

Fenología de árbol *Sideroxylon capiri* (Sapotaceae) en el Bosque Seco Tropical de Costa Rica

Elmer G. García & José F. Di Stefano

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica; eggarcia@biologia.ucr.ac.cr, jdistefa@cariari.ucr.ac.cr

Recibido 06-VI-2003. Corregido 12-IV-2004. Aceptado 03-V-2004.

Abstract: Phenology of the tree *Sideroxylon capiri* (Sapotaceae) at the tropical dry forest in Costa Rica. From March 1996 until February 2000, an study about the phenology of the Tempisque tree [*Sideroxylon capiri* (A.DC.) Pittier] was made in the Tropical Dry Forest of the Barra Honda National Park (Costa Rica). Ten trees were chosen at random and their phenology was evaluated monthly during the first two years and every two months afterwards. Climatological data were also collected *in situ*. Trees change their foliage each year during the rainy season or at the beginning of the dry season. In contrast with other native species in forest, soil water deficit is not responsible for foliage change in *S. capiri*. Some elements that affect the process are photoperiod and herbivores. Unknown physiological mechanisms allow the tree to maintain foliage during the driest months (March and April). Flowering and fruiting may occur every year and in any season, but mostly in the dry season, with variability both among seasons and among individuals. Rev. Biol. Trop. 53(1-2): 5-14. Epub 2005 Jun 24.

Key words: *Sideroxylon capiri*, phenology, Tropical Dry Forest, tempisque tree, Barra Honda National Park.

El tempisque (*Sideroxylon capiri* (A.DC.) Pittier, es un árbol maderable que puede alcanzar hasta 40 m de altura, con fuste cilíndrico, blanco grisáceo y exfoliación de corteza en pequeñas placas a lo largo del tronco. Es heliófito y con frecuencia crece en forma aislada en algunos potreros y parches de bosque secundario (Jiménez 1999). Una característica llamativa en los individuos adultos es la presencia de hojas con peciolo largos y con un repliegue en la base de la lámina. Las flores son amarillentas y bisexuales. Los frutos son carnosos, redondeados, con 3 a 5 cm de largo; cada uno con una única semilla ovoide y de color pardo (García y Di Stefano 1998, Jiménez 1999, Poveda y Sánchez 1999).

La especie se distribuye desde México hasta Panamá. En Costa Rica, se le encuentra, principalmente, en la parte occidental del Valle Central, en la vertiente del Pacífico Seco y en la Zona Norte. Los frutos son consumidos por monos, murciélagos, venados y

seres humanos (Uphof 1968, Wollenweber y Arriaga-Giner 1991) Su madera, considerada como dura, ha sido utilizada para distintos propósitos y en una forma indiscriminada; lo que ha hecho que en Costa Rica la especie esté amenazada por la extinción (Jiménez 1999). Sin embargo, es posible encontrar algunas poblaciones en los Parques Nacionales Barra Honda, Santa Rosa y Palo Verde, así como en sitios aledaños a estos.

Sobre las características biológicas de *S. capiri* es todavía muy escaso el conocimiento disponible. Al respecto, García y Di Stefano (1998) y Di Stefano y García (2000), estudiaron la germinación de las semillas y el desarrollo de la plántula bajo distintas condiciones. Ambos autores indican que la semilla tarda alrededor de 10 días para brotar y que la mayor germinación ocurre entre 30 y 35°C. Respecto a la fenología, de acuerdo con Jiménez (1999), las flores y los frutos se producen principalmente entre enero y marzo, pero es posible

encontrar una escasa floración y fructificación en julio y agosto.

Dada la importancia ecológica y económica, así como la escasez de conocimiento que existe sobre *S. capiri*, se decidió hacer este trabajo, cuyo objetivo fundamental es estudiar su comportamiento fenológico en un Bosque Seco Tropical.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se realizó en el Parque Nacional Barra Honda, ubicado en el cantón de Nicoya, Provincia de Guanacaste, Costa Rica, entre marzo de 1996 y febrero del 2000. La latitud y longitud promedio del sitio es 10°10'30" N y 85°21'40" W. El lugar corresponde a un Bosque Seco Tropical, caracterizado por una época lluviosa que va de mayo a noviembre y una seca de diciembre a abril (Stern *et al.* 2002). Toda el área posee terrenos con alto contenido de material calcáreo, sobre el cual crece la vegetación (Mora 1981). Sobresale aquí el cerro Barra Honda, en cuya cima de aproximadamente 400 metros de altura se localizan los árboles en estudio.

Se escogieron al azar 10 árboles de *S. capiri*, a cada uno de los cuales se le asignó una identificación numérica, se le determinó su altura y el diámetro a la altura del pecho, así como el ancho de la copa en dos direcciones perpendiculares. Durante los dos primeros años se efectuaron observaciones mensuales, pero posteriormente se hicieron cada dos meses.

