El brote de las hojas inició con la entrada de las lluvias y alcanzó su máximo cuando la época de lluvias se estabilizó. La floración comenzó una vez que la recuperación del follaje alcanzó los

valores máximos. La fructificación comenzó tres meses después de la antesis o apertura de las flores para el primer año, mientras que en el segundo año no hubo fruto maduro.

Se encontró una correlación positiva de la precipitación con el follaje y de la brotadura de hojas con la floración.

La precipitación es una variable que está correlacionada con la cantidad de follaje. Mejía (1990) señaló en su trabajo sobre fundamentos y métodos en fenología, que para el trópico la precipitación ha sido el elemento de obligada utilización, pues es evidente la relación entre variaciones en el suministro de agua y sus efectos en los procesos biológicos, en particular vegetales. Bullock y Solís-Magallanes (1990), trabajaron la fenología de ciento ocho especies de árboles en una selva tropical caducifolia en México, donde encontraron que la fuerza principal que dirige el comportamiento fenológico es la lluvia. Además, señalaron las condiciones del suelo y la hidrología de la zona como otros factores que influyen en el comportamiento fenológico de las especies analizadas. Otro ejemplo ilustra que para *Alnus acuminata*, el inicio de la brotadura de hojas y la floración ocurrió al reiniciarse las lluvias, después de un período seco (Vilchez y Murillo 1995).

En el período de estudio la brotadura de hojas, follaje y floración de los individuos de *P. purpurea* fueron las fenofases que iniciaron la actividad fenológica de la especie, lo que sucedió a finales de la época seca e inicio de las lluvias. Esto coincidió con lo encontrado por otros autores que señalaron que la producción de follaje y floración en los bosques tropicales generalmente tienen el pico de máxima producción en esta época (Frankie *et al.*, 1974; Stiles, 1978; Corlett, 1990).

En este estudio, la brotadura de hojas comenzó a manifestarse con la entrada de las fuertes y esporádicas lluvias de febrero, y para marzo la reposición del follaje alcanzó al menos el 75%. A partir de mayo y hasta noviembre el follaje se mantuvo a un 100%. Machado y Barros (1996), encontraron que el patrón de formación de hojas estuvo fuertemente influenciado por la lluvia. Las 19 especies que ellos estudiaron completaron su producción de follaje, cuando la estación lluviosa estuvo bien establecida.

La caída de hojas puede estar relacionada con la baja en las lluvias y el aumento de los días claros. Grimm (1995), en trabajos realizados con *Pithecellobium pallens* en México, obtuvo que el pico de caída de hojas precedió a la estación lluviosa, unos individuos retuvieron hojas, otros no. Foster y Brokaw (1990), señalaron que la caída de las hojas es principalmente un fenómeno de estación seca, aunque varias especies las pierden aún cuando el suelo esté saturado de agua. A diferencia de lo encontrado por estos autores en la Isla de Barro Colorado, donde la mayoría de los árboles aparecen sin hojas entre junio y julio, y lo visto por Chin *et al* (1996), en Rwanda, donde durante la estación seca (julio - agosto) es el pico de mayor cantidad de follaje de cuarenta y nueve especies del África Tropical, el *P. purpurea* pierde parcialmente sus hojas de diciembre a febrero.

Se ha visto que la sincronía de las especies para manifestar sus períodos de producción y caída de follaje y floración depende de varios factores. Borchert (1996), Reich (1995) y Opler *et al* (1980), encontraron que las diferentes manifestaciones de las fenofases están relacionadas con tipo de zona de vida, la forma de vida y por la identidad de los individuos. Borchert (1980), encontró que en una población de *Erythrina poeppigiana*, la producción de follaje dependía primeramente de la senescencia de la hoja. El mismo autor encontró que durante la estación seca las hojas envejecieron más rápido y que esto es promovido por el déficit hídrico. Por otro lado, Bullock *et al* (1983), encontraron que los patrones de floración fueron diferentes entre individuos masculinos y femeninos de la especie dioica *Guarea rhopalocarpa*. Todos los árboles masculinos florecieron abundantemente dos veces al año, mientras que las plantas femeninas

sólo una vez en dos períodos discretos. Para *P. purpurea*, se observó que existe un solo período anual de producción de brotadura de hojas y uno de floración. Ambas fenofases inician con la entrada de las lluvias y su respuesta no fue totalmente sincrónica para todos los árboles.