Los aspectos fenológicos evaluados fueron la presencia de follaje, floración, fructificación y brotadura foliar. Para ello, se utilizó el método descrito por Fournier (1974) y modificado por Newstrom *et al.* (1994). En general el método utiliza una escala de 0 a 4, donde 0 corresponde a la ausencia del proceso y 4 a su máximo posible.

A menos de un metro del tronco de cada árbol se anotaron, el mismo día de la evaluación fenológica, los siguientes datos: temperatura del suelo a unos 5 cm de profundidad, temperatura del aire, humedad relativa atmosférica,

intensidad lumínica. También, se tomó una muestra del suelo para la determinación de su porcentaje de humedad. Para efectos de comparación con la precipitación, se utilizaron datos registrados en Pueblo Viejo de Nicoya (10°07'08" N y 85°20'42" W, 75 metros de altitud), aproximadamente a 6 km al sur en línea recta.

Para el análisis de los datos se obtuvieron los promedios correspondientes a los distintos parámetros evaluados, con las respectivas desviaciones estándares y los coeficientes de correlación existentes entre ellos. La significancia de estos últimos se obtuvo según el método de Sokal y Rohlf (1979). Debido a que las mediciones empezaron en marzo y a que es importante hacer comparaciones cada vez que se repite un ciclo anual, para efectos de los análisis de correlación se consideraron los siguientes períodos: de marzo 1996 a marzo de 1997, de marzo 1997 a marzo de 1998, de marzo de 1998 a marzo de 1999 y de marzo de 1999 a febrero de 2000.

RESULTADOS

Los diámetros, altura y ancho de copa de cada uno de los árboles estudiados se indican en el Cuadro 1. En el Cuadro 2, se señalan los principales valores climáticos determinados en cada uno de las fechas en que se realizaron las mediciones de las características fenológicas. La Fig. 1 presenta la precipitación mensual desde marzo de 1996, hasta febrero del 2000.

El tempisque muestra una marcada tendencia a perder el follaje entre los meses de setiembre a enero y a mantenerlo en su máxima cantidad entre febrero y agosto (Fig. 2). Los árboles cambian totalmente su follaje todos los años, es decir que las hojas tienen una duración aproximada de un año. Se observa que en general la brotadura foliar ocurre después de la defoliación. Los árboles permanecen prácticamente sin hojas alrededor de un mes. A pesar de la existencia de algunas diferencias en cuanto al tiempo en que se dan los procesos de defoliación y brotadura entre los distintos árboles, la

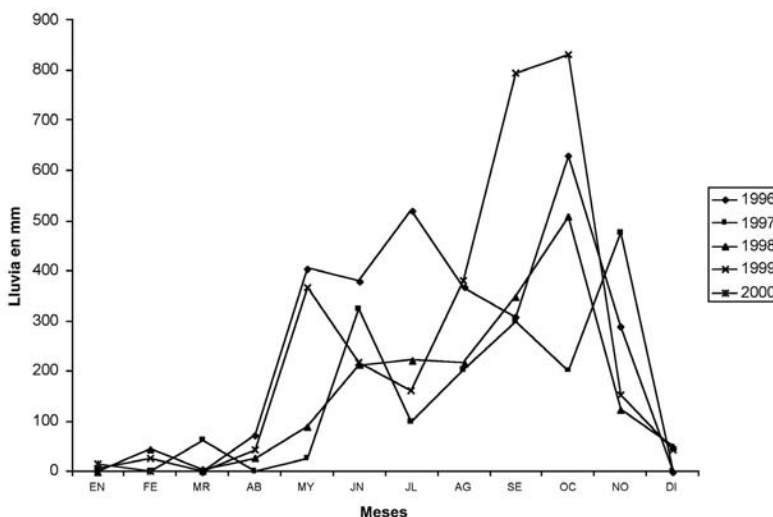


Fig. 1. Precipitación mensual en las cercanías del Parque Nacional Barra Honda, desde 1996 hasta febrero 2000.

CUADRO 1

Características de los árboles de S. capiri al inicio del estudio en el Parque Nacional Barra Honda

TABLE 1

Characteristics of S. capiri trees at the beginning of the study in Barra Honda National Park

Árbol	Altura (m)	DAP (m)	DC1 (m)	DC2 (m)
1	31.8	0.80	16.0	19.5
2	20.1	0.45	12.8	14.2
3	17.9	0.45	14.2	11.5
4	21.8	0.80	18.1	17.3
5	21.8	0.57	18.6	18.3
6	24.8	0.55	15.0	16.6
7	30.8	0.63	17.2	15.5
8	21.4	0.43	12.2	08.7
9	19.1	0.39	10.7	11.1
10	27.5	0.72	17.3	17.4

DAP: diámetro a la altura del pecho, DC1: diámetro de copa en una dirección, DC2: diámetro de copa en la otra dirección perpendicular.

sustitución de las hojas ocurrió en plena época lluviosa o al inicio de la seca.

La floración es muy marcada entre diciembre y mayo de cada año (Fig. 3). Los frutos maduros se aprecian a las tres o cuatro semanas después de que aparecen las flores. Sin

embargo, en algunas oportunidades la floración se observó entre julio y setiembre. Con la excepción de los individuos 2, 4 y 6, los árboles florecieron y fructificaron todos los años. El árbol 2 floreció en enero de 1998 y 1999, así como en febrero del 2000. Los pocos frutos observados al árbol 2 fueron en enero y agosto de 1999. El árbol 4 produjo también baja cantidad de frutos y su máximo se observó en enero de 1999. En el número 6 se encontró poca floración en 1996 y ausencia total de fructificación en ese mismo año. Este árbol alcanzó un valor máximo de 1 en floración en 1997 y una escasa fructificación en la época seca de 1996. Sin embargo, en 1998 y 1999 ambos procesos alcanzaron valores altos.

Las únicas épocas en las que no se observaron flores fue de mayo a diciembre de 1996 y de mayo a setiembre de 1997. En el resto de las fechas hubo alguna manifestación del fenómeno de floración, aunque a veces muy poca o ausente en algunos de los individuos. En ninguno de los árboles se observó fructificación de octubre a diciembre de 1996, en febrero y marzo de 1997, agosto de 1997, julio y setiembre de 1999 y noviembre del 2000. Es decir, que a pesar de que hay picos acentuados, no se puede afirmar que la floración y la fructificación se presentan siempre en una época determinada.

CUADRO 2

Parámetros ambientales y sus desviaciones estándar medidos durante los meses de observación fenológica en S. capiri

TABLE 2

Environment parameters and standard deviation during the months of phenological observations in S. capiri

AÑO	MES	TS (°C)	TA (°C)	HR (%)	IL (Lux)	HS (%)
1996	MR	nd	nd	nd	nd	nd
	AB	26.7±1.05	29.01±2.67	49.8±7.99	8 520±1 206	16.75±3.40
	MY	24.1±0.73	26.25±1.29	85.3±6.32	2 580±215	73.08±15.38
	JN	23.7±0.48	24.71±0.61	83.7±21.8	995±507	67.288±9.29
	JL	23.83±0.59	25.15±0.59	93.5±6.16	545±498	64.41±11.87
	AG	23.9±0.31	26.2±1.05	88±2.58	1 015±467	73.28±25
	OC	24.1±0.21	25.375±0.86	92.8±4.28	1 325±723	87.55±25.29
	NO	24.1±0.61	26.4±0.93	76.6±4.88	2 010±2846	62.3±21.66
DI	nd	nd	nd	nd	37.86±9.19	
1997	EN	nd	nd	nd	nd	33.82±5.82
	FE	24.7±0.48	29.4±1.89	59.3±6.83	13 200±168	18.31±3.75
	MR	25.2±1.13	30.95±1.70	51.3±6.97	4 770±36	15.86±4.25
	AB	24.9±0.73	29.7±1.43	65.5±6.68	5 360±2 391	22.14±9.28
	MY	nd	30.1±0.87	63.4±4.00	3 350±1 989	28.39±10.06
	JN	nd	nd	nd	nd	68.6±16.54
	JL	nd	nd	nd	nd	26.67±34.36
	AG	24.75±0.63	27.7±1.82	81.6±7.77	nd	30.86±5.49
	SE	24.15±0.24	25.325±0.44	96.5±2.41	600±50	63.12±9.77
	NO	24.05±0.36	27.025±1.07	80.9±4.81	720±428.30	41.76±9.12
DI	23.7±0.48	26.7±0.67	81.9±4.06	860±389.30	55.78±15.22	
1998	EN	nd	nd	nd	nd	22.32±5.49
	MR	nd	nd	nd	nd	14.95±3.58
	MY	24.2±0.92	28.3±1.58	59±3.12	11 300±74	30.7±3.40
	JL	24.7±0.48	26.12±0.94	89.3±2.98	560±206	60.17±6.73
	SE	24.2±0.42	25.63±1.02	93.8±3.32	810±361	81.5±20.77
	NO	23.6±0.31	25.75±0.88	80.2±2.93	965±533	37.97±6.21
1999	EN	24±0.40	26.6±1.86	75.5±8.79	4 300±3 927	31.81±5.78
	MR	26.15±0.47	31.1±2.11	57.3±9.85	7 720±5 364	18.66±6.64
	JN	24.6±0.56	24.85±0.45	95.9±2.4	365±194	nd
	AG	24.45±0.49	25.2±0.78	95.5±1.17	705±27	14.8±8.06
	NO	nd	nd	nd	nd	nd
2000	FE	25±0.66	28.55±2.2	64.5±6.45	2520±1133	10±2.03

TS: temperatura del suelo, TA: temperatura atmosférica, HR: humedad relativa atmosférica, IL: intensidad lumínica, HS: humedad del suelo, nd: no hay datos.