En el segundo año de estudio el comportamiento de la brotadura de hojas y el follaje fue muy similar. El 100% del follaje permaneció en los árboles durante ocho meses del año, disminuyó con la baja de las lluvias y alcanzó su valor mínimo de un 65% en febrero. Con el inicio de la precipitación, se observó que algunos individuos de *P. purpurea* comenzaron a reponer las hojas en marzo. Sin embargo, éste no fue un comportamiento sincrónico y de toda la muestra, ya que sólo se observó en cinco de los doce individuos estudiados. Los árboles con rebrote temprano de hojas fueron los que iniciaron el desarrollo de frutos verdes, pero no alcanzaron a cosechar frutos maduros. Este comportamiento de aumento de pérdida de hojas en las ramas que se reproducen, ya había sido descrito por Vilchez y Murillo (1995). Es importante destacar, que la caducidad ocurrió en todos los árboles al menos en un 25% y sólo 2 de los individuos perdieron un 75% de sus hojas. Esto explica que el follaje de esta especie, tanto en su brotadura como en su caída, se ve altamente afectada por la precipitación, pero como se señaló, la recuperación de las hojas no es completamente sincrónica. Además, se observó diferencias de la respuesta entre individuos y entre ramas de un mismo árbol.

Otros autores han señalado que muchas especies no alcanzan a producir frutos todos los años (Lamprecht, 1990). En el caso de *P. purpurea*, todo parece indicar que tiene cosechas supranuales (no produce frutos todos los años). Las fenofases de floración y fructificación tuvieron actividad en los dos años de observaciones. Pero en 1996 no hubo cosecha de fruto maduro. De la muestra de 12 individuos estudiados, 10 de ellos florecieron (83,3%), 8 produjeron fruto verde (66,6%) y de éstos sólo 5 (42%) llegaron a formar los frutos en 1995. Esto significa que la población efectiva en el área fue cercana a un 42% de los individuos estudiados y con un valor máximo total de cosecha de frutos de 9%. Esto demuestra que los valores de fruto maduro son prácticamente tres veces menores que los de floración. Bawa (1983), encontró una mortalidad de flores cercana al 90% en varias especies tropicales. Además, concluyó que la principal causa de mortalidad fue el aborto temprano que ocurrió durante la primera semana después de la antesis. Grimm (1995), reportó para *Pithecellobium pallens* un ámbito de fructificación entre un 1 y un 10% del total de floración, lo cual parece indicar que *P. purpurea* no es la única especie dentro de la familia Fabaceae con una baja producción de frutos.

Cuatro hipótesis han sido propuestas para explicar la baja producción de frutos (Zagt, 1997). La primera dice que la sobreproducción de flores beneficia porque permite una alta variación en el tiempo de la disponibilidad del recurso, lo que podría aumentar la probabilidad de éxito en la polinización. Períodos extensos entre el inicio de la floración y la maduración del fruto aumentan la oportunidad a la incierta acción de los polinizadores. Esta es una estrategia de floración que puede favorecer a plantas que florecen por ciclos.

La segunda hipótesis defiende que, cuando ocurre una alta fertilización, los frutos de menor calidad son abortados (Rocha y Stephenson 1995).

La tercera se refiere a que en plantas hermafroditas, más flores pueden ser requeridas para producir una cantidad óptima de frutos. Sutherland (1986) comparó la proporción de flores que producen fruto en plantas hermafroditas autoincompatibles, y propuso que la "hipótesis de la donación de polen" es la mejor para explicar el bajo porcentaje de fructificación, por cuanto la función de la mayoría de las flores es la de aportar polen.

La cuarta hipótesis es la de la polinización limitada, donde una alta cantidad de flores puede servir para atraer polinizadores cuando estos son escasos, lo que resulta en una baja producción

de frutos. Los datos obtenidos en *P. purpurea* no comprueban ninguna de las hipótesis mencionadas, lo que sí se observó es que el pico de floración es corto y que durante esa época las visitas de insectos son numerosas. Bawa (1983), descartó la hipótesis de la escasez de polinizadores, basado en que si la floración es abundante y el tiempo es corto, las flores sobrantes pueden ser beneficiosas porque aumentan la atracción de los polinizadores.

Es importante señalar que los ciclos estacionales de floración, fructificación y producción de hojas benefician al bosque en general. Leigh (1975), argumentó que la alternancia de abundancia y hambruna, de sobreabundancia de frutos y hojas nuevas en una estación y escasez en la siguiente, desempeña un papel integral en el control de las poblaciones de frugívoros y folívoros. Leigh y Windsor (1990), encontraron que estos ciclos disminuyen los aspectos nocivos del impacto de estos animales sobre la productividad del bosque, manteniendo sus poblaciones tan bajas que no puedan destruir una proporción excesiva de los frutos y hojas nuevas del bosque durante la estación de abundancia. Esto trae como consecuencia que los árboles asincrónicos pueden ser dañados desproporcionadamente por frugívoros y folívoros. Janzen (1974), encontró que muchas especies producen frutos simultáneamente a intervalos de varios años, para impedir que los granívoros destruyan cantidades excesivas de sus semillas. El comportamiento de *P. purpurea*, tanto para la producción de follaje como para la de frutos, parece ajustarse a lo propuesto por estos autores.