Los resultados no permiten demostrar que la presencia o ausencia de follaje, ni la brotadura foliar, sean requisitos para que ocurra la floración o la fructificación (Cuadro 3). La correlación entre la presencia de flores y frutos no siempre fue significativa. Respecto a

la brotadura, no se encontraron correlaciones significativas con el follaje.

En el Cuadro 4, se presentan las correlaciones entre los factores climáticos y los parámetros fenológicos. En la floración se encontraron correlaciones significativas con la temperatura

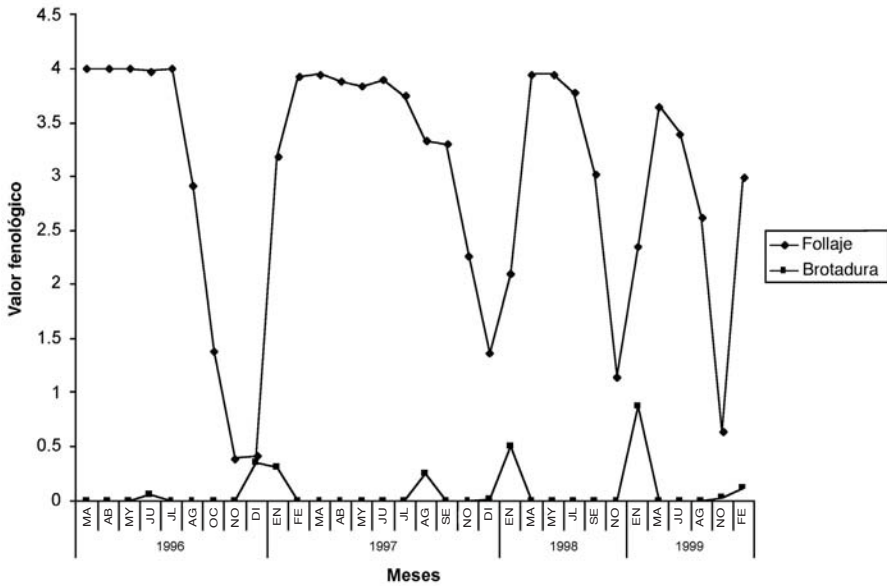


Fig. 2. Presencia de follaje y brotadura foliar de *S. capiri*, desde marzo de 1996 hasta febrero del 2000, en el Parque Nacional Barra Honda.

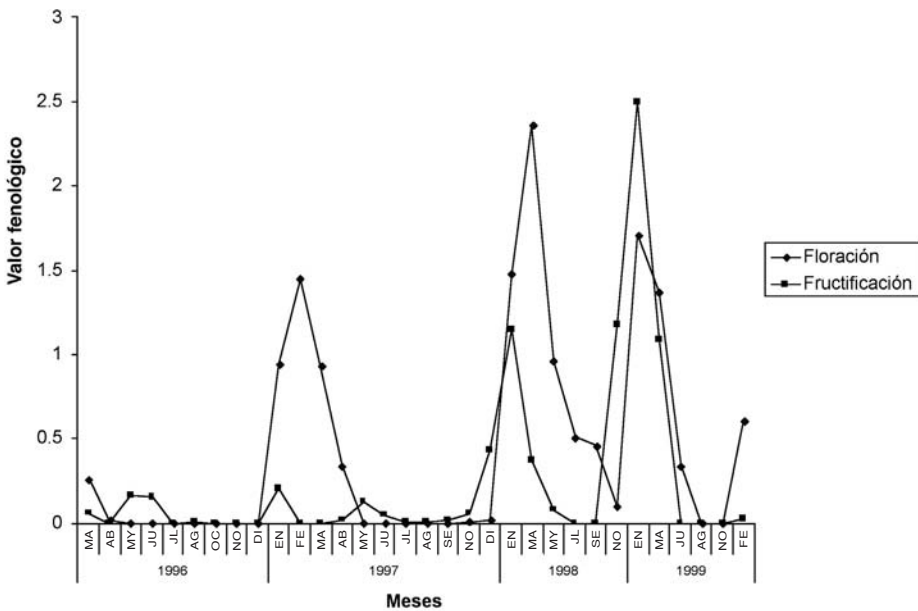


Fig. 3. Floración y fructificación en *S. capiri*, desde marzo 1996, hasta febrero 2000 en el Parque Nacional Barra Honda.