La intervención del bosque por la explotación maderera puede tener impactos negativos sobre la reproducción de *P. purpurea*. En el área de 4 hectáreas en que se realizó este estudio, cuatro individuos emergentes de *P. purpurea* que habían sido dejados como árboles semilleros (con diámetros mayores a 90 cm de diámetro a la altura del pecho) se cayeron en setiembre y octubre, posteriores al aprovechamiento forestal. Como se observó, en estos meses es cuando ocurre el máximo de precipitación. Brokaw (1990), encontró que la mayor caída de árboles ocurre a mediados de la estación lluviosa. Este autor propone que el aumento del peso de sus ramas por la cantidad de agua absorbida por ellos mismos, la vegetación que crece sobre ellos y la saturación del suelo, provocan una menor capacidad de retención. En árboles caídos o desarraigados de *P. purpurea*, se observó que tienen una profundidad efectiva de raíz no mayor a 4 m, en contraste con su alta densidad de madera y altura total que llega hasta 30 - 35 m. La pérdida de individuos reproductivos no solo por la corta selectiva, sino también por la caída durante la época lluviosa, reduce los efectos positivos de la sincronía de la floración y además reduce el tamaño efectivo de la población (Namkoong *et al.*, 1996). Esto demuestra que, para el manejo sostenible del bosque se deben tomar en cuenta otros aspectos de las características de las especies, como la biología reproductiva, tamaño efectivo de la población, además del diámetro del árbol.

BIBLIOGRAFÍA

- Augsburger, CK. 1983. Flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257-267.
- _____. 1990. Una señal para la floración sincrónica. In *Ecología de un Bosque Tropical Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Eds. Egbert G. Leigh, Jr, A, Stanley Rand y Donald M, Windsor. Balboa. PA, Smithsonian Institution. p. 201-218.
- Bawa, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In *Handbook of experimental pollination biology*. C.E. Jones and R.J. Litle (Eds). New York, US, Van Nostrand Reinhold. p. 394-410.
- Bolaños, R.; Watson V. 1993. Mapa ecológico de Costa Rica, según el sistema de clasificación de Zonas de Vida del Mundo de L.R. Holdridge. San José, R, Centro Científico Tropical.

- Borchert, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook. Ecology 61:1065-1074.
- _____. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. Biotropica. 15:81-89.
- _____. 1996. Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: Evidence from herbarium collections. Journal of Tropical Ecology. 12: 65-80.
- Brokaw, N.V. 1990. Caída de árboles: frecuencia, cronología y consecuencias. Ecología de un bosque tropical ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Eds. Egbert G. Leigh, Jr, A, Stanley Rand y Donald M, Windsor. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p. 163-172.
- Bullock, H.S.; Bawa, K. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rica rain Forest. Ecology. 62:1494-1504.
- Bullock, H.S.; Beach, J.H.; Bawa, K. 1983. Episodic flowering and sexual domorphism in *Guarea rhopalocarpa* in a Costa Rican rain forest. Ecology. 64: 851-861.
- Bullock, H.S.; Solis-Magallanes, J.A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica. 22: 22-35.
- Céspedes, R. 1991. Fenología de *Quercus seemanii* Lieb. (Fagaceae) en Cartago, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 39:243-248.
- Chichignoud, M; Deón, G. ; Detiène, P.; Parant, P.; Vantomme, P. 1992. Atlas de maderas tropicales de América Latina. Trad. I. Bague Bofill, Organización Internacional de la Maderas Tropicales. 218 p.
- Chin, S.; et al. 1996. Tree phenology in a tropical montane forest in Rwanda. Biotropica. 28:668-681.
- Corlett, R.T. 1990. Flora and reproductive phenology of the rain forest at Bukit Timah, Singapore. J. Trop. Ecol. 6:55-63.
- De Camino, R. 1992. Evaluación del impacto ambiental de políticas sobre el medio ambiente y los recursos naturales. Aspectos conceptuales y análisis del caso de Costa Rica. In Congreso Forestal Nacional, (2º San José, Costa Rica). Memoria. San José, Costa Rica. p.15-40.
- Foster, R.B. 1990. Ciclo estacional de caída de frutos en la Isla de Barro Colorado. In Ecología de un bosque tropical ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Eds. Egbert G. Leigh, Jr, A, Stanley Rand y Donald M, Windsor. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p. 219-233.
- Foster, R.B.; Brokaw, N.V.L. 1990. Estructura e historia de la vegetación de la Isla de Barro Colorado. Ecología de un bosque tropical ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Eds. Egbert G. Leigh, Jr, A, Stanley Rand y Donald M, Windsor. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p. 113-114.
- Fournier, L.A. 1967. Estudio preliminar sobre la floración en el "Roble de Sabana", *Tabebuia pentaphylla* (L.) Hemsl. Rev. Biol. Trop. 15:259-267.
- _____. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas de árboles. Turrialba. 24:422-423.
- Fournier, L.A.; Salas, S. 1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. Rev. Biol. Trop. 14:75-85.

- Frankie, G.W.; Baker, H.G.; Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-913.
- Grimm, C. 1995. Seed predators and the fruiting phenology of *Pithecellobium pallens* (Leguminosae) in thornscrub, North- Eastern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 11:321-332.
- Heuvelodp, J.; et al. 1986. *Agroclimatología tropical*. San José, CR, Editorial Universidad Estatal a Distancia. p. 171-177.
- Holdridge, L.R. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, CR, IICA. 216 p.
- Holdridge, L.R.; Poveda, L.J. 1975. *Árboles de Costa Rica*. San José, CR, Centro Científico Tropical. 317 p.
- Janzen, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6:69-103.
- Jiménez, Q., Poveda, L.J. 1991. *Árboles maderables nativos de Costa Rica*. San José, CR, Museo Nacional de Costa Rica. 32 p.
- Lamprecht, H. 1990. *Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas, posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido*. Trad. Antonio Carrillo. Alemania, Instituto de Silvicultura de Göttingen. Cooperación Técnica Rep. Fed. de Alemania. p. 40-84.
- Leigh, E.G. 1975. Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 6:67-86.
- Leigh, E.G.; Windsor, D.M. 1990. Producción del bosque y regulación de consumidores primarios de la isla de Barro Colorado. In *Ecología de un bosque tropical ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Eds. Egbert G. Leigh, Jr, A, Stanley Rand y Donald M, Windsor. Balboa, PA, Smithsonian Institution. p. 179-190.
- Machado, I.C.S.; Barros, L.M. 1996. Phenology of catinga species in Serra Talhada, PE Northeastern Brazil. *Biotropica* 29:57-68.
- Mejía, M.G. 1990. Fenología: Fundamentos y métodos. In. *Seminario Taller en Semillas Forestales Tropicales (2º Bogotá, Colombia)*. Memoria. Ed. T. Triviño. Bogotá, CO. p. 65-79.
- Nankoong, G.; et al. 1996. Testing criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: genetic criteria and indicators. *Center International Forestry Research (CIFOR)*. no.10. 13 p.
- Nascimento, M.T.; Proctor, J. 1997. Population dynamics of five tree species in a monodominant *Peltogyne* forest and two other types on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Forest Ecology and Management*. 94:115-128.
- Opler, P.A.; Frankie, G.W.; Baker, H.G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*. 68:67-188.

- Reich, P.B. 1995. Phenology of tropical forest. Patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany*. 73:164-174.
- Reich, P.B.; Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63:294-299.
- Rocha, O., Stephenson, D. 1995. Regulation of flower, fruit and seed production: *Phaseolus coccineus*, a study case. In *Experimental and molecular approaches to plant biosystematics*. Eds. P.C. Hoch y A.G. Stephenson. *Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden*. 53:245-262.
- Sánchez, G.A. 1996. *Assessing land use / cover change in Costa Rica*. Pennsylvania, US, Pennsylvania State University. 186 p.
- Stiles, F.G. 1978. Temporal organization of flowering among the humminbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica*. 10:194-210.
- Stiles, F.G.; Skutch, F. 1989. *Birds of Costa Rica*. Ithaca, New York, Cornell University Press. p. 44-50.
- Sutherland S. 1986. Patterns of fruit set.: What controls fruit-flowers ratios in plants. *Evolution*. 40:117-128.
- Tosi, J. 1971. *Mapa ecológico de Costa Rica*. San José, CR, Centro Científico Tropical. Esc. 1:750000.
- Vílchez, B.; Murillo, O. 1995. Análisis fenológico y de la biología reproductiva del jaúl (*Alnus acuminata*) en Costa Rica. *Tecnología en Marcha*. 12:65-73.
- Zagt, R. 1997. Pre-dispersal and early post-dispersal demography, and reproductive litter production, in the tropical tree *Dicymbe altsonii* in Guyana. *Journal of Tropical Ecology*. 13:511-526.