del suelo en 1997-1998 y 1999-2000. La tendencia observada fue que a mayor temperatura del suelo, mayor floración, aunque esto no fue tan marcado para algunos períodos. Con la temperatura de la atmósfera se manifiesta una

tendencia similar: la floración fue mayor cuando las temperaturas fueron más altas. La humedad relativa atmosférica, la humedad del suelo y la precipitación, a pesar de que no siempre se correlacionaron con la floración, parecen tener

CUADRO 3

Coefficientes de correlación entre las fases fenológicas y la significancia, según los periodos analizados

TABLE 3

Correlation coefficients between the phenological phases and the significance in the analyzed periods

Correlaciones	1996-1997	1997-1998	1998-1999	1999-2000
Floración vs fructificación	0.07 ns	0.56 **	0.29 ns	0.90 **
Floración vs follaje	0.33 ns	0.11 ns	0.45 ns	0.66 ns
Floración vs brotadura	0.1 ns	0.31 ns	0.36 ns	0.03 ns
Follaje vs fructificación	-0.19 ns	0.33 ns	-0.57 ns	0.46 ns
Brotadura vs fructificación	0.32 ns	0.77 **	0.84 *	-0.31 ns
Brotadura vs follaje	-0.41 ns	-0.39 ns	-0.33 ns	-0.08 ns

ns: no significativo, * correlación significativa con $p < 0.05$, **: correlación significativa con $p < 0.01$.

CUADRO 4

Coefficientes de correlación entre las fases fenológicas y los parámetros ambientales considerados en los distintos periodos

TABLE 4

Correlation coefficients between the phenological phases and the environment parameters considered during the observation periods

	TS	TA	HR	IL	HS	PR
FLORACION						
1996-1997	0.25 ns	0.75 *	-0.62 ns	0.78 *	-0.68 *	-0.59 *
1997-1998	0.76 *	0.70 ns	-0.76 *	0.71 *	-0.58 ns	-0.47 ns
1998-1999	0.41 ns	0.55 ns	-0.76 ns	0.57 ns	-0.68 ns	-0.72 ns
1999-2000	0.98 *	0.93 *	-0.88 ns	0.96 *	-0.5 ns	-0.76 *
FRUCTIFICACION						
1996-1997	-0.35 ns	-0.41 ns	0.30 ns	-0.29 ns	0.16 ns	-0.03 ns
1997-1998	-0.71 ns	-0.27 ns	0.17 ns	-0.43 ns	-0.16 ns	-0.43 ns
1998-1999	-0.09 ns	0.098 ns	-0.47 ns	0.02 ns	-0.41 ns	-0.58 ns
1999-2000	0.95 *	0.83 ns	-0.71 ns	0.96 *	0.82 ns	-0.53 ns
FOLLAJE						
1996-1997	0.28 ns	0.31 ns	-0.31 ns	0.34 ns	-0.31 ns	-0.11 ns
1997-1998	0.90 **	0.64 ns	-0.53 ns	0.76 *	-0.32 ns	-0.06 ns
1998-1999	0.61 ns	0.47 ns	-0.20 ns	0.50 ns	-0.13 ns	-0.07 ns
1999-2000	0.73 ns	0.54 ns	-0.48 ns	0.65 ns	0.57 ns	-0.32 ns
BROTADURA						
1996-1997	-0.31 ns	-0.41 ns	0.17 ns	-0.25 ns	-0.22 ns	-0.44 ns
1997-1998	0.22 ns	-0.12 ns	0.22 ns	-0.4 ns	-0.22 ns	-0.20 ns
1998-1999	-0.26 ns	-0.16 ns	-0.32 ns	0.003 ns	-0.14 ns	-0.36 ns
1999-2000	-0.04 ns	0.25 ns	-0.45 ns	-0.06 ns	-0.89 *	-0.47 ns

TS: temperatura del suelo, TA: temperatura de la atmósfera, HR: humedad atmosférica, IL: intensidad lumínica, PR: precipitación, ns: no significativo, * correlación significativa $p < 0.05$, **: correlación significativa $p < 0.01$.

una relación inversa con este proceso (Cuadro 4). La correlación fue mayor cuando se comparó la floración con la intensidad lumínica, es decir, la irradiación es un factor que puede afectar directamente a la floración.

Respecto a la fructificación, existió una gran variación entre los distintos períodos indicados y los factores ambientales en mención. En 1997-1998 la relación con la temperatura del suelo fue inversa, aunque no significativa, mientras que en 1999-2000 fue directa y con alta correlación. Con la excepción de la temperatura del suelo y la intensidad lumínica en el período 1999-2000, cuando se encontraron relaciones directas, en todos los otros casos y para los diferentes períodos, las correlaciones tendieron a ser muy bajas o negativas (Cuadro 4).

La presencia del follaje no se correlacionó con los parámetros ambientales evaluados, excepto la temperatura del suelo y la intensidad lumínica en 1996-1997. Pero da la impresión de que tanto la temperatura del suelo, como la atmosférica y la intensidad lumínica tienden a tener una relación directa, mientras que la humedad atmosférica y la del suelo tienen efecto inverso. Con la intensidad lumínica la relación fue más directa y marcada en los años 1997-1998 y 1999-2000.

Respecto a la brotación foliar sólo se encontró correlación significativa ($p < 0.05$) con la humedad del suelo en 1999-2000. No obstante, los datos del Cuadro 4 podrían sugerir que es mayor cuando la humedad del suelo y la precipitación disminuyen.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que la fenología de esta especie varía, considerablemente, en relación con otras pertenecientes a la misma zona de vida, tales como *Astronium graveolens*, *Cochlospermum vitifolium*, *Dalbergia retusa*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Godmania aesculifolia*, *Lonchocarpus costaricensis*, *Lysiloma divaricatum*, *Tabebuia ochraceae*, entre otras, las cuales por lo general eliminan el follaje en gran parte de la época seca en respuesta

al estrés hídrico (Gordon *et al.* 1974, Reich y Borchert 1984, Borchert 1994a, Borchert 1994b, Villalobos 2001 y Ordoñez 2003).

Es llamativo el hecho de que la caída del follaje ocurre en una época que no es la seca, sino que más bien ello sucede en pleno período lluvioso, o al inicio de la sequía. Esto sugiere que el déficit hídrico no es el responsable de la caída del follaje. La no significancia encontrada con la precipitación, la humedad del suelo y la humedad atmosférica apoyan lo anterior. Los árboles mantienen todo su follaje durante la mayor parte de la época seca. En otras especies se ha encontrado una situación similar; sin embargo, estas últimas, consideradas como perennifolias, normalmente crecen en lugares donde el suelo mantiene cierto grado de humedad (Borchert 1994a y Borchert 1994b). Los árboles de tempisque estudiados se encontraban creciendo en suelos que no permiten retener humedad en la época seca. En el sitio donde se encuentra la población estudiada y en otros aledaños, se observaron algunos individuos creciendo en terrenos con mucha pendiente o en suelos calcáreos de poca profundidad y fertilidad. En ellos el comportamiento es similar y en la máxima época de sequía los árboles mantienen su follaje verde. Esto sugiere que tienen que tener mecanismos de resistencia al déficit hídrico.

Otros investigadores (Reich y Borchert 1984, Van Schaik *et al.* 1993, Borchert 1994a, Reich 1995) sugieren que los árboles perennifolios desarrollan un sistema radical que les permite extraer agua del suelo a mayor profundidad, pero esto no parece ser el caso del tempisque. *S. capiri* es frecuente encontrarlo en laderas pedregosas o en suelos calcáreos que no tienen suficiente capacidad para retener agua. Por lo tanto, esta especie debe poseer otros mecanismos responsables de la resistencia al estrés hídrico.

Según Van Schaik *et al.* (1993), la baja resistencia del flujo de agua en el xilema y el desarrollo de potenciales osmóticos altos, pueden asociarse con la resistencia al estrés hídrico. La época de mayor irradiación, que concuerda con la de temperaturas más elevadas,

podría favorecer una alta transpiración en las plantas. En este caso, si no hay suficiente agua en el suelo, las plantas pueden presentar severos problemas, de ahí la necesidad de reducir la transpiración. Es aquí entonces donde los potenciales osmóticos pueden tener gran importancia, tanto en la raíz como en las hojas. Si son muy altos en la raíz, ésta tendría más fuerza para absorber agua, mientras que si ello ocurre en los tejidos foliares, habría mayor capacidad para retener agua y por lo tanto, reducir la transpiración.

La presencia de algunos aminoácidos u otras sustancias con actividad osmótica ha sido asociada en diversas oportunidades con la resistencia al estrés hídrico (Lambers *et al.* 1998). También, podría tener importancia la presencia de látex, lo cual es característico de los árboles de tempisque. Se ha observado que algunas otras especies, por ejemplo *Manilkara chicle*, *Ficus goldmani* y *Ficus jimenezii*, que mantienen el follaje en la época seca, presentan gran cantidad de secreción lechosa (Fournier 2002, com. pers.). Es por ello que tal posibilidad no puede descartarse y debe tomarse en consideración para futuras investigaciones sobre la temática.

La caída del follaje no puede correlacionarse directamente con ninguno de los factores climáticos evaluados. Sin embargo, de acuerdo con la Fig. 2, es evidente que la defoliación ocurrió principalmente entre los meses de octubre y noviembre. Es decir aún en plena época lluviosa o al final de ésta. En 1997 fue entre diciembre y enero, pero en ese año, como lo muestra la Fig. 1, hubo una precipitación menor en octubre y bastante alta en noviembre. Es posible que algunos otros factores ambientales o ritmos endógenos estén asociados con lo anterior. En otros trabajos también se ha sugerido que la herbivoría puede causar defoliación (Reich 1994). En los bosques secos tropicales la población de herbívoros aumenta con la lluvia, lo cual pudo afectar a la especie en mención. Un ejemplo de defoliación por herbivoría se encontró en 1999 y 2003 en los árboles de *Enterolobium cyclocarpum* de la zona, causada por una larva de mariposa (García 2003, sin publicar).

Otro aspecto por considerar, es que la longevidad de la hoja, de aproximadamente un año o un poco menos, esté programada genéticamente, para lo cual es factible que exista un reloj biológico involucrado en la medición. Esto ha sido sugerido para varias especies del Bosque Seco Tropical de Costa Rica (Villalobos 2001).

La presencia de follaje en la época seca otorga ventajas ecológicas y fisiológicas a la especie. En primer lugar, como lo sugirieron Reich (1994) y Villalobos (2001) podría ser una buena estrategia para reducir el riesgo del ataque de herbívoros. En los meses secos las poblaciones de herbívoros se reducen drásticamente. El disponer de hojas sanas, mejora la eficiencia fotosintética, con lo cual se provee más sustancias carbonadas que proporcionan energía para la floración y fructificación, procesos que según la Fig. 3 ocurren mayoritariamente en época de sequía, aunque la falta de agua en el suelo puede limitar la fotosíntesis. Esto beneficia la acumulación de sustancias osmóticamente activas e importantes para la resistencia al estrés hídrico, como lo han sugerido otros autores (Medina y Francisco 1994, Eamus 1999). Por otro lado, la presencia del follaje reduce la lixiviación de minerales hacia el suelo (Hernández y López 2002), algo que es común en especies deciduas. De esta manera, podría suponerse que cuando se inicia la época lluviosa y aumenta el ataque de herbívoros, las plantas van a estar en mejores condiciones energéticas o nutricionales para enfrentar los problemas que ello ocasiona.

Como se indicó anteriormente, los procesos de floración y fructificación ocurren más en la época de sequía, pero ello no es tan sincronizado entre los distintos árboles, ni tampoco es igual para todos los años, lo cual se demuestra con el hecho de que la significancia varió con el período de estudio. Esto podría sugerir la existencia de algunos otros factores responsables de inducir dichos procesos, tal como el fotoperíodo, algo que se ha sugerido por parte de otros autores en árboles tropicales (Ortiz y Fournier, 1983, Rivera y Borchert 2001). El hecho de que la intensidad lumínica haya sido

el factor que mejor se correlacionó con la floración, apoya esta idea.

El producir la mayor parte de los frutos en la época seca o antes del período lluvioso, puede conferir ventajas para la germinación. Sin embargo, se ha observado que los frutos de tempisque pierden la viabilidad rápidamente, por lo que su producción mucho antes del período lluvioso podría ser un problema (García y Di Stefano 1998). Si se producen en época de lluvia o poco antes de ésta, se garantiza su germinación. Por otro lado, la asincronía observada entre algunos individuos en la producción, puede servir para garantizar alguna germinación mínima cuando las condiciones son favorables, lo cual es una ventaja para la supervivencia de la especie.

En cuanto a la floración, el hecho también de que en algunos años se haya presentado con cierto grado en épocas fuera de los picos de producción principal, puede ser favorable para la polinización. La producción de flores en otro tiempo, podría estar relacionada con la presencia de algunos polinizadores, lo que indudablemente favorecería la supervivencia de la especie. Esta posibilidad ya ha sido discutida por otros investigadores para diversas especies (Van Schaik *et al.* 1983 y Reich 1995).

Los resultados de esta investigación permiten concluir que el tempisque tiene un comportamiento fenológico distinto al de muchos otros árboles nativos del Bosque Seco Tropical y que no puede comprenderse claramente sino se llevan a cabo más estudios. Las investigaciones deberían incluir otras zonas y dar atención a parámetros como el fotoperíodo. La resistencia de la planta al estrés hídrico también es algo por investigar y en ello quizás el estudio del látex sea de importancia y beneficioso para la conservación de la especie.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la administración y a los funcionarios del Parque Nacional Barra Honda por todas las facilidades dadas para desarrollar el estudio. A Luis A. Fournier (de

grata memoria) por su constante estímulo y valiosos comentarios a todo el trabajo y a Leda Cavallini por su gran ayuda en los trabajos de campo y su permanente motivación para desarrollar la investigación.

RESUMEN

Se estudió la fenología del árbol de tempisque *Sideroxylon capiri* (A.DC.) Pittier en el Bosque Seco Tropical del Parque Nacional Barra Honda (Costa Rica), desde marzo de 1996 hasta febrero de 2000. Para ello se tomaron diez árboles escogidos al azar, a los cuales se les evaluó la fenología, una vez al mes durante los dos primeros años y posteriormente cada dos meses. Además, se tomaron datos climatológicos *in situ* para establecer relaciones con el comportamiento fenológico. Se encontró que los árboles renuevan el follaje cada año, pero la caída ocurre durante el período lluvioso o a inicios del seco, por lo que, contrario a lo que sucede en otras especies nativas de este tipo de bosque, el déficit hídrico del suelo no es el responsable de la caída del follaje, sino que deben haber otros factores ambientales responsables de ello. Entre estos podrían estar el fotoperíodo y la presencia de herbívoros. Durante los meses más secos (marzo y abril) todos los árboles mantienen su follaje al máximo y para que esto ocurra deben existir también mecanismos fisiológicos particulares. Respecto a los procesos de floración y fructificación, estos se presentan todos los años, especialmente en el período de sequía, pero es posible que ocurran en cualquier otra época del año. Existen diferencias en la magnitud de la floración y fructificación, dependiendo de la época y del individuo. Se discuten las posibles causas de este comportamiento fenológico, así como las ventajas ecológicas que podría tener.

Palabras clave: *Sideroxylon capiri*, fenología, bosque tropical seco, árbol tempisque, Parque Nacional Barra Honda.

REFERENCIAS

- Borchert, R. 1994a. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Borchert, R. 1994b. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* 8: 115-125.
- Di Stefano, J.F. & E.G. García. 2000. Germinación y desarrollo radicular de tempisque (*Sideroxylon capiri*) a diferentes temperaturas. *Agronom. Costarric.* 24: 93-97.
- Eamus, D. 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trees* 14: 11-16.

- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- García, E.G. & J.F. Di Stefano. 1998. Germinación y desarrollo de plántulas de tempisque (*Sideroxylon capiri* A.DC.) Pittier: Sapotaceae). *Brenesia* 49-50: 95-98.
- Gordon, F., H.G. Baker & P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 52: 881-919.
- Hernández-Valencia, I. & D. López-Hernández. 2002. Pérdida de nutrimentos por la quema de la vegetación en una sabana de *Trachypogon*. *Rev. Biol. Trop.* 50: 1013-1019.
- Jiménez, Q. 1999. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, San José. 187 p.
- Lambers, H, F.S. Chapin III & T.L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer, Nueva York. 540 p.
- Medina, E. & M. Francisco. 1994. Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. *Tree Physiol.* 14: 1367-1382.
- Mora, S. 1981. Barra Honda. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José. 115 p.
- Newstrom, L.E., G.W. Frankie & H.G. Baker. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26: 141-159.
- Ordóñez, H. 2003. Fenología de la copa y de las raíces finas de *Simaruba glauca* D.C. (aceituno) y *Dalbergia retusa* Hemsl. (cocobolo) con riego en una plantación mixta en Guanacaste. Tesis de Maestría en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales, Universidad de Costa Rica, San José. 134 p.
- Ortiz, R. & L.A. Fournier. 1983. Comportamiento fenológico de un bosque pluvial de premontano en Cataratitas de San Ramón, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 31: 69-74.
- Poveda, L.J. & P. Sánchez. 1999. Árboles y palmas del Pacífico Norte de Costa Rica. Claves dendrológicas. Guayacán, San José. 144 p.
- Reich, P.B. 1995. Phenology of tropical forest: patterns, causes, and consequences. *Can. J. Bot.* 73: 164-174
- Reich, P.B. & R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowland of Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 61-74.
- Rivera, G. & R. Borchert. 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observation and herbarium specimen. *Tree Physiol.* 21: 201-212.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf, 1979. *Biometría: principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume Ediciones, Madrid. 832 p.
- Stern, M., M. Quesada & K.E. Stoner. 2002. Changes in Composition and Structure of a Tropical Dry Forest Following Intermittent Cattle Grazing. *Rev. Biol. Trop.* 50: 1021-1034.
- Uphof, J.F. 1968. *Diccionario of economic plants*. 2 ed. Verlag von J. Cramer, Lehre. 601 p.
- Van Schaik, C.P., J.W. Terborgh & S.J. Wright. 1993. The phenology of tropical forest: adaptive, significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*
- Villalobos, R. 2001. Fenología y relaciones hídricas de los árboles de un fragmento de bosque seco neotropical. Tesis de licenciatura en Biología, Universidad de Costa Rica, San José. 115 p.
- Wollenweber, E. & F.J. Arriaga-Giner. Fruit surface wax of *Mastichodendron capiri*. *Fitoterapia* 62: 361-362